



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E BIOLOGIA  
CELULAR**

**VLADÍMIR DE AQUINO SILVEIRA**

**ENTROPIA CONJUNTA DE ESPAÇO E FREQUÊNCIA ESPACIAL ESTIMADA  
ATRAVÉS DA DISCRIMINAÇÃO DE ESTÍMULOS ESPACIAIS COM  
LUMINÂNCIA E CROMATICIDADE MODULADAS POR FUNÇÕES DE  
GÁBOR: IMPLICAÇÕES PARA O PROCESSAMENTO PARALELO DE  
INFORMAÇÃO NO SISTEMA VISUAL HUMANO**

**BELÉM-PARÁ  
2013**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E BIOLOGIA  
CELULAR**

**ENTROPIA CONJUNTA DE ESPAÇO E FREQUÊNCIA ESPACIAL ESTIMADA  
ATRAVÉS DA DISCRIMINAÇÃO DE ESTÍMULOS ESPACIAIS COM  
LUMINÂNCIA E CROMATICIDADE MODULADAS POR FUNÇÕES DE  
GÁBOR: IMPLICAÇÕES PARA O PROCESSAMENTO PARALELO DE  
INFORMAÇÃO NO SISTEMA VISUAL HUMANO**

Dissertação de Mestrado do Programa de Pós-graduação em Neurociências e Biologia Celular da Universidade Federal do Pará como requisito obrigatório pra obtenção do grau de Mestre em Ciências

Orientador: Prof. Dr. Givago da Silva Souza

**BELÉM - PARÁ  
2013**

**VLADÍMIR DE AQUINO SILVEIRA**

**ENTROPIA CONJUNTA DE ESPAÇO E FREQUÊNCIA ESPACIAL ESTIMADA  
ATRAVÉS DA DISCRIMINAÇÃO DE ESTÍMULOS ESPACIAIS COM  
LUMINÂNCIA E CROMATICIDADE MODULADAS POR FUNÇÕES DE  
GÁBOR: IMPLICAÇÕES PARA O PROCESSAMENTO PARALELO DE  
INFORMAÇÃO NO SISTEMA VISUAL HUMANO**

**ORIENTADOR: Prof. Dr. Givago da Silva Souza**

**Data de defesa: 6 de dezembro de 2013**

**Banca examinadora:**

---

**Professor Dr. Givago da Silva Souza – Orientador**  
**Instituto de Ciências Biológicas e Núcleo de Medicina Tropical**  
**Universidade Federal do Pará**

---

**Professor Dr. Cleidson Ronald Botelho de Souza – Avaliador Titular**  
**Instituto Tecnológico Vale Desenvolvimento Sustentável**

---

**Professor Dr. Schubert Ribeiro de Carvalho – Avaliador Titular**  
**Instituto Tecnológico Vale Desenvolvimento Sustentável**

---

**Professor Dr. Cláudio Eduardo Teixeira Corrêa – Avaliador Titular**  
**Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade da Amazônia**

---

**Professor Dr. Bruno Duarte Gomes – Avaliador Substituto**  
**Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará**

**BELÉM - PARÁ**  
**2013**

SILVEIRA, Vladímír de Aquino

ENTROPIA CONJUNTA DE ESPAÇO E FREQUÊNCIA ESPACIAL ESTIMADA ATRAVÉS DA DISCRIMINAÇÃO DE ESTÍMULOS ESPACIAIS COM LUMINÂNCIA E CROMATICIDADE MODULADAS POR FUNÇÕES DE GÁBOR: IMPLICAÇÕES PARA O PROCESSAMENTO PARALELO DE INFORMAÇÃO NO SISTEMA VISUAL HUMANO. Belém, Pará, Brasil. UFPA/ICB, 2013.

xxiii p + 262 p

Dissertação: Mestre em Ciências (Neurociências e Biologia Celular)

1. Entropia conjunta. 2. Funções de Gábor. 3. Processamento paralelo de informação visual. 4. Sensibilidade ao contraste. 5. Visão espacial. 6. Visão de cores. 7.

Eqüiluminância. 8. Espaço de cores. I. Universidade Federal do Pará / Instituto de Ciências Biológicas. II. Título.

## **DEDICATÓRIA**

Dedico esse trabalho aos meus pais, Luiz Carlos e Ana Júlia, a minha irmã Natália e aos meus avós Ary, Tereza, Moisés e Laura.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a todos que me auxiliaram cientificamente neste trabalho: Luiz Carlos de Lima Silveira, Givago da Silva Souza, Anderson Raiol Rodrigues e Bruno Duarte Gomes. Agradeço aos meus amigos pela ajuda fraterna: David de Moraes Rosa, Izabela Negrão Frota de Almeida, Rômulo Luiz Borges e Tiago de Sousa Cruz. Agradeço ao meu cunhado Bruno Souza Ramos pelo apoio.

Agradeço especialmente à minha companheira Joyce Marabel da Silva Franco, por todo o carinho, atenção e paciência, estando junto comigo em todos os momentos, desde a conclusão do meu curso de graduação em Bacharelado em Física até o presente momento de conclusão deste trabalho e de finalização do mestrado.

Esta pesquisa foi apoiada por recursos financeiros aprovados e liberados pelas seguintes fontes: CNPq-PRONEX / FAPESPA / UFPA / FADESP #2268; CNPq-PRONEX / FAPESPA #316799/2009; CNPq #475860/2010-1, #479500/2011-8 e #486545/2012-1; CAPES-PROCAD #182/2007; FINEP/UFPA/FADESP #1723 (IBN Net). Vladímir de Aquino Silveira recebeu bolsa de mestrado do CNPq.

## RESUMO

O objetivo deste estudo foi estimar a entropia conjunta do sistema visual humano no domínio do espaço e no domínio das frequências espaciais através de funções psicométricas. Estas foram obtidas com testes de discriminação de estímulos com luminância ou cromaticidade moduladas por funções de Gábor. A essência do método consistiu em avaliar a entropia no domínio do espaço, testando-se a capacidade do sujeito em discriminar estímulos que diferiam apenas em extensão espacial, e avaliar a entropia no domínio das frequências espaciais, testando-se a capacidade do sujeito em discriminar estímulos que diferiam apenas em frequência espacial. A entropia conjunta foi calculada, então, a partir desses dois valores individuais de entropia. Três condições visuais foram estudadas: acromática, cromática sem correção fina para eqüiluminância e cromática com correção para eqüiluminância através de fotometria com *flicker* heterocromático. Quatro sujeitos foram testados nas três condições, dois sujeitos adicionais foram testados na condição cromática sem eqüiluminância fina e um sétimo sujeito também fez o teste acromático. Todos os sujeitos foram examinados por oftalmologista e considerados normais do ponto de vista oftálmico, não apresentando relato, sintomas ou sinais de disfunções visuais ou de moléstias potencialmente capazes de afetar o sistema visual. Eles tinham acuidade visual normal ou corrigida de no mínimo 20/30. O trabalho foi aprovado pela Comissão de Ética em Pesquisa do Núcleo de Medicina Tropical da UFPA e obedeceu às recomendações da Declaração de Helsinki. As funções de Gábor usadas para modulação de luminância ou cromaticidade compreenderam redes senoidais unidimensionais horizontais, moduladas na direção vertical, dentro de envelopes gaussianos bidimensionais cuja extensão espacial era medida pelo desvio padrão da gaussiana. Os estímulos foram gerados usando-se uma rotina escrita em Pascal num ambiente Delphi 7 Enterprise. Foi utilizado um microcomputador Dell Precision 390 Workstation e um gerador de estímulos

CRS VSG ViSaGe para exibir os estímulos num CRT de 20", 800 x 600 pixels, 120 Hz, padrão RGB, Mitsubishi Diamond Pro 2070SB. Nos experimentos acromáticos, os estímulos foram gerados pela modulação de luminância de uma cor branca correspondente à cromaticidade CIE1931 ( $x = 0,270$ ;  $y = 0,280$ ) ou CIE1976 ( $u' = 0,186$ ;  $v' = 0,433$ ) e tinha luminância média de  $44,5 \text{ cd/m}^2$ . Nos experimentos cromáticos, a luminância média foi mantida em  $15 \text{ cd/m}^2$  e foram usadas duas series de estímulos verde-vermelhos. Os estímulos de uma série foram formados por duas cromaticidades definidas no eixo M-L do Espaço de Cores DKL (CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ ). Os estímulos da outra série foram formados por duas cromaticidades definidas ao longo de um eixo horizontal verde-vermelho definido no Espaço de Cores CIE1976 (verde,  $u'=0,150$ ,  $v'=0,480$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,480$ ). Os estímulos de referência eram compostos por redes de três frequências espaciais diferentes (0,4, 2 e 10 ciclos por grau) e envelope gaussiano com desvio padrão de 1 grau. Os estímulos de testes eram compostos por uma entre 19 frequências espaciais diferentes em torno da frequência espacial de referência e um entre 21 envelopes gaussianos diferentes com desvio padrão em torno de 1 grau. Na condição acromática, foram estudados quatro níveis de contraste de Michelson: 2%, 5%, 10% e 100%. Nas duas condições cromáticas foi usado o nível mais alto de contraste agregado de cones permitidos pelo *gamut* do monitor, 17%. O experimento consistiu numa escolha forçada de dois intervalos, cujo procedimento de testagem compreendeu a seguinte seqüência: i) apresentação de um estímulo de referência por 1 s; ii) substituição do estímulo de referência por um fundo equiluminante de mesma cromaticidade por 1 s; iii) apresentação do estímulo de teste também por 1 s, diferindo em relação ao estímulo de referência seja em frequência espacial, seja em extensão espacial, com um estímulo sonoro sinalizando ao sujeito que era necessário responder se o estímulo de teste era igual ou diferente do estímulo de referência; iv) substituição do estímulo de



teste pelo fundo. A extensão espacial ou a frequência espacial do estímulo de teste foi mudada aleatoriamente de tentativa para tentativa usando o método dos estímulos constantes. Numa série de 300 tentativas, a frequência espacial foi variada, noutra série também de 300 tentativas, a extensão espacial foi variada, sendo que cada estímulo de teste em cada série foi apresentado pelo menos 10 vezes. A resposta do indivíduo em cada tentativa era guardada como correta ou errada para posterior construção das curvas psicométricas. Os pontos experimentais das funções psicométricas para espaço e frequência espacial em cada nível de contraste, correspondentes aos percentuais de acertos, foram ajustados com funções gaussianas usando-se o método dos mínimos quadrados. Para cada nível de contraste, as entropias para espaço e frequência espacial foram estimadas pelos desvios padrões dessas funções gaussianas e a entropia conjunta foi obtida multiplicando-se a raiz quadrada da entropia para espaço pela entropia para frequência espacial. Os valores de entropia conjunta foram comparados com o mínimo teórico para sistemas lineares,  $1/4\pi$  ou 0,0796. Para frequências espaciais baixas e intermediárias, a entropia conjunta atingiu níveis abaixo do mínimo teórico em contrastes altos, sugerindo interações não lineares entre dois ou mais mecanismos visuais. Este fenômeno ocorreu em todas as condições (acromática, cromática e cromática equiiluminante) e foi mais acentuado para a frequência espacial de 0,4 ciclos / grau. Uma possível explicação para este fenômeno é a interação não linear entre as vias visuais retino-genículo-estriadas, tais como as vias K, M e P, na área visual primária ou em níveis mais altos de processamento neural.

**Palavras chaves:** entropia conjunta; incerteza conjunta; contraste espacial; visão espacial; visão de cores; espaço de cores DKL; espaço de cores CIE1976; equiiluminância; discriminação visual; funções de Gábor; processamento paralelo de informação visual; via koniocelular; via magnocelular; via parvocelular; células K; células M; células P.

## ABSTRACT

The objective of this study was to estimate the joint entropy of the human visual system in the domains of space and spatial frequency by using psychometric functions. The psychometric functions were obtained from stimulus discrimination that had luminance or chromaticity modulated by Gábor functions. The method consisted in evaluating the entropy in the space domain by testing subject capacity to discriminate stimuli that differed only in their spatial extent and in evaluating the entropy in the spatial frequency domain by testing subject capacity to discriminate stimuli that differed only in their spatial frequency. The joint entropy was then estimated from these two individual entropy values. Three visual conditions were studied: achromatic, chromatic without fine tuning correction of equiluminance, and chromatic with full equiluminance correction by using heterochromatic flicker photometry. Four subjects were tested in all conditions, two additional subjects were tested in the chromatic condition without fine equiluminance adjustment and a seventh subject also performed the achromatic test. All subjects were examined by an ophthalmologist, their eyes and visual system were considered normals, and presented no report, symptoms or signs of visual dysfunctions or diseases that could have affected their visual system. The subjects had their normal or corrected visual acuity of 20/30 minimum. The work was approved by the Comissão de Ética em Pesquisa (Núcleo de Medicina Tropical, UFPA) and followed the recommendations of the Helsinki Declaration. The Gábor functions used for luminance or chromaticity modulation comprised unidimensional horizontal sinusoidal gratings, modulated in the vertical direction, with bidimensional Gaussian envelopes whose spatial extent was measured by their standard deviation. Stimuli were generated by using a software written in Pascal in a Delphi 7 Enterprise environment. A Dell Precision 390 Workstation was used together with a CRS VSG ViSaGe stimulus generator to display the stimuli in a CRT monitor, 20", 800 x 600 pixels, 120 Hz, RGB,

Mitsubishi Diamond Pro 2070SB. In the achromatic experiments, the stimuli were generated by white luminance modulation (CIE1931:  $x = 0.270$ ,  $y = 0.280$ ; CIE1976:  $u' = 0.186$ ,  $v' = 0.433$ ),  $44,5 \text{ cd/m}^2$  mean luminance. In the chromatic experiments, mean luminance was kept in  $15 \text{ cd/m}^2$ , and two series of red-green stimuli were used. In the first series, two chromaticities defined on the M-L axes of the DKL color space were used (CIE1976: green,  $u'=0.131$ ,  $v'=0.380$ ; red,  $u'=0.216$ ,  $v'=0.371$ ). In the second series, two chromaticities were defined along a red-green horizontal axis across the CIE1976 color space (CIE1976: green,  $u'=0.150$ ,  $v'=0.480$ ; red,  $u'=0.255$ ,  $v'=0.480$ ). Throughout the experiment, the reference stimuli comprised gratings with three different spatial frequencies (0.4, 2, and 10 cycles per degree) and a Gaussian envelope with 1 degree standard deviation. The test stimuli comprised 19 different spatial frequencies in the region of the reference spatial frequency and 21 different Gaussian envelopes in the region of the reference standard deviation. In the achromatic condition, four levels of Michelson contrast were studied: 2%, 5%, 10% e 100%. In the two chromatic conditions, the highest level of pooled cone contrast allowed by the CRT gamut was used, 17%. The procedure consisted of a two interval forced choice with the following steps: i) 1 s display of the reference stimulus; ii) 1 s replacement of the reference stimulus by a background with the same luminance and chromaticity; iii) 1 s display of the test stimulus which differed from the reference stimulus either in spatial frequency or spatial extent, together with a beep to tell the subject that it was now necessary to provide a response if the two stimuli were equal or different; iv) replacement of the test stimulus by the background. The spatial extent or spatial frequency of the test stimulus was randomly changed from trial to trial by using the method of constant stimuli. In a series comprising 300 trials, the spatial frequency was changed while in another series also comprising 300 trials, the spatial extent was changed, each test stimulus in each series being displayed at least 10 times. The subject response in

every trial was stored as correct or incorrect for further use to estimate the psychometric function. The experimental data of the psychometric functions for spatial extent and spatial frequency at each contrast level, which corresponded to percent of correct responses, were fitted with Gaussian functions using the Least Square Method. For each contrast level, the spatial extent entropy and spatial frequency entropy were estimated from the standard deviations of these Gaussian functions. The joint entropy was then calculated by multiplying the square root of the spatial extent entropy by the spatial frequency entropy. The joint entropy values were compared with the theoretical minimum predicted for linear systems,  $1/4\pi$  or 0.0796. For low and intermediate spatial frequencies at high contrasts, the joint entropy reached very low levels, below this minimum, suggesting that there were nonlinear interactions between two or more visual mechanisms. This phenomenon occurred in all conditions (achromatic, chromatic, and chromatic with fine equiluminance adjustment) and was more pronounced for spatial frequency 0.4 cycles / degree. A possible explanation for this phenomenon is the occurrence of nonlinear interactions between the retino-geniculo-striate visual pathways, such as the K, M, and P pathways, in the primary visual area or in higher levels of neural processing of visual information.

**Key words:** joint entropy; joint uncertainty; spatial contrast; spatial vision; color vision; DKL color space; CIE1976 color space; equiluminance; visual discrimination; Gábor functions; parallel processing of visual information; koniocellular pathway; magnocellular pathway; parvocellular pathway; K cells; M cells; P cells.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b>	Esquema laminar retiniano com os diferentes grupos neuronais.	6
<b>Figura 2</b>	Diferenças morfológicas entre células ganglionares da retina de primatas.	12
<b>Figura 3</b>	Sistema visual de primatas em vista esquemática.	15
<b>Figura 4</b>	Relação inversa entre domínios que são transformadas de Fourier (FT) um do outro, exemplificado para funções de Gábor.	24
<b>Figura 5</b>	Diferenças funcionais entre as células M e P.	41
<b>Figura 6</b>	Diferenças morfológicas entre as células ganglionares M e P de primatas diurnos ( <i>Cebus sp.</i> ) e noturnos ( <i>Aotus sp.</i> ).	42
<b>Figura 7</b>	Representação esquemática dos resultados do modelamento dos campos receptivos de células M e P por funções de Gábor.	45
<b>Figura 8</b>	Resposta de células M e P localizadas aproximadamente na mesma excentricidade.	49
<b>Figura 9</b>	Efeito da excentricidade sobre as respostas de células ganglionares.	53
<b>Figura 10</b>	Compromisso espaçotemporal de células M e P localizadas em diferentes excentricidades retinianas.	55
<b>Figura 11</b>	Representação esquemática da amplitude das respostas das células M e P no espaço de Fourier.	57
<b>Figura 12</b>	Representação esquemática das entropias das respostas das células M e P no espaço de Fourier.	58
<b>Figura 13</b>	Sensibilidade ao contraste de luminância para três sujeitos testados (BDG, DMR e GSS).	68
<b>Figura 14</b>	Sensibilidade ao contraste de luminância para outros três sujeitos	69

testados (RLB, TSC e VAS).

- Figura 15** Resumo dos resultados obtidos para a sensibilidade ao contraste espacial de luminância de 6 dos 7 sujeitos. 70
- Figura 16** Seqüência do experimento. 73
- Figura 17** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 0,4 cpg, desvio padrão de 1°. 78
- Figura 18** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 2 cpg, desvio padrão de 1°. 79
- Figura 19** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 10 cpg, desvio padrão de 1°. 80
- Figura 20** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (n=7) para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 0,4 cpg, desvio padrão de 1°. 82
- Figura 21** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (n=7) para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 2 cpg, desvio padrão de 1°. 83
- Figura 22** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (n=7) para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulo de referência: frequência espacial de 10 cpg, desvio 84

padrão de 1°.

<b>Figura 23</b>	Comparações estatísticas realizadas usando-se <i>One-way ANOVA</i> . Acromático (n=7).	90
<b>Figura 24</b>	Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais em função do contraste de Michelson – Resultados para o “Sujeito SUM” (n=7).	93
<b>Figura 25</b>	Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais em função do contraste de Michelson – Resultados para o “Sujeito SUM” (n=7) e para cada um dos sete sujeitos testados.	95
<b>Figura 26</b>	Espaço de Cores DKL.	104
<b>Figura 27</b>	Eixos do Espaço de Cores DKL representados no Espaço de Cores CIE1931.	106
<b>Figura 28</b>	Diagrama ilustrando o experimento de igualização de cores.	107
<b>Figura 29</b>	Resultado do experimento de igualização de cores.	108
<b>Figura 30</b>	Funções de igualização de cores.	110
<b>Figura 31</b>	Espaço de Cores CIE1931.	112
<b>Figura 32</b>	Espaço de Cores CIE1976.	113
<b>Figura 33</b>	Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL.	121
<b>Figura 34</b>	Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976.	122
<b>Figura 35</b>	Funções psicométricas obtidas do “Sujeito SUM” (n=6) para	123

discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL.

- Figura 36** Funções psicométricas obtidas do “Sujeito SUM” (n=6) para 124 discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976.
- Figura 37** Comparações estatísticas realizadas usando-se *One-way ANOVA*. 129 Cromático (n=6).
- Figura 38** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências 132 espaciais estimada para o Sujeito SUM (n=6). Três condições de estimulação visual: acromáticos; verde-vermelhos no Espaço de Cores CIE1976; verde-vermelhos no Espaço de Cores DKL.
- Figura 39** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências 134 espaciais estimada para o Sujeito SUM (n=6) e para os indivíduos. Três condições de estimulação visual: acromáticos; verde-vermelhos no Espaço de Cores CIE1976; estímulos verde-vermelhos no Espaço de Cores DKL.
- Figura 40** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de 145 frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL com correção HFP.
- Figura 41** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de 146 frequência espacial e discriminação de extensão espacial. Foram



usados estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 com correção HFP.

- Figura 42** Funções psicométricas obtidas do Sujeito SUM (n=4) para 147  
discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão  
espacial. Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no  
Espaço de Cores DKL com correção HFP.
- Figura 43** Funções psicométricas obtidas do Sujeito SUM (n=4) para 148  
discriminação de frequência espacial e discriminação de extensão  
espacial. Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no  
Espaço de Cores CIE1976 com correção HFP.
- Figura 44** Comparações estatísticas realizadas usando-se *One-way ANOVA*. 151  
Cromático (n=4).
- Figura 45** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências 156  
espaciais estimada para o Sujeito SUM (n=4). Seis condições de  
estimulação visual: acromáticos, contraste 100% e 10%; verde-  
vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976, com e sem  
correção equiluminante com HFP; verde-vermelhos definidos no  
Espaço de Cores DKL, com e sem correção equiluminante com HFP.

**LISTA DE TABELAS**

- Tabela 1** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=7) na frequência espacial 0,4 cpg e na condição Acromática. 85
- Tabela 2** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=7) na frequência espacial 2 cpg e na condição Acromática. 86
- Tabela 3** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=7) na frequência espacial 10 cpg e na condição Acromática. 87
- Tabela 4** Resultados para o “Sujeito SUM” (n=7) na condição Acromática nas frequências 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg. 88
- Tabela 5** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=6), na frequência espacial 0,4 cpg e nas condições: Acromática, Verde-vermelho DKL, Verde-vermelho CIE1976. 125
- Tabela 6** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=6), na frequência espacial 2 cpg e nas condições: Acromática, Verde-vermelho DKL, Verde-vermelho CIE1976. 126
- Tabela 7** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=6), na frequência espacial 10 cpg e nas condições: Acromática, Verde-vermelho DKL, Verde-vermelho CIE1976. 127

<b>Tabela 8</b>	Resultados para o “Sujeito SUM” (n=6) na condição Acromática, Verde-vermelho DKL, Verde-vermelho CIE1976 nas frequências 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg.	128
<b>Tabela 9</b>	Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=4) na frequência espacial 0,4 cpg e nas condições: Acromático 100% e 10%, Verde-vermelhos DKL com e sem HFP, Verde-vermelhos CIE1976 com e sem HFP.	152
<b>Tabela 10</b>	Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=4) na frequência espacial 2 cpg e nas condições: Acromático 100% e 10%, Verde-vermelhos DKL com e sem HFP, Verde-vermelhos CIE1976 com e sem HFP.	153
<b>Tabela 11</b>	Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” (n=4) na frequência espacial 10 cpg e nas condições: Acromático 100% e 10%, Verde-vermelhos DKL com e sem HFP, Verde-vermelhos CIE1976 com e sem HFP.	154
<b>Tabela 12</b>	Resultados para o “Sujeito SUM” (n=6) na condição Acromática, Verde-vermelho DKL com e sem HFP, Verde-vermelho CIE1976 com e sem HFP, nas frequências 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg.	155

## SUMÁRIO

	<b>DEDICATÓRIA</b>	v
	<b>AGRADECIMENTOS</b>	vi
	<b>RESUMO</b>	vii
	<b>ABSTRACT</b>	x
	<b>LISTA DE FIGURAS</b>	xiii
	<b>LISTA DE TABELAS</b>	xviii
<b>1</b>	<b>OBJETIVOS</b>	1
<b>1.1</b>	<b>GERAL</b>	1
<b>1.2</b>	<b>ESPECÍFICOS</b>	1
<b>2</b>	<b>APRESENTAÇÃO DO TRABALHO E DOS EXPERIMENTOS REALIZADOS</b>	2
<b>3</b>	<b>CONCEITOS BÁSICOS</b>	4
<b>3.1</b>	<b>PROCESSAMENTO NEURAL RETINIANO</b>	4
<b>3.2</b>	<b>VIAS RETINO-GENÍCULO-CORTICAIS</b>	13
<b>4</b>	<b>PROPRIEDADES DOS NEURÔNIOS M E P NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO, TEMPO E SUAS TRANSFORMADAS ESPECTRAIS</b>	16
<b>4.1</b>	<b>VIAS VISUAIS PARALELAS CONECTANDO A RETINA, AS ESTRUTURAS SUBCORTICAIS E O CÓRTEX CEREBRAL</b>	16
<b>4.2</b>	<b>INTERPRETAÇÃO FÍSICA DA ENTROPIA</b>	21
<b>4.3</b>	<b>A TEORIA DA INFORMAÇÃO DE DÉNES GÁBOR</b>	23
<b>4.3.1</b>	<b>Funções de Gábor</b>	26
<b>4.4</b>	<b>DETERMINAÇÃO DO MÍNIMO TEÓRICO</b>	28
<b>4.5</b>	<b>AMOSTRAGEM EFICIENTE DE UMA IMAGEM PELAS VIAS VISUAIS</b>	34
<b>4.6</b>	<b>RESPOSTA NO ESPAÇO</b>	37
<b>4.7</b>	<b>RESPOSTA NO TEMPO</b>	47
<b>4.8</b>	<b>EFEITOS DA EXCENTRICIDADE RETINIANA</b>	50
<b>4.9</b>	<b>EFEITOS DA ILUMINÂNCIA RETINIANA</b>	52
<b>4.10</b>	<b>AS VIAS M E P E AS VIAS CORTICAIS DE</b>	54

	<b>PROCESSAMENTO DE INFORMAÇÃO VISUAL</b>	
<b>5</b>	<b>ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES NÍVEIS DE CONTRASTE PARA ESTÍMULOS ACROMÁTICOS</b>	<b>61</b>
<b>5.1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>61</b>
<b>5.2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b>	<b>64</b>
<b>5.2.1</b>	<b>Considerações de ética em pesquisa com seres humanos</b>	<b>64</b>
<b>5.2.2</b>	<b>Sujeitos</b>	<b>65</b>
<b>5.2.3</b>	<b>Equipamento</b>	<b>71</b>
<b>5.2.4</b>	<b>Medidas de luminância e cromaticidade</b>	<b>71</b>
<b>5.2.5</b>	<b>Procedimentos</b>	<b>72</b>
<b>5.2.6</b>	<b>Estimativa de entropia</b>	<b>75</b>
<b>5.3</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>77</b>
<b>6</b>	<b>ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS: COMPARAÇÃO ENTRE ESTÍMULOS CROMÁTICOS E ACROMÁTICOS</b>	<b>97</b>
<b>6.1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>97</b>
<b>6.1.1</b>	<b>Espaço de Cores DKL</b>	<b>103</b>
<b>6.1.2</b>	<b>Espaço de Cores CIE</b>	<b>107</b>
<b>6.2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b>	<b>114</b>
<b>6.2.1</b>	<b>Sujeitos</b>	<b>114</b>
<b>6.2.2</b>	<b>Equipamento</b>	<b>115</b>
<b>6.2.3</b>	<b>Procedimentos</b>	<b>115</b>

6.2.4	Estimativa de entropia	118
6.3	RESULTADOS	119
7	ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS: COMPARAÇÃO ENTRE ESTÍMULOS CROMÁTICOS EQUILUMINANTES E ESTÍMULOS ACROMÁTICOS	136
7.1	INTRODUÇÃO	136
7.2	MATERIAIS E MÉTODOS	140
7.2.1	Sujeitos	140
7.2.2	Equipamento	140
7.2.3	Procedimentos	141
7.2.4	Estimativa de entropia	143
7.3	RESULTADOS	144
8	DISCUSSÃO	158
8.1	ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES FREQUÊNCIAS ESPACIAIS E CONTRASTES ESPACIAIS ACROMÁTICOS	158
8.2	INTERAÇÕES NÃO LINEARES NA VIA VISUAL	159
8.3	ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES FREQUÊNCIAS ESPACIAIS E CONTRASTES ESPACIAIS CROMÁTICOS VERDE-VERMELHOS	161
8.4	INTEGRAÇÃO CORTICAL E COMPORTAMENTO VISUAL	163

8.5	<b>VIAS M E P NO NÍVEL DO CÓRTEX VISUAL PRIMÁRIO E VIAS DORSAL E VENTRAL NO CÓRTEX CEREBRAL</b>	169
9	<b>PUBLICAÇÕES ORIUNDAS DESTE TRABALHO</b>	171
10	<b>FUTURO DESSA INVESTIGAÇÃO CIENTÍFICA</b>	171
11	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	172
12	<b>APÊNDICE 1: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS ACROMÁTICOS</b>	212
13	<b>APÊNDICE 2: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS CROMÁTICOS</b>	237
14	<b>APÊNDICE 3: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS CROMÁTICOS EQUILUMINANTES</b>	252

## **1 OBJETIVOS**

### **1.1 GERAL**

Estimar a entropia conjunta para as dimensões de espaço e de frequências espaciais do sistema visual humano, usando funções psicométricas obtidas a partir da discriminação de estímulos com luminância ou cromaticidade moduladas por funções de Gábor.

### **1.2 ESPECÍFICOS**

Obter curvas psicométricas para a discriminação de extensão espacial e discriminação de frequências espaciais para estímulos acromáticos em diferentes níveis de contraste de luminância.

Obter curvas psicométricas para a discriminação de extensão espacial e discriminação de frequências espaciais para estímulos cromáticos verde-vermelhos definidos no eixo cardeal correspondente do Espaço de Cores DKL e em nível alto de contraste agregado de cones.

Obter curvas psicométricas para a discriminação de extensão espacial e discriminação de frequências espaciais para estímulos cromáticos verde-vermelhos definidos no eixo correspondente do Espaço de Cores CIE1976 e em nível alto de contraste agregado de cones.

Estimar a entropia no domínio do espaço, a entropia no domínio das frequências espaciais e a entropia conjunta em diferentes níveis de contraste de luminância para estímulos acromáticos.

Estimar a entropia no domínio do espaço, a entropia no domínio das frequências espaciais e a entropia conjunta em nível alto de contraste agregado de cones para estímulos cromáticos verde-vermelhos com correção equiluminante usando a função de luminosidade fotópica.



Estimar a entropia no domínio do espaço, a entropia no domínio das frequências espaciais e a entropia conjunta em nível alto de contraste agregado de cones para estímulos cromáticos verde-vermelhos com correção equiiluminante usando a função de luminosidade fotópica seguida de correção adicional para cada sujeito usando fotométrica com flicker heterocromático.

Discutir os resultados obtidos tendo por base a literatura publicada sobre processamento de contraste nas vias paralelas visuais.

## **2 APRESENTAÇÃO DO TRABALHO E DOS EXPERIMENTOS REALIZADOS**

O trabalho compreende uma revisão da literatura inicial, especialmente dedicada à apresentação da hipótese de Silveira LCL (1996), elaborada posteriormente por Silveira LCL e de Mello Jr. (1998) e Silveira LCL *et al.* (2008). É proposto nessa hipótese que o processamento visual é otimizado pela combinação da informação fornecida pelas vias de processamento paralelo M, P e K, as quais minimizam entropia em pontos diferentes de um contínuo que tem como coordenadas ortogonais entropia no espaço (2D), entropia no tempo, entropia nas frequências espaciais (2D) e entropia nas frequências temporais. As dimensões no espaçotempo e as dimensões espaçotemporais espectrais são transformadas de Fourier umas das outras, e a entropia conjunta nesses domínios está limitada a um mínimo especificado matematicamente. Assim, o processamento visual pode ser beneficiado em precisão (inverso da entropia ou incerteza) combinando de forma não linear a informação fornecida por vias visuais que minimizam a entropia conjunta de forma diferente, em pontos diferentes daquele contínuo.

Em seguida, são apresentados os resultados dos três experimentos realizados. Os experimentos mediram a entropia conjunta do sistema visual humano para os domínios do

espaço e das frequências espaciais, em diferentes condições de estimulação. Em determinadas condições a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para sistemas lineares. Esses resultados foram interpretados como refletindo a ocorrência de interações não lineares entre as vias de processamento de informação nos níveis mais altos do sistema visual.

Os experimentos realizados serão apresentados em três capítulos separados, cada um deles contendo uma pequena seção de Introdução, uma seção de Materiais e Métodos e uma seção de Resultados. Em seguida, será apresentada uma única seção de Discussão e uma única seção de Referências Bibliográficas para o conjunto do trabalho. Finalmente, no Apêndice, serão apresentados sob a forma gráfica todos os resultados individuais obtidos nos três experimentos dos diferentes sujeitos.

### **3 CONCEITOS BÁSICOS**

#### **3.1 PROCESSAMENTO NEURAL RETINIANO**

A retina neural é formada por 10 camadas, sendo que três delas contêm os corpos celulares neuronais (camadas nucleares) e duas são de conexões neurais (camadas plexiformes) (Figura 1) (POLYAK, 1941; KOLB, 1994). Essas camadas são formadas por diversos tipos de neurônios, cada um deles compreendendo muitos subtipos: células visuais, células horizontais, células bipolares, células interplexiformes, células amácrinas e células ganglionares. Também são encontradas na retina células epiteliais, células gliais e células vasculares. Em direção às bordas da calota ocular a retina é formada por apenas duas camadas de células epiteliais e é chamada retina cega.

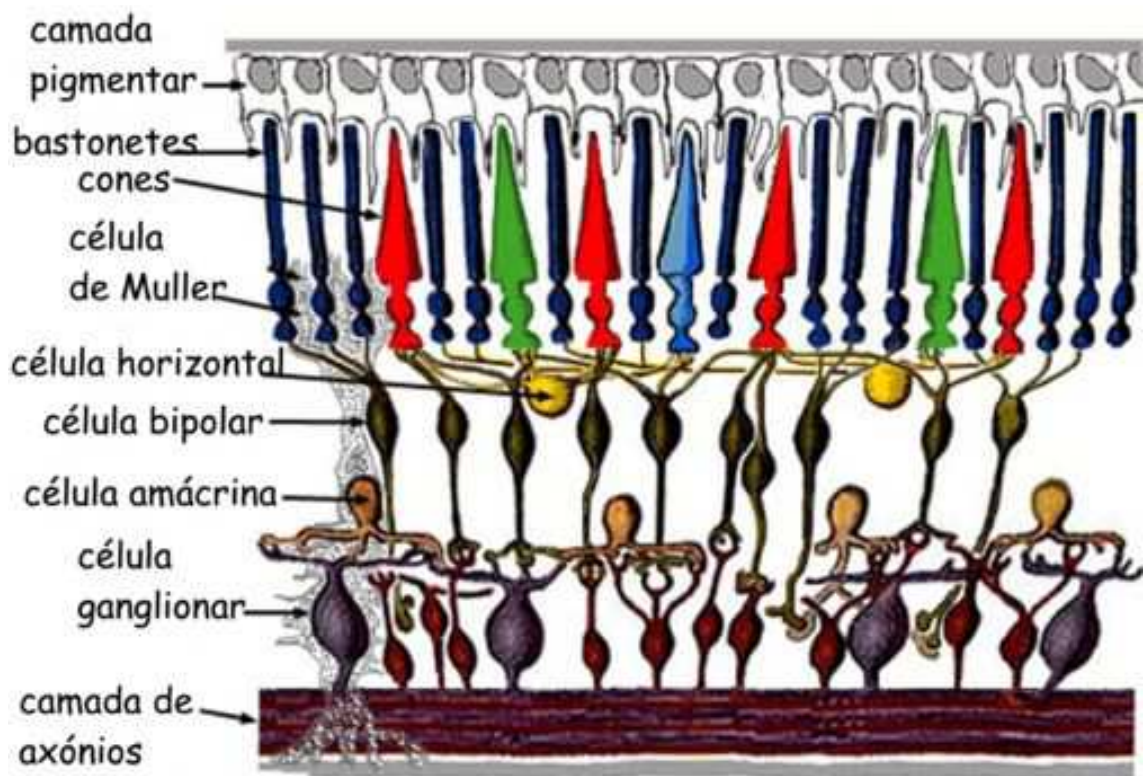
As camadas da retina neural distribuem-se da mais externa para a mais interna na seguinte ordem: i) camada de células pigmentadas que constituem o epitélio pigmentado da retina; ii) camada de fotorreceptores, contendo os segmentos externos dos cones e bastonetes, os quais por sua vez são cílios modificados das chamadas células visuais, e constituem o compartimento onde ocorre a fototransdução; iii) membrana limitante externa, formada pelos prolongamentos distais das células de Müller, um tipo de célula glial; iv) camada nuclear externa, onde estão situados os corpos celulares das células visuais; v) camada plexiforme externa, contendo as sinapses entre células visuais, células horizontais, células bipolares e células interplexiformes; vi) camada nuclear interna, onde estão situados os corpos celulares das células horizontais, células bipolares, células amácrinas, células interplexiformes e células de Müller; vii) camada plexiforme interna, contendo as sinapses entre células bipolares, células amácrinas, células interplexiformes e células ganglionares; viii) camada de células ganglionares, contendo os corpos celulares das células ganglionares; ix) camada de fibras do nervo óptico, contendo as porções iniciais dos axônios das células ganglionares; x) membrana limitante interna, formada

pelos prolongamentos proximais das células de Müller (POLYAK, 1941; KOLB, 1994). Algumas classes das células acima podem estar presentes em camadas diferentes da usual, seja por um “erro” do desenvolvimento retiniano como certas células amácrinas deslocadas (PERRY & WALKER, 1980; VANEY *et al.*, 1981; WÄSSLE *et al.*, 1987; KAO & STERLING, 2006; MÜLLER *et al.*, 2007) e células horizontais deslocadas (SILVEIRA LCL *et al.*, 1989; WÄSSLE *et al.*, 2000; DE LIMA *et al.*, 2005), seja por estratégia de conexão neural como as células amácrinas colinérgicas deslocadas (VANEY *et al.*, 1981). As células visuais são comumente chamadas apenas de cones e bastonetes, tomando o nome das organelas celulares onde ocorre a fototransdução.

Além dessas células, fazem parte da organização tecidual da retina de primatas duas outras populações gliais, além das células de Müller: macrófagos, localizados principalmente na camada de fibras nervosas e nas camadas plexiformes; e astrócitos protoplasmáticos, localizados na camada de fibras nervosas. A retina também possui vasos sanguíneos arteriais que nela penetram pela papila do nervo óptico e vasos sanguíneos venosos que dela saem por aquela mesma estrutura. Esses vasos sanguíneos ramificam nas camadas mais internas da retina. Esse arranjo faz com que a nutrição das camadas internas da retina seja realizada pelos vasos capilares retinianos, enquanto a nutrição das camadas externas seja feita por difusão a partir dos capilares da coriósida. Conseqüentemente, algumas doenças que afetam a retina têm predileção seja pela sua porção externa, seja pela sua porção interna.

Os fótons provenientes dos objetos distribuídos no meio ambiente são focalizados pelo sistema óptico ocular para formar uma imagem no chamado fundo do olho, mais precisamente nos segmentos externos dos cones e bastonetes. Uma parcela desses fótons irá dar origem ao sinal bioelétrico que transmitirá uma série de informações sobre essa imagem retiniana – por conseguinte sobre os objetos do campo visual – para as diversas

camadas de células retinianas e, a partir daí, para outras regiões cerebrais. Esses fótons são absorvidos pelas opsinas, proteínas integrais da membrana plasmática dos cones e bastonetes que possuem um grupo prostético chamado retinal, derivado da vitamina A, onde efetivamente ocorre essa absorção (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008). Em cones e bastonetes essas proteínas são chamadas de rodopsinas quando o retinal é originado da vitamina A1 e porfiropsinas quando o retinal é originado da vitamina A2 – portanto no caso dos primatas as opsinas tanto de cones quanto bastonetes são diferentes tipos de rodopsinas (BOWMAKER, 1998, 2008).



**Figura 1.** Esquema laminar retiniano com os diferentes grupos neuronais (POLYAK, 1941). A retina de primatas possui pelo menos três grupos de células sensíveis à luz, um grupo representado pelas três classes de cones, um segundo grupo representado por uma única classe de bastonetes, sendo essas quatro classes reconhecidas como elementos fotossensíveis há muitas décadas (LAMB *et al.*, 2007), e um terceiro grupo recém-descoberto e representado por um número ainda não determinado de diversas classes de células ganglionares fotossensíveis (LAMB *et al.*, 2007). Essas células codificam a intensidade luminosa e estão na entrada dos circuitos neurais de processamento paralelo de informação visual compreendendo células de ordem superior localizadas na retina, em

centros do diencéfalo e mesencéfalo e no córtex cerebral. Esses circuitos neurais utilizam a informação primária sobre intensidade luminosa nas várias localizações do campo visual e em momentos sucessivos do tempo para extrair informação secundária sobre contraste espacial e contraste temporal em três dimensões cromáticas – branca e preta, azul e amarela, verde e vermelha. A partir daí é obtida informação de terceira ordem sobre tamanho, forma, cor e movimento dos objetos, a qual é usada para originar ou modular o comportamento do indivíduo, assim como para formar uma representação perceptiva do mundo que o cerca (MILNER & GOODALE, 1995, 2006). Fonte da ilustração: Polyak (1941).

Apesar disso, é muito comum que se reserve o termo rodopsina apenas à opsina dos bastonetes, empregando-se outros nomes para as opsinas de cones (e.g. iodopsinas). As células ganglionares fotossensíveis possuem outro tipo de opsina, chamada melanopsina (LAMB *et al.*, 2007).

A absorção do fóton pelo retinal inicia a chamada cascata de fototransdução, compreendendo uma série de fenômenos biofísicos e bioquímicos dentro das células visuais (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008). Entre esses fenômenos, ocorrem alterações conformacionais em várias proteínas membranares de uma região dos cones e bastonetes onde a membrana plasmática invagina-se formando discos de bicamadas lipídicas com proteínas integrais inseridas, parcialmente ou completamente segregados do meio externo como organelas intracelulares. A primeira dessas proteínas é a opsina, uma proteína com sete segmentos transmembranares formando um canal que alberga o retinal, e que sofre a influência direta da luz. A ativação da opsina pela luz faz com que ela ative uma fosfodiesterase da membrana chamada transducina. A transducina ativada passa a transformar o segundo mensageiro citoplasmático GMP-cíclico na sua forma inativa 5'-GMP. A concentração intracelular de GMP-cíclico depende de sua produção a partir de GTP por outra proteína de membrana, a guanilato ciclase, e de sua hidrólise pela transducina. No escuro, o nível de GMP-cíclico sobe e no claro esse nível diminui.

A diminuição dos níveis de GMP-cíclico no citoplasma dos cones e bastonetes por ação da luz leva à diminuição da permeabilidade de outra proteína transmembranar que funciona como canal de cátions com abertura dependente de GMP-cíclico (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008). No escuro a permeabilidade desse canal é alta, deixando entrar na célula  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  e  $\text{Mg}^{++}$ , e deixando sair  $\text{K}^+$ . O efeito da entrada de  $\text{Na}^+$  e saída de  $\text{K}^+$  é uma hipopolarização do potencial de membrana dos cones e bastonetes para cerca de -30 mV. No claro, a diminuição da permeabilidade dos canais de cátions dependentes de GMP-cíclico faz com que outros canais transmembranares que deixam passar principalmente  $\text{K}^+$ , tragam o potencial de membrana para mais próximo do potencial de equilíbrio deste íon, ou seja, para cerca de -60 mV, hiperpolarizando os cones e bastonetes. Portanto, quando o olho varre uma cena visual, os cones e bastonetes mudam continuamente de regiões mais escuras para mais claras, ou vice versa, e geram um sinal elétrico hiperpolarizante no primeiro caso e hipopolarizante no segundo caso. A hiperpolarização diminui a liberação do neurotransmissor glutamato pelos pedículos dos cones ou pelas esférulas dos bastonetes – as regiões sinápticas dessas células – enquanto a hipopolarização aumenta a liberação de gluatamato. Dessa forma estabelece-se através de muitos passos biofísicos e bioquímicos a seqüência da transdução do sinal luminoso pelas células fotorreceptoras, cones e bastonetes: luz, fotoquímica, sinal elétrico, neurotransmissão (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008).

Embora a entrada de  $\text{Ca}^{++}$  e  $\text{Mg}^{++}$  nos cones e bastonetes através dos canais de cátions dependentes de GMP-cíclico não tenha efeito direto significativo no sinal elétrico gerado por essas células, esses íons desempenham papéis bioquímicos regulatórios importantes para o funcionamento dessas células (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008). O  $\text{Ca}^{++}$ , em particular, exerce diversos papéis de regulação da cascata fotoquímica, de forma

que a célula fica mais sensível à luz no escuro (altos níveis de  $\text{Ca}^{++}$ ) e menos sensível à luz no claro (baixos níveis de  $\text{Ca}^{++}$ ) (YAU, 1994; SILVEIRA LCL, 2008).

Após o sinal elétrico ser gerado nos cones e bastonetes, como consequência da absorção de fótons pelas opsinas, a informação visual é distribuída por diversas vias paralelas, sendo que essa segregação inicia em diversas classes células bipolares (BOYCOTT & WÄSSLE, 1991; SILVEIRA LCL *et al.*, 1998, 2005). A partir das células bipolares a informação visual é direcionada para as células ganglionares, sendo processada por várias classes dessas células, cada uma delas situando-se na saída de um microcircuito neuronal que inclui classes específicas de células amácrinas, bipolares, horizontais e fotorreceptoras (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b, 2005). Duas classes têm sido muito estudadas e são muito importantes para a visão fotópica monocromática: as células ganglionares M e P que constituem 70-90% das células ganglionares na retina (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b, 2005). Outras classes compreendem células muito diversas, representando cerca de 10% das células ganglionares retinianas, algumas também importantes para a visão fotópica monocromática (PERRY *et al.*, 1984; DACEY & PACKER, 2003).

As células ganglionares de primatas têm sido comparadas ao longo de muitas dimensões, tanto morfológicas como funcionais, a partir de estudos que as investigaram com marcadores neuronais dos corpos celulares, árvores dendríticas, axônios e terminais axonais (POLYAK, 1941; BOYCOTT & DOWLING, 1969; SHERMAN *et al.*, 1976; LEVENTHAL *et al.*, 1981; PERRY & COWEY, 1981, 1984; PERRY *et al.*, 1984; SILVEIRA LCL & PERRY, 1991; SILVEIRA LCL *et al.*, 1994, 1999; DE LIMA *et al.*, 1993, 1996; GHOSH *et al.*, 1996; YAMADA *et al.*, 1996a, 1996b, 2001; DACEY & BRACE, 1992; DACEY & PETERSEN, 1992; DACEY, 1993a, 1993b; DACEY & LEE, 1994; DACEY & PACKER, 2003; DACEY *et al.*, 2003, 2005; SHOSTAK *et al.*, 2003;



GOMES *et al.*, 2005), assim como através do registro das suas atividades elétricas com elétrodos posicionados nas proximidades dos seus corpos celulares e/ou campos dendríticos (GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DE MONASTERIO *et al.*, 1975a, 1975b; DE MONASTERIO, 1978a, 1978b, 1978c; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1998, 2000, 2005, 2007, 2008, 2011, 2012; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; REGAN & LEE, 1993; DACEY & LEE, 1994; SILVEIRA *et al.*, 1999; MARTIN *et al.*, 2001; PASSAGLIA *et al.*, 2002; RÜTTIGER *et al.*, 2002; SOLOMON *et al.*, 2002, 2005, 2006; VAN HATEREN *et al.*, 2002; WHITE *et al.*, 2002; DILLER *et al.*, 2004; LEE & SUN, 2004, 2009; McMAHON *et al.*, 2004; SUN & LEE, 2004; SUN *et al.*, 2004, 2008, 2012; DACEY *et al.*, 2005; KUNKEN *et al.*, 2005; CROOK *et al.*, 2008a, 2008b, 2009, 2011; CAO *et al.*, 2010) ou mesmo através do registro dos efeitos eletrofisiológicos – potenciais pós-sinápticos excitatórios – que elas causam nos seus alvos neuronais talâmicos (KAPLAN & SHAPLEY, 1986).

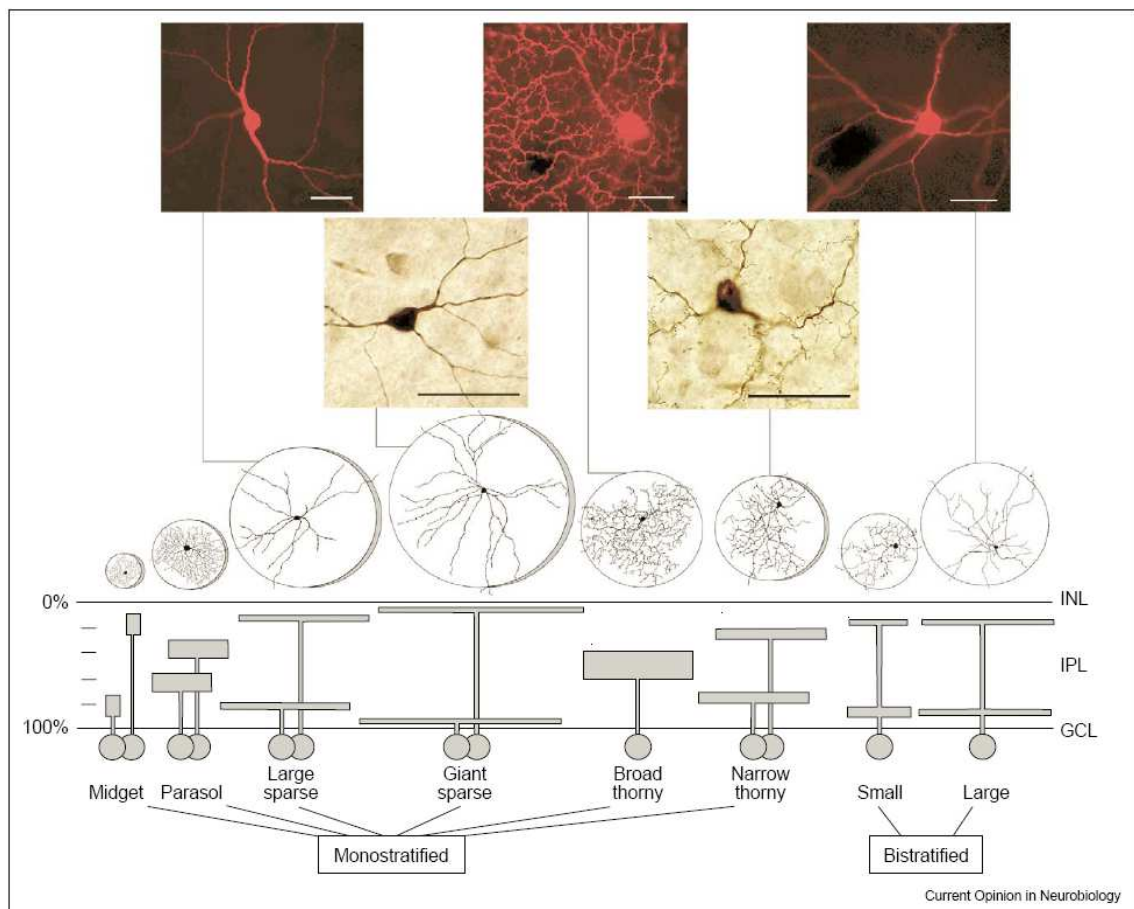
Um dos aspectos anatômicos importantes usados para a comparação das células ganglionares é o sítio de projeção dos seus axônios. As células M projetam para as camadas magnocelulares do núcleo geniculado lateral (NGL) enquanto as células P projetam para as camadas parvocelulares do NGL. Dentre as demais células identificadas por Dacey e Packer (2003) (Figura 2) e outras mais, identificadas por outros autores (e.g., PERRY & COWEY, 1984; DACEY *et al.*, 2005), algumas projetam para as camadas intercaladas ou koniocelulares do NGL e são costumeiramente chamadas coletivamente de células K, enquanto outras projetam para outros núcleos do sistema nervoso central, situados no diencéfalo e mesencéfalo (colículo superior, núcleos pré-tectais, etc...).

As diferentes classes de células ganglionares possuem tamanhos de campos dendríticos divididos grosseiramente em quatro categorias (anãos, pequenos, grandes e

gigantes), o tamanho dos centros dos campos receptivos refletindo grosseiramente os tamanhos dos seus campos dendríticos; os campos dendríticos também podem ser monoestratificados, biestratificados e difusos, em relação ao nível de estratificação na camada plexiforme interna; e densamente ou esparsamente ramificados, de acordo com número de ramos dendríticos por unidade de área (Figura 2) (POLYAK, 1941; BOYCOTT & DOWLING, 1969; LEVENTHAL *et al.*, 1981; PERRY & COWEY, 1981, 1984; PERRY *et al.*, 1984; SILVEIRA LCL *et al.*, 1994, 1999; GHOSH *et al.*, 1996; YAMADA *et al.*, 1996a, 1996b, 2001; DACEY & BRACE, 1992; DACEY & PETERSEN, 1992; DACEY, 1993a, 1993b; DACEY & LEE, 1994; DACEY & PACKER, 2003; DACEY *et al.*, 2003; GOMES *et al.*, 2005). As células P são células anãs, monoestratificadas, densamente ramificadas. As células M são células pequenas, monoestratificadas, densamente ramificadas. As demais classes, incluindo as células K, compreendem células com campos receptivos pequenos, grandes e gigantes, e campos dendríticos monoestratificados, biestratificados e difusos, esparsamente ou densamente ramificados. O tamanho do campo receptivo de uma célula ganglionar é criticamente importante para definir a sua janela de amostragem no espaço, ou seja, a região do campo visual da qual ela processa informação visual (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).

Outro aspecto funcional importante é como as células ganglionares respondem a uma súbita mudança luminosa (GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DE MONASTERIO *et al.*, 1975a, 1975b; DE MONASTERIO, 1978a, 1978b, 1978c; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990, 1993a, 1994; KREMERS *et al.*, 1992, 1993). As células M respondem a estímulos com disparo transitório de potenciais de ação, enquanto as células P respondem sustentadamente a estímulos luminosos. Dentre as demais células algumas respondem sustentadamente, como as células biestratificadas pequenas, enquanto outras respondem transitoriamente. Esta maneira de descrever a resposta das células

ganglionares do tempo é informativa sobre a janela temporal de amostragem dessas células: quanto mais transitória a resposta, menor essa janela; quanto mais sustentada a resposta, maior essa janela temporal de processamento da informação visual (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).



**Figura 2.** Diferenças morfológicas entre células ganglionares da retina de primatas. As células ganglionares são subdivididas em classes, as quais apresentam diferentes características morfofisiológicas (DACEY & PACKER, 2003). Essas classes são usualmente nomeadas de acordo com os padrões de ramificações de suas árvores dendríticas (como na figura) ou pelo sítio de projeção mesodiencefálico. As classes mais estudadas são aquelas que projetam para as camadas magnocelulares, parvocelulares e koniocelulares do núcleo geniculado lateral do tálamo, sendo chamadas células ganglionares M, P e K. Enquanto as células M (também chamadas células parasol ou células monoestratificadas pequenas, importantes para a visão de contraste monocromático) e P (também chamadas de células midget ou células monoestratificadas anãs, importantes para a visão de contraste monocromático e visão de contraste verde-vermelho) formam duas classes homogêneas, as células K são um conjunto de diferentes classes compreendendo, entre outras, as células biestratificadas pequenas e as células

biestratificadas grandes, ambas importantes para a visão de contraste azul-amarelo. Fonte da ilustração: Dacey e Packer (2003).

Outra característica funcional importante das células ganglionares é sua sensibilidade ao contraste de luminância (DE MONASTERIO, 1978a; DERRINGTON & LENNIE, 1984; LEE *et al.*, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1994, 2000, 2007; KAPLAN & SHAPLEY, 1986; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; SOLOMON *et al.*, 1999; USREY & REID, 2000; KREMERS *et al.*, 2001; WHITE *et al.*, 2001; XU *et al.*, 2001; TAILBY *et al.*, 2008). As células M têm grande sensibilidade ao contraste de luminância, respondendo a contrastes muito baixos e saturando rapidamente quando o contraste é aumentado. As células P têm baixa sensibilidade ao contraste, respondendo a partir de contrastes intermediários e saturando pouco quando o contraste é elevado para níveis altos. A visão de contraste de luminância é a principal função do sistema visual em todos os animais. O sistema visual usa a capacidade dos cones e bastonetes de absorver fótons e fotoisomerizar as opsinas para fornecer a informação necessária em diversos níveis de luz ambiente para determinar nos estágios posteriores para o contraste de luminância tanto no espaço quanto no tempo.

### **3.2 VIAS RETINO-GENÍCULO-CORTICAIS**

O NGL é o principal alvo das projeções retino-geniculadas, sendo dividido em diversas camadas, as quais são altamente específicas em relação à classe de células ganglionares que recebem, assim como à origem ocular dessa projeção – região nasal da retina contralateral ou temporal da retina ipsilateral (Figura 3). As células ganglionares M enviam projeções para as camadas 1 e 2 do NGL, sendo que a camada 1 recebe as fibras da região retiniana nasal contralateral, enquanto a camada 2 da região retiniana temporal

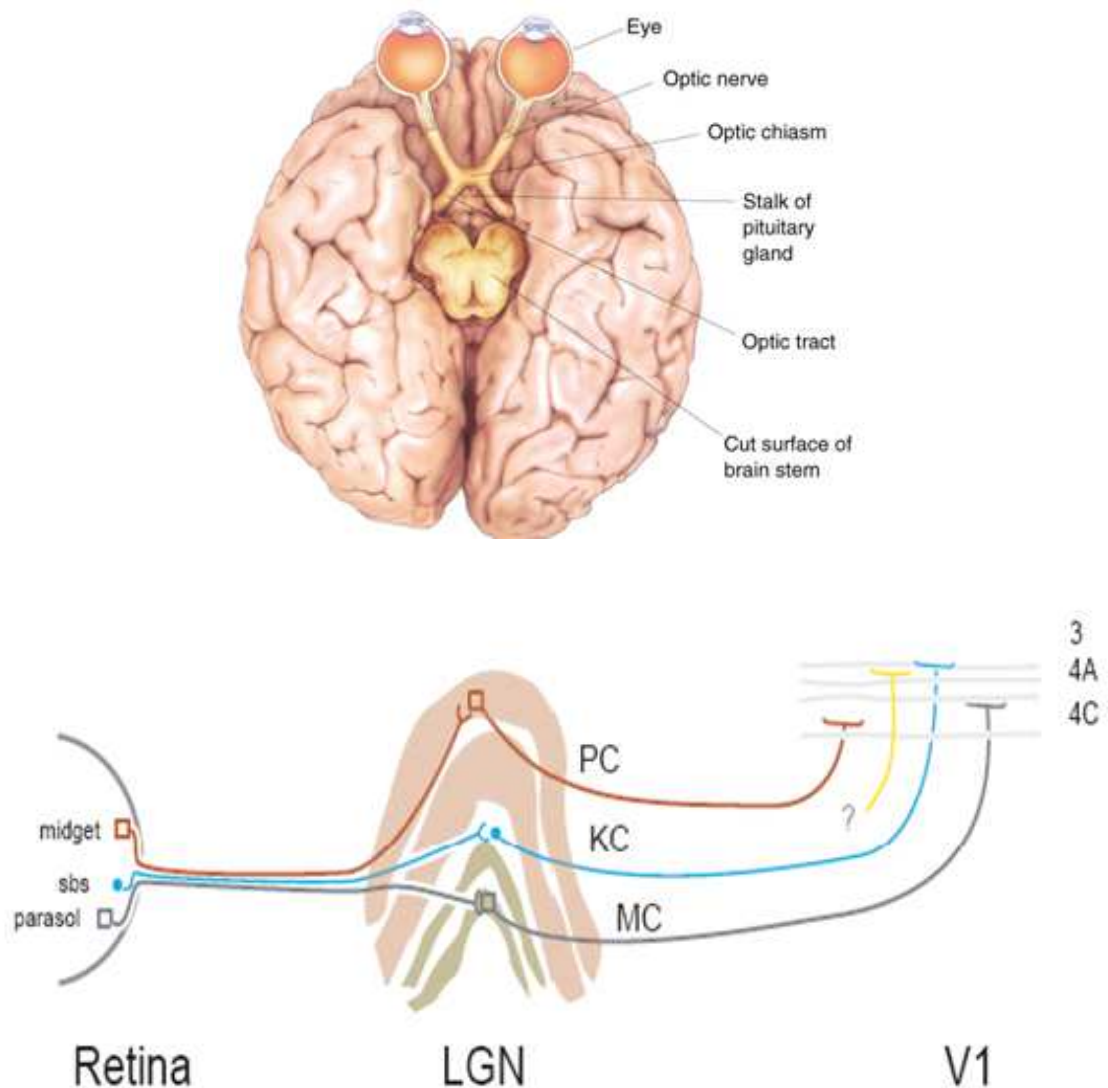
ipsolateral. Por outro lado, as células ganglionares P enviam projeções para as camadas 3 (ipso), 4 (contra), 5 (ipso) e 6 (contralateral) do NGL.

Além disso, as camadas intercaladas ou koniocelulares do NGL recebem projeções de um grupo heterogêneo de células ganglionares, as células K, compreendendo as células biestratificadas pequenas, as células biestratificadas grandes, entre outras (DACEY & PARKER, 2003; DACEY *et al.*, 2005). Essas camadas possivelmente podem ser divididas quanto à classe de células ganglionares K que estão relacionadas, assim como a origem contra ou ipsolateral das projeções (HENDRY & REID, 2000; WHITE *et al.*, 1998, 2001; HASHEMI-NEZHAD *et al.*, 2008; SZMAJDA *et al.*, 2008; PERCIVAL *et al.*, 2009, 2011, 2013).

As células do NGL apresentam propriedades semelhantes às suas correspondentes retinianas, pelo menos em relação ao formato e tamanho do campo receptivo, característica transiente ou sustentada da resposta e sensibilidade espectral (WIESEL & HUBEL, 1966; DREHER *et al.*, 1976; KAPLAN & SHAPLEY, 1986; HICKS *et al.*, 1983; DERRINGTON & LENNIE, 1984; WHITE *et al.*, 1998, 2001; SOLOMON *et al.*, 1999; USREY & REID, 2000; KREMERS *et al.*, 2001; WHITE *et al.*, 2001; XU *et al.*, 2001; HASHEMI-NEZHAD *et al.*, 2008; TAILBY *et al.*, 2008).

O principal alvo dos axônios dos neurônios de projeção do NGL é o córtex visual primário, também denominado de córtex estriado ou V1 (BENEVENTO & YOSHIDA, 1981) (Figura 3). Anatomicamente, V1 é estruturado em camadas 1, 2/3 (contendo os chamados blobs separados por regiões interblobs), 4A, 4B, 4C $\alpha$ , 4C $\beta$ , 5 e 6. As células magnocelulares do NGL projetam para a camada 4C $\alpha$ , as células parvocelulares para a camada 4C $\beta$  e pelo menos algumas classes de células K para os blobs da camada 2/3 e para a camada 4A. As camadas que recebem a maior parte das projeções do núcleo geniculado

lateral distinguem-se pela sua alta atividade enzimática e serão chamadas nesta dissertação de “camadas de entrada do córtex visual primário”.



**Figura 3.** Sistema visual de primatas em vista esquemática. Na parte superior da figura, vista ventral do encéfalo mostrando as fibras ópticas que ligam a retina aos centros superiores. Os axônios das células ganglionares formam o nervo óptico que se direciona para o núcleo geniculado lateral do tálamo e outros núcleos visuais do diencéfalo e mesencéfalo. Os axônios do núcleo geniculado lateral projetam para o córtex visual primário. Na parte inferior da figura, um esquema mostrando os diferentes estágios de processamento visual ao longo das vias paralelas visuais M, P e K. Neurônios M, P e K com propriedades semelhantes são encontrados na camada de células ganglionares, nas lâminas do núcleo geniculado lateral e nas camadas de entrada do córtex visual primário.

Fonte das ilustrações: Bear *et al.* (2001) (parte superior da figura) e Martin (2004) (parte inferior da figura).

#### **4 PROPRIEDADES DOS NEURÔNIOS M E P NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO, TEMPO E SUAS TRANSFORMADAS ESPECTRAIS**

Nessa seção apresenta-se a organização do sistema visual do homem e demais primatas em vias paralelas de transmissão de informação. Essa apresentação é baseada nos estudos das vias M e P, mas pode ser estendida para acomodar três ou mais vias paralelas de transmissão de informação visual.

O ponto de partida é a hipótese de que a separação em vias paralelas aperfeiçoa a transmissão de informação pelo sistema visual nos domínios do espaço, tempo, frequência espacial e frequência temporal. As vias M e P diferem no grau de precisão com que transmitem informação nesses quatro domínios e, assim, a combinação nos níveis superiores do sistema visual da informação fornecida por essas duas vias aperfeiçoa o desempenho do sistema visual nas diferentes tarefas comportamentais. Essa hipótese foi proposta por LCL Silveira (SILVEIRA LCL, 1996) e desenvolvida em diversos trabalhos posteriores por ele e seus colaboradores (SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998; SILVEIRA LCL, 2004a; SILVEIRA LCL *et al.*, 2004a, 2008). Nesta seção, apresentamos essa hipótese como publicada no mais recente desses trabalhos (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Em seguida, apresentamos o trabalho experimental realizado, o qual foi desenhado tomando-se a hipótese de LCL Silveira e colaboradores como seu arcabouço teórico.

##### **4.1 VIAS VISUAIS PARALELAS CONECTANDO A RETINA, AS ESTRUTURAS SUBCORTICAIS E O CÓRTEX CEREBRAL**

Nos níveis altos de iluminação, como ocorre à luz diurna, a imagem do mundo externo formada pela óptica ocular sobre a superfície retiniana é amostrada pelo mosaico

de cones e o sinal de saída eletroquímico dos cones é processado por circuitos neurais especializados. Esses circuitos são constituídos por diversas classes de neurônios com corpos celulares e prolongamentos dispostos nas várias camadas da retina, como descrito resumidamente na Seção 1 (Figura 1). O sentido ortodrômico preferencial para o fluxo da informação é dos cones para células bipolares e dessas para células ganglionares. Os demais neurônios retinianos participam de diversas interações colaterais, cujo significado está sendo progressivamente desvendado em diversos laboratórios localizados em nosso país e no mundo.

As células ganglionares (Figura 2) são os últimos elementos dos circuitos neurais retinianos e responsáveis por enviar os resultados do processamento realizado na retina para os centros visuais situados em níveis mais elevados do sistema nervoso (Figura 3). Elas podem ser vistas como sistemas especializados dotados de propriedades espaçotemporais específicas, cuja função é representar o contraste da imagem visual. As respostas das células ganglionares à estimulação visual constituem o elemento chave para a compreensão de como o sistema visual funciona, como ele analisa o meio ambiente e o quanto ele é eficiente na realização dessa tarefa.

O sistema visual do homem e de outros primatas está organizado em muitas vias paralelas que realizam a transferência de informação dos fotorreceptores para o tálamo, pré-teto, colículo superior e outros centros localizados no diencefalo e mesencefalo. As vias conectando a retina ao NGL e este a V1 são consideradas particularmente importantes para a percepção consciente dos estímulos visuais assim como para fornecer informação visual essencial para a programação das ações (MILNER & GOODALE, 1986, 1995). Entre elas, as vias M e P desempenham papéis importantes, codificando a informação disponível na imagem retiniana e transferindo-a para as diversas camadas do NGL, cujas células projetam seus axônios para as camadas de V1 especializadas em receber essas



conexões aferentes, processá-las e distribuir para outros centros corticais e subcorticais (SILVEIRA LCL, 2004b; SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b, 2005).

As hipóteses predominantes para o papel desses canais M e P de processamento visual apresentam-nos como especializados em transmitir informação específica para cada um deles, respectivamente: detalhes espaciais versus movimento; frequências espaciais altas versus frequências espaciais baixas; frequências temporais baixas versus frequências temporais altas; contrastes altos versus contrastes baixos; contraste verde-vermelho versus contraste acromático; e assim por diante. Diversas dessas idéias possuem significativa comprovação experimental. Contudo, elas encontram dificuldade em acomodar dois grupos de achados fundamentais. Em primeiro lugar, a grande superposição da faixa de sensibilidade desses canais de informação nos principais domínios da visão acromática (tempo, espaço, frequência temporal, frequência espacial). E, em segundo lugar, a conseqüente dificuldade de separar os efeitos sobre a visão acromática da ablação seletiva dessas vias seja por manipulação experimental seja em determinadas enfermidades.

Essa situação lembra o que se observa com a sensibilidade espectral das três classes de cones. Suas sensibilidades se superpõem grandemente no espectro visível. E é difícil distinguir os efeitos visuais acromáticos da perda completa de qualquer deles. A principal diferença é um encurtamento da faixa do visível nos comprimentos de onda curtos que ocorre na perda dos cones S e um encurtamento da faixa do visível nos comprimentos de onda longos na perda dos cones L. Entretanto, a perda dos cones S na tritanopia ou de cones M ou L na deuteranopia e protanopia, respectivamente, resultam em catastróficas diferenças numa outra esfera da visão humana – a visão de cores. Sem os cones S, a visão de cores reduz-se a verdes e vermelhos; sem os cones M ou sem os cones L, a visão de cores fica reduzida aos azuis e amarelos. A lição a ser aprendida aqui é que canais de amostragem com sensibilidades grandemente superpostas num determinado domínio

podem ser usados para extrair informação extremamente complexa sobre detalhes desse domínio, desde que existam mecanismos de ordem superior que operem sobre as saídas desses canais, comparando-as. No caso dos cones, esses mecanismos são matematicamente simples, e envolvem somas e subtrações apenas, mas dão origem a uma dimensão complexa da visão humana, a visão de cores, cuja tarefa é de grande importância comportamental e para a sobrevivência da espécie. Além disso, a avaliação da visão de cores em seres humanos, rápida e eficientemente fornece um “retrato” do estado de saúde do sistema visual e de vários aspectos do sistema nervoso. Isso foi possível graças a várias décadas de cuidadoso estudo dos fenômenos fundamentais da visão de cores (SILVEIRA LCL *et al.*, 2002) e o subsequente desenvolvimento de métodos de testagem desse aspecto da visão (VENTURA *et al.*, 2002). O presente estudo pretende abordar a contribuição para a visão acromática dos canais paralelos visuais, como os canais M e P da visão humana de uma forma semelhante. Seu fim último é o desenvolvimento de testes que avaliem esse aspecto do sistema visual, os quais possam complementar os já existentes, baseados essencialmente na contribuição de cada via para os níveis altos e baixos de contraste acromático.

O sistema visual continuamente amostra os domínios do espaço e tempo, medindo o contraste em diferentes coordenadas espaçotemporais. Essa operação é limitada pelas restrições impostas pelas leis da Física que são comuns a todos os tipos de sistemas e surgem sempre que esses sistemas precisam amostrar um dado domínio para realizar algum tipo de medida. A primeira dessas restrições diz respeito aos requisitos conflitantes para atingir-se simultaneamente alto grau de precisão nos domínios do espaço e do tempo, um problema que se torna particularmente difícil em determinadas situações como, por exemplo, quando o sistema visual precisa realizar medidas de contraste em baixos níveis de iluminação.

Existe, contudo, uma restrição ainda mais fundamental. Os estímulos visuais naturais apresentam, ao mesmo tempo, singularidades e periodicidades, e o sistema visual precisa avaliar não somente as coordenadas espaçotemporais do estímulo, mas também simultaneamente levantar o espectro de frequências espaçotemporais. Este é um problema fundamental, que precisa ser considerado no desenho de aparelhos de medida, e que é governado estritamente pelos princípios da Teoria da Informação, ou seja, obter amostragem precisa em todos os domínios de interesse – tempo, frequência temporal, espaço e frequência espacial. Precisão infinita de amostragem no tempo ou no espaço pode ser obtida utilizando-se aparelhos dotados de janelas de amostragem temporal ou espacial infinitésimas, mas esses aparelhos não podem por causa disso discriminar frequências temporais ou frequências espaciais. Inversamente, precisão infinita nos domínios das frequências espaciais ou frequências temporais pode ser obtida utilizando-se filtros, cada um deles sintonizado para uma única frequência espacial ou frequência temporal, realizando amostragem através de janelas espaciais ou temporais que se estendem infinitamente, porém esses filtros não são capazes de determinar com precisão alguma a localização espacial ou o momento de ocorrência no tempo de um dado evento.

Contudo, esses extremos de precisão espacial ou temporal, assim como precisão espectral espacial e temporal, não existem no mundo físico – eles são idealizações matemáticas. Todos os sistemas ou aparelhos sejam naturais ou feitos pelo homem, construídos para armazenar, transmitir ou analisar informação de qualquer natureza, inclusive visual, representam diferentes graus de compromisso entre precisão no domínio do espaçotempo ou no domínio das frequências espaçotemporais (GÁBOR, 1946).

A evidência disponível até aqui indica que os neurônios M e P respondem diferentemente em todos os domínios do espaçotempo, embora mostrando um grau considerável de sobreposição em cada domínio. Cada via, M ou P, representa um

compromisso particular entre precisão no espaço, tempo, frequência espacial e frequência temporal, fornecendo aos neurônios localizados em níveis mais altos do sistema visual, semelhantes aqueles encontrados nas vias dorsal e ventral do córtex visual, a possibilidade de obter informação visual do meio ambiente com uma combinação particular de precisão nesses domínios que seja adequada à tarefa comportamental a ser desempenhada (SILVEIRA LCL, 2004a).

## **4.2 INTERPRETAÇÃO FÍSICA DA ENTROPIA**

Entropia é um conceito amplamente empregado em campos bem diversos do conhecimento que vão desde estudos teóricos termodinâmicos, estudos sobre o processamento de informação e questões práticas que surgem de experimentos físicos, químicos e biológicos.

A entropia é definida em Termodinâmica Clássica em termos de medidas macroscópicas, enquanto na Teoria de Informação é a medida da incerteza de uma variável aleatória. Na Termodinâmica Clássica, a definição de entropia não usa a distribuição de probabilidade, enquanto que na Teoria de Informação esse conceito é fundamental. Dessa maneira não há uma correlação óbvia que interligue o uso de entropia em campos tão diversos como Termodinâmica Clássica e Teoria de Informação.

Essa questão foi considerada detalhadamente nos trabalhos de Edwin Thompson Jaynes (JAYNES, 1982). Jaynes (1957) propôs que a entropia termodinâmica pode ser interpretada como proporcional à quantidade de informação adicional necessária para descrever detalhadamente os estados microscópicos de um sistema, como definido pela Teoria de Informação de Shannon (1948), descrição essa que não é possível somente em termos da termodinâmica clássica de variáveis macroscópicas, com a constante de Boltzman como constante de proporcionalidade (JAYNES, 1957). Assim, adicionando

calor a um sistema aumenta a entropia termodinâmica porque aumenta o número de estados microscópicos possíveis para o sistema, aumentando a descrição completa do estado do sistema e, portanto, tornando sua entropia informacional maior.

A medida de entropia tem várias aplicações para o estudo do sistema nervoso, incluindo quantificação da transmissão de informação por seqüência de impulsos nervosos (RIEKE *et al.*, 1997), especificação de propriedades de campos receptivos de células corticais (DAUGMAN, 1985; MARCELJA, 1980; DAUGMAN, 1989), extração de informação de populações neuronais (QUIROGA & PANZERI, 2009) e identificação de processos integrados para medir a funcionalidade de agrupamentos corticais no estudo sobre as bases fisiológicas da consciência (TONONI & EDELMAN, 1998).

Para realizar uma tarefa no mundo visual, o sistema visual tem que fornecer boa acurácia (medida da proximidade ao valor real) e boa precisão (medida da reprodutibilidade). Entretanto, várias restrições físicas fundamentais comprometem o desempenho do sistema visual. Por exemplo, existem requisitos temporais e espaciais conflitantes, críticos em baixos níveis de iluminação da retina, e que podem potencialmente reduzir a acurácia e a precisão da análise de imagens retinianas e a orientação dos movimentos do corpo a partir dessas imagens. A visão também é limitada por uma outra restrição física fundamental que consiste em realizar o processamento visual simultaneamente com alta precisão em dois domínios relacionados pela transformada de Fourier, como espaço e frequência espacial ou tempo e frequência temporal (GÁBOR, 1946; DAUGMAN, 1985; BRACEWELL, 1986). Uma vez que os estímulos visuais naturais são simultaneamente composto por características localizadas espaciais e temporais, bem como periodicidades espaciais e temporais, o sistema visual tem que alcançar a melhor combinação de precisão no tempo, espaço, frequência temporal e frequência espacial para realizar uma determinada tarefa (SILVEIRA *et al.*, 2008). A este

respeito, a entropia é uma medida inversa de precisão, e ela pode ser utilizada para avaliar o desempenho do sistema visual na percepção de estímulos complexos como funções de Gábor.

### **4.3 A TEORIA DA INFORMAÇÃO DE DÉNES GÁBOR**

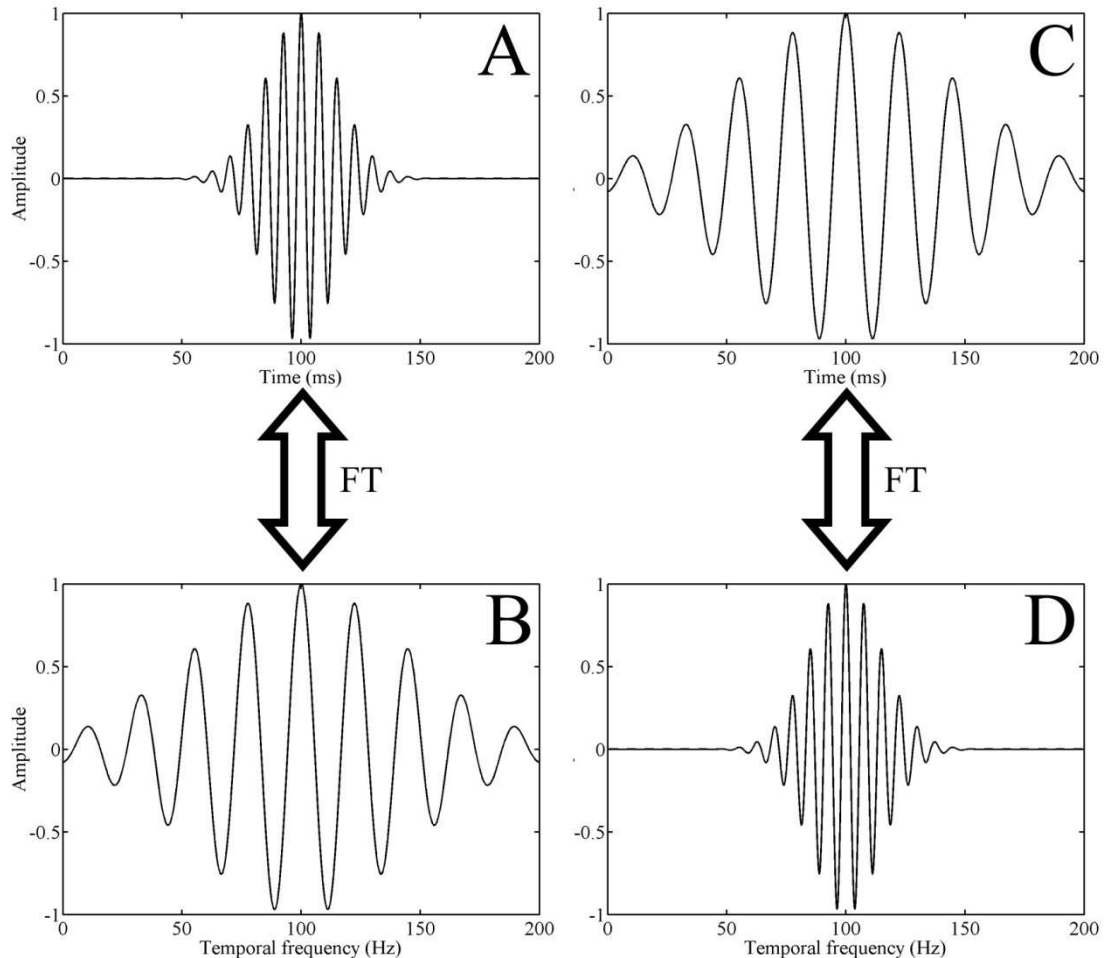
Em um artigo fundamental sobre Teoria de Comunicação, o cientista húngaro Dénes Gábor (1900-1979), ganhador do Prêmio Nobel de Física em 1971 pela invenção e pelo desenvolvimento do método holográfico (GÁBOR, 1992), investigou o problema da descrição simultânea de um fenômeno em termos de sua distribuição de energia nos domínios do tempo e das frequências temporais.

Gábor (1946) desenvolveu uma descrição matemática na qual a quantidade de informação, transmitida por uma banda limitada de frequências num intervalo limitado de tempo, pode ser analisada em termos de quanta elementares de informação pertencentes a um plano onde tempo e frequência temporal são coordenadas ortogonais (GÁBOR, 1946; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).

Nesse plano, também chamado de Diagrama de Informação de Gábor ou Espaço de Fourier, as formas e tamanhos dos quanta elementares de informação dependem da resposta no tempo e da banda de passagem de frequências temporais do mecanismo que está realizando a análise tempo-frequência. Quanto mais curta é a resposta no tempo, maior a precisão no domínio do tempo; quanto mais estreita é a banda espectral, maior é a precisão no domínio das frequências temporais.

Uma das demonstrações mais importantes, realizadas por Gábor (GÁBOR, 1946), foi a de que as precisões em domínios relacionados através de uma transformada de Fourier, são inversamente relacionadas. Qualquer aumento de precisão em um domínio leva, simultaneamente, uma diminuição de precisão no domínio correspondente pela

transformada de Fourier (Figura 4). Isto é mais comumente expresso como a incerteza ou entropia (inverso da precisão) entre dois domínios relacionados.



**Figura 4.** Relação inversa entre domínios que são transformadas de Fourier (FT) um do outro, exemplificado para funções de Gábor (BRACEWELL, 1986; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). As funções de Gábor são funções complexas de variáveis reais formadas por uma oscilação senoidal dentro de um envelope gaussiano (GÁBOR, 1946). Uma das representações dessas funções é obtida desdobrando-as em termos seno e co-seno. Na figura, apenas o termo co-seno é ilustrado. Comparando-se os gráficos da parte de cima da figura, os quais ilustram funções de Gábor no domínio do tempo, com os gráficos de baixo da figura, os quais ilustram funções de Gábor no domínio das frequências temporais, observa-se que uma função mais concentrada no tempo tem uma representação mais espalhada nas frequências temporais. A transformada de Fourier é a ferramenta matemática que permite encontrar a representação de uma função num domínio a partir da sua representação no domínio correlato – no caso do exemplo acima, tempo e frequências temporais. Fonte da ilustração: Silveira LCL *et al.* (2008).

A representação matemática é obtida através da medida do desvio padrão em ambos os domínios correlacionados pela transformada de Fourier, calculados através do desvio do valor quadrático médio para cada domínio, chegando-se à inequação que define o princípio da incerteza de Gábor (GÁBOR, 1946):

$$\Delta t \cdot \Delta \omega \geq \frac{1}{2} \quad (1)$$

Nesta inequação,  $\Delta t$  e  $\Delta \omega$  são a entropia no domínio do tempo e no domínio das frequências temporais, respectivamente, e seu produto é chamado de entropia conjunta (GÁBOR, 1946). A frequência temporal é expressa através da frequência angular medida em radianos.

Esta inequação é uma formulação fundamental da Teoria da Informação, estabelecendo explicitamente que a entropia conjunta não pode atingir valores abaixo de um certo mínimo de ordem um, devido à impossibilidade de aumento simultâneo de precisão no tempo e nas frequências temporais.

Como revisto por Rassias (2004), essa relação foi formulada independentemente por diversos autores, na Década de Vinte, entre eles Norbert Wiener, Werner Karl Heisenberg e Thomas Hartley, e foi colocada numa base matemática formal em 1928 por Wolfgang Ernst Pauli e Hermann Klaus Hugo Weyl. Por fim, essa relação foi utilizada por Gábor Dénes (1946) para desenvolver sua Teoria da Informação.

Suas observações podem ser estendidas a qualquer par de domínios relacionados pela transformada de Fourier. Elas podem ser generalizadas para situações complexas tais como a amostragem e codificação de uma imagem formada sobre a retina, na qual tempo, duas dimensões de espaço e suas três dimensões espectrais obtidas pela transformada de Fourier são igualmente relevantes.



### 4.3.1 Funções de Gábor

Gábor (1946) demonstrou que um grupo de funções oferece a menor entropia conjunta nos domínios do tempo e das frequências temporais, ocupando a menor área possível no diagrama de informação de Gábor ou espaço de Fourier. Essas funções elementares no domínio do tempo,  $\psi(t)$ , chamadas na literatura de funções de Gábor, têm a forma de uma oscilação harmônica senoidal modulada por uma função de probabilidade gaussiana:

$$\psi(t) = e^{-\alpha^2(t-t_0)^2} \cdot e^{i\omega_0(t-t_0)+\theta} \quad (2)$$

onde  $\alpha$  e  $t_0$  representam respectivamente a concentração e o pico da função de probabilidade, enquanto  $\omega_0$  e  $\theta$  representam a frequência angular e a fase da oscilação harmônica. A função  $\psi(t)$  é representada por pontos do plano complexo associados com valores reais de tempo como terceira coordenada. À medida que o tempo passa,  $\psi(t)$  descreve uma espiral em torno do eixo do tempo na superfície de um sólido de revolução que tem a forma de uma função de probabilidade (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).

A transformada de Fourier da função de Gábor dá o seu espectro no domínio das frequências angulares temporais,  $\phi(\omega)$ , que tem a mesma forma analítica da função original no domínio do tempo:

$$\phi(\omega) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} \psi(t) \cdot e^{-i\omega t} \cdot dt \quad (3)$$

$$\phi(\omega) = e^{-\left(\frac{1}{2\alpha}\right)^2 \cdot (\omega-\omega_0)^2} \cdot e^{it_0(\omega-\omega_0)+\theta}$$

(4)

Gábor (1946) também mostrou que qualquer função pode ser expandida em termos de funções elementares  $\psi(t)$  e no domínio espectral  $\phi(\omega)$ . Como as entropias no tempo e nas frequências angulares temporais estão relacionadas à concentração da função de probabilidade, podemos expressar os valores de entropia em função do desvio padrão dessas funções,  $\alpha$ , dessa maneira as incertezas calculadas para funções do tipo Gábor, ficam expressas da seguinte forma:

$$\Delta t = \frac{1}{\alpha} \sqrt{\frac{\pi}{2}} \quad (5)$$

$$\Delta \omega = \alpha \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \quad (6)$$

Multiplicando-se as Equações 5 e 6, podemos chegar ao mínimo teórico para a entropia conjunta previsto por Gábor (1946), provando, assim, que as funções que minimizam maximalmente a entropia conjunta são as funções de Gábor:

$$\Delta t \cdot \Delta \omega = \left( \frac{1}{\alpha} \sqrt{\frac{\pi}{2}} \right) \cdot \left( \alpha \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \right) = \frac{1}{2}$$

$$\Delta t \cdot \Delta \omega = \frac{1}{2} \quad (7)$$

Gábor (1946) também mostrou que as expansões mais comumente usadas para analisar funções na matemática, de um modo geral são casos especiais extremos da expansão em funções de Gábor. Por exemplo, mudando-se o valor de  $\alpha$ , muda-se o compromisso entre precisão no tempo e nas frequências temporais, resultando numa gama de diferentes funções de Gábor. Quando  $\alpha \rightarrow 0$ , a função de Gábor no tempo,  $\psi(t)$ , torna-

se funções seno e cosseno associadas ao número de Euler, e sua transformada de Fourier,  $\phi(\omega)$ , torna-se uma função impulso (função de Dirac). Quando  $\alpha \rightarrow \infty$ , a função de Gábor no tempo,  $\psi(t)$ , torna-se uma função impulso (função de Dirac), e sua transformada de Fourier,  $\phi(\omega)$ , torna-se funções seno e cosseno associadas ao número de Euler. Assim, a expansão de funções em funções de Gábor no tempo,  $\psi(t)$ , nessas condições extremas, converge, no primeiro caso, para a expansão em séries de Fourier, rotineiramente usada em análise espectral. No segundo caso, converge para a expansão em funções impulsos, ou seja, a análise temporal mais comumente usada em Física. O raciocínio oposto é aplicado para análise de sua respectiva transformada de Fourier  $\phi(\omega)$ .

Originalmente, o trabalho de Gábor (1946) lidou especificamente com som, audição e aparelhos que trabalham no tempo em geral, portanto restrito aos domínios do tempo e das frequências temporais. Contudo, posteriormente o mesmo tratamento foi empregado para imagens e visão, inclusive sendo usado largamente para modelar os campos receptivos de neurônios no espaço, frequências espaciais, tempo e frequências temporais (MARCELJA, 1980; DAUGMAN, 1980, 1983, 1984, 1985, 1988, 1989; KULIKOWSKI & BISHOP, 1981; KULIKOWSKI *et al.*, 1982; WANG *et al.*, 1988, 1993).

#### 4.4 DETERMINAÇÃO DO MÍNIMO TEÓRICO

O mínimo teórico da entropia conjunta ou incerteza conjunta (GÁBOR, 1946; DAUGMAN, 1985) é originado da limitação física de simultaneamente aumentar a precisão em domínios relacionados por uma transformada de Fourier, a qual está na raiz do chamado Princípio da Incerteza (BRACEWELL, 1986). O Princípio de Incerteza foi enunciado em 1925 por Norbert Wiener, durante uma palestra em Göttingen, o qual afirmava que um par de transformadas não podiam ser, simultaneamente, muito pequenas;

originou a famosa demonstração física em 1927 por Werner Heisenberg sobre a impossibilidade de especificar simultaneamente a posição e o momento de um elétron na eletrosfera de um átomo; e correspondeu à proposição de Pauli, em 1928, que quanto menor a incerteza do módulo quadrado de uma função, maior a incerteza do módulo quadrado de sua transformada de Fourier e vice-versa (RASSIAS, 2004). A demonstração para existência desse mínimo e seu valor podem ser encontradas em vários trabalhos que usam a inequação de Schwarz (GÁBOR, 1946; BRACEWELL, 1986).

O quadrado da entropia ou incerteza no espaço,  $x$ , unidimensional, considerado como a variância, é calculado através do segundo momento  $\langle x^2 \rangle$  da distribuição de energia do sinal complexo  $\psi(x)$ , centrada no centróide ou primeiro momento  $\langle x \rangle$ , o qual define o intervalo onde a função é mais concentrada (BRACEWELL, 1946). Portanto, o primeiro momento é:

$$\langle x \rangle = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \quad (8)$$

Enquanto o segundo momento é:

$$\langle x^2 \rangle = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^2 \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \quad (9)$$

O quadrado da entropia ou incerteza fora do centróide:

$$(\Delta x)^2 = \langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle$$

$$(\Delta x)^2 = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2$$

$$(\Delta x)^2 = \left( \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^2 \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right) - \left( \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right)^2$$
(10)

O quadrado da entropia ou incerteza centrado no centróide ou primeiro momento é:

$$(\Delta x)^2 = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^2 \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx}$$
(11)

O domínio relacionado com o sinal complexo  $\psi(x)$  pode ser encontrado calculando-se sua transformada de Fourier:

$$\varphi(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} \psi(x) \cdot e^{-2\pi i u x} \cdot dx$$
(12)

Dessa maneira, temos a função  $\varphi(u)$  no domínio das frequências espaciais,  $u$ . Podemos calcular assim o quadrado da incerteza ou entropia nesse domínio, também centrada no primeiro momento ou centróide:

$$(\Delta u)^2 = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \varphi^*(u) \cdot u^2 \cdot \varphi(u) \cdot du}{\int_{-\infty}^{+\infty} \varphi^*(u) \cdot \varphi(u) \cdot du}$$
(13)

Através das igualdades mostradas em Gábor (1946), temos:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx = \int_{-\infty}^{+\infty} \varphi^*(u) \cdot \varphi(u) \cdot du \quad (14)$$

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \varphi^*(u) \cdot u^n \cdot \varphi(u) \cdot du = \left( \frac{1}{2\pi i} \right)^n \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \frac{d^n}{dx^n} [\psi(x)] \cdot dx \quad (15)$$

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^n \cdot \psi(x) \cdot dx = \left( \frac{-1}{2\pi i} \right)^n \int_{-\infty}^{+\infty} \varphi^*(u) \cdot \frac{d^n}{du^n} [\varphi(u)] \cdot du \quad (16)$$

e escrevendo o quadrado da entropia nas frequências espaciais (Equação 13) em termos de sua correlação no espaço (Equação 15), temos:

$$(\Delta u)^2 = \left( \frac{1}{2\pi i} \right)^2 \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \frac{d^2}{dx^2} [\psi(x)] \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \quad (17)$$

Integrando por partes o numerador da Equação 17 e considerando que a função  $\psi(x)$  pertence ao espaço de Hilbert, obtém-se:

$$\begin{aligned} & \left( \frac{1}{2\pi i} \right)^2 \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \frac{d^2}{dx^2} [\psi(x)] \cdot dx = \\ & = \left( \frac{-1}{4\pi^2} \right) \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \frac{d^2}{dx^2} [\psi(x)] \cdot dx = \\ & = \left( \frac{1}{4\pi^2} \right) \left( - \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \frac{d^2}{dx^2} [\psi(x)] \cdot dx \right) = \end{aligned}$$

$$= \left( \frac{1}{4\pi^2} \right) \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] \cdot dx \quad (18)$$

Assim, é possível agora substituir o resultado (Equação 18) no numerador da equação do quadrado da entropia para as frequências espaciais (Equação 17):

$$(\Delta u)^2 = \left( \frac{1}{4\pi^2} \right) \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \quad (19)$$

Desse modo, é possível multiplicar as duas entropias ao quadrado (Equação 11 e 19) e estimar o quadrado da entropia conjunta para o domínio do espaço e das frequências espaciais:

$$\begin{aligned} (\Delta x)^2 \cdot (\Delta u)^2 &= \left( \frac{1}{4\pi^2} \right) \left( \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^2 \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right) \left( \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right) \\ &= \left( \frac{1}{4\pi^2} \right) \left( \frac{1}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right)^2 \left( \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot x^2 \cdot \psi(x) \cdot dx \right) \left( \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] \cdot dx \right) \end{aligned} \quad (20)$$

A inequação de Schwarz pode ser usada para mostrar que os numeradores da Equação 20 podem ser relacionados pela seguinte inequação (BRACEWELL, 1986):

$$\left( \int_{-\infty}^{+\infty} x \cdot \psi^*(x) \cdot x \cdot \psi(x) \cdot dx \right) \left( \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] \cdot dx \right) \geq$$

$$\begin{aligned}
&\geq \frac{1}{4} \left| \int_{-\infty}^{+\infty} \left( x \cdot \psi^*(x) \cdot \frac{d}{dx} [\psi(x)] + x \cdot \frac{d}{dx} [\psi^*(x)] \cdot \psi(x) \right) \cdot dx \right|^2 \geq \\
&\geq \frac{1}{4} \left| \int_{-\infty}^{+\infty} x \cdot \frac{d}{dx} [\psi^*(x) \cdot \psi(x)] \cdot dx \right|^2
\end{aligned}
\tag{21}$$

Então, substituindo o resultado da Inequação 21 no numerador da Equação 20, o produto das duas entropias pode ser escrito como uma inequação do tipo:

$$(\Delta x)^2 \cdot (\Delta u)^2 \geq \left( \frac{1}{16\pi^2} \right) \left( \frac{1}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right)^2 \left| \int_{-\infty}^{+\infty} x \cdot \frac{d}{dx} [\psi^*(x) \cdot \psi(x)] \cdot dx \right|^2
\tag{22}$$

Como  $\psi(x)$  pertence ao espaço de Hilbert e integrando por partes o numerador da Inequação 22, temos:

$$\left| \int_{-\infty}^{+\infty} x \cdot \frac{d}{dx} [\psi^*(x) \cdot \psi(x)] \cdot dx \right|^2 = \left| - \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx \right|^2 = \left( \int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx \right)^2
\tag{23}$$

Substituindo o resultado da Equação 23 na inequação da entropia conjunta (Inequação 22)

$$(\Delta x)^2 \cdot (\Delta u)^2 \geq \left( \frac{1}{16\pi^2} \right) \left( \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} \psi^*(x) \cdot \psi(x) \cdot dx} \right)^2
\tag{24}$$

chega-se à demonstração que o mínimo teórico não pode ser menor que  $1/4\pi$  ou 0,0796 (Inequação 25):



$$(\Delta x)^2 \cdot (\Delta u)^2 \geq \left( \frac{1}{16\pi^2} \right)$$

$$\Delta x \cdot \Delta u \geq \frac{1}{4\pi}$$

(25)

#### 4.5 AMOSTRAGEM EFICIENTE DE UMA IMAGEM PELAS VIAS VISUAIS

A imagem formada pelo sistema óptico ocular no fundo do olho é codificada inicialmente na atividade das chamadas células visuais fotorreceptoras, cones e bastonetes. A partir desse nível a informação é transferida para as células bipolares retinianas, as quais são de cerca de uma a duas dezenas de classes diferentes, cada uma com propriedades morfológicas e funcionais próprias (BOYCOTT & WÄSSLE, 1991; SILVEIRA LCL, 2004b; SILVEIRA LCL *et al.*, 2005) (Figura 1). As diversas classes de células bipolares transferem, então, a informação codificada em sua atividade para as células ganglionares retinianas, também constituídas por cerca de dez a vinte classes diferentes (DACEY & PACKER, 2004; SILVEIRA LCL, 2004b; SILVEIRA LCL *et al.*, 2005) (Figuras 1-2).

As células ganglionares codificam o conteúdo de informação da imagem formada sobre a retina com certo grau de entropia conjunta no espaço de Fourier hexadimensional: tempo, frequência temporal, espaço bidimensional e frequência espacial bidimensional (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). O valor exato de entropia conjunta depende de funções matemáticas que melhor descrevem as funções respostas dessas células em todos os domínios de interesse. Diversas funções simétricas circularmente têm sido usadas para isso, incluindo funções DoG (diferença entre duas gaussianas), funções de Cauchy, funções de Marr-Hildreth e funções de Gábor (SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998; BOUKERROUI *et al.*, 2004; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Algumas funções apresentam valores elevados para a entropia conjunta, enquanto outras têm valores menores e somente

as funções de Gábor atingem o valor mínimo possível (GÁBOR, 1946; SILVEIRA *et al.*, 2008).

As células ganglionares que analisam cada região do campo visual pertencem a diversas classes, incluindo as classes M e P já mencionadas. Se todas as células ganglionares localizados numa dada região retiniana fossem de uma única classe, tendo a mesma função resposta, elas teriam a mesma entropia conjunta (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Além disso, todas as células operariam com o mesmo compromisso entre entropia num dado domínio e entropia no domínio relacionado ao primeiro pela transformada de Fourier (e.g.: tempo e frequência temporal) (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).

Por outro lado, a análise do campo visual por diferentes classes de células ganglionares dotadas de funções respostas com formas diferentes, permite que o sistema visual possa ser formado por canais de processamento de informação com duas particularidades. Primeiro, se as funções respostas são qualitativamente diferentes (e.g.: funções de Gábor para uma classe celular e funções DoG para outra classe celular), a entropia conjunta para um par de domínios têm valores quantitativamente diferentes (e.g.:  $1/4\pi$  para funções de Gábor, valores bem mais altos para funções DoG) (DAUGMAN, 1984; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Segundo, mesmo que as funções sejam qualitativamente semelhantes (e.g.: duas classes celulares com funções resposta tipo Gábor), é ainda possível manter o mesmo valor para a entropia conjunta, porém com entropias diferentes para um domínio e sua transformada; nesse caso, uma classe celular pode transmitir informação mais precisa que a outra num domínio (e.g.: tempo), enquanto a outra transmite informação mais precisa que a primeira na transformada de Fourier daquele domínio (e.g.: frequência temporal) (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008).

Os mais diversos sistemas neurais codificam a informação que por eles trafega em múltiplos canais de processamento – e. g. sistema sensorial somático, sistema auditivo,

sistema vestibular, sistema visual, sistema motor, e assim por diante (SILVEIRA LCL, 2008). O processamento paralelo é a regra no sistema nervoso, na maior parte dos casos, e não a exceção. A codificação da informação proveniente do meio ambiente, transformada opticamente na imagem presente no fundo de olho, em canais paralelos que diferem entre si nas suas propriedades, é um princípio geral de organização do sistema visual dos vertebrados. Por exemplo, vários mamíferos como o gato doméstico, furão, coelho, cutia, esquilo, rato, camundongo e gambá, entre outros, utilizados em muitos estudos experimentais do sistema visual, possuem uma grande variedade de células ganglionares retinianas. Algumas dessas classes de células ganglionares projetam para camadas específicas do NGL, exibem diferentes capacidades de discriminar estímulos que variem nos domínios do espaço, do tempo, das frequências espaciais e das frequências temporais, e constituem o substrato retiniano para a visão acromática desses animais.

Em primatas, as células M, as células P e algumas células K estão envolvidas na visão acromática e cada uma dessas classes codifica contraste com uma combinação particular de discriminação no espaço, no tempo, nas frequências espaciais e nas frequências temporais espectral, como pode ser verificado no estudo de neurônios isolados tanto na retina (GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DE MONASTERIO *et al.*, 1975a, 1975b; DE MONASTERIO, 1978a, 1978b, 1978c; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1998, 2000, 2005, 2007, 2008, 2011, 2012; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; REGAN & LEE, 1993; DACEY & LEE, 1994; SILVEIRA *et al.*, 1999; MARTIN *et al.*, 2001; PASSAGLIA *et al.*, 2002; RÜTTIGER *et al.*, 2002; SOLOMON *et al.*, 2002, 2005, 2006; VAN HATEREN *et al.*, 2002; WHITE *et al.*, 2002; DILLER *et al.*, 2004; LEE & SUN, 2004, 2009; McMAHON *et al.*, 2004; SUN & LEE, 2004; SUN *et al.*, 2004, 2008, 2012; DACEY *et al.*, 2005; KUNKEN *et al.*, 2005; CROOK *et al.*, 2008a, 2008b, 2009, 2011; CAO *et al.*, 2010) como

no NGL (HICKS *et al.*, 1983; DERRINGTON & LENNIE, 1984; DERRINGTON *et al.*, 1984; KAPLAN & SHAPLEY, 1986; O'KEEFE *et al.*, 1998; WHITE *et al.*, 1998, 2001; CASAGRANDE, 1999; SOLOMON *et al.*, 1999; USREY & REID, 2000; KREMERS *et al.*, 2001; XU *et al.*, 2001; HASHEMI-NEZHAD *et al.*, 2008; TAILBY *et al.*, 2008). Essas propriedades de codificação das respostas das principais classes de células ganglionares ou talâmicas de primatas já foram quantificadas com um nível suficiente de detalhamento de tal forma que é possível tratá-las matematicamente de diversas maneiras. Assim, é possível estimar o valor para sua entropia conjunta em diversas dimensões e testar o quão próximo ou o quão longe do mínimo teórico as células ganglionares operam; é também possível verificar se essas diferentes classes de células minimizam entropia de formas diferentes e propor hipóteses sobre sua importância na percepção visual e nas ações guiadas pela visão (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004a, 2008).

#### **4.6 RESPOSTA NO ESPAÇO**

As células ganglionares M e P e as células M e P talâmicas que retransmitem a informação retiniana para o córtex visual primário são encontradas em todos os primatas superiores, tanto catarrinos quanto platirrininos, incluindo o homem, os grandes primatas e os macacos do Velho Mundo e do Novo Mundo, sejam espécies diurnas ou noturnas, sejam espécies tricromatas completas, tricromatas incompletas (população mista de dicromatas e tricromatas) e monocromatas, como comprovado por grande número de estudos morfológicos (POLYAK, 1941; BOYCOTT & DOWLING, 1969; LEVENTHAL *et al.*, 1981; PERRY & COWEY, 1981; PERRY *et al.*, 1984; RODIECK *et al.*, 1985; PERRY & SILVEIRA, 1988; SILVEIRA & PERRY, 1991; DACEY & BRACE, 1992; DACEY & PETERSEN, 1992; DACEY, 1993a, 1993b; DE LIMA *et al.*, 1993, 1996; DACEY & LEE, 1994; SILVEIRA LCL *et al.*, 1994, 1999; GHOSH *et al.*, 1996, 1997; YAMADA *et al.*,

1996a, 1996b, 2001; GHOSH & GRÜNERT, 1999; DACEY & PACKER, 2003; DACEY *et al.*, 2003; GOMES *et al.*, 2005) e fisiológicos (DE VALOIS *et al.*, 1958, 1964, 1966; DE VALOIS, 1960; JACOBS & DE VALOIS, 1965; WIESEL & HUBEL, 1966; GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DE MONASTERIO *et al.*, 1975a, 1975b; DE MONASTERIO, 1978a, 1978b; HICKS *et al.*, 1983; DERRINGTON & LENNIE, 1984; DERRINGTON *et al.*, 1984; KAPLAN & SHAPLEY, 1986; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1998, 2000, 2005, 2007, 2008, 2011, 2012; YEH *et al.*, 1995; KREMERS & WEISS, 1997; KREMERS *et al.*, 1992, 1993, 1997, 2001; REGAN & LEE, 1993; DACEY & LEE, 1994; O'KEEFE *et al.*, 1998; WHITE *et al.*, 1998, 2001, 2002; CASAGRANDE, 1999; SILVEIRA *et al.*, 1999; SOLOMON *et al.*, 1999, 2002, 2005, 2006; USREY & REID, 2000; MARTIN *et al.*, 2001; XU *et al.*, 2001; PASSAGLIA *et al.*, 2002; RÜTTIGER *et al.*, 2002; VAN HATEREN *et al.*, 2002; DILLER *et al.*, 2004; LEE & SUN, 2004, 2009; McMAHON *et al.*, 2004; SUN & LEE, 2004; SUN *et al.*, 2004, 2008, 2012; DACEY *et al.*, 2005; KUNKEN *et al.*, 2005; CROOK *et al.*, 2008a, 2008b, 2009, 2011; HASHEMI-NEZHAD *et al.*, 2008; TAILBY *et al.*, 2008; CAO *et al.*, 2010), e apresentado em revisões da literatura bastante detalhadas (SHAPLEY & PERRY, 1986; YAMADA, 1995; KREMERS *et al.*, 1999; SILVEIRA LCL *et al.*, 1999, 2004b, 2005; SILVEIRA LCL, 2004b).

As células ganglionares M e P foram primeiramente descritas em primatas diurnos e tricromatas, tais como o homem, o macaco-reso e outros catarrinos. Mais recentemente sua presença foi confirmada em todos os primatas estudados até agora, incluindo gêneros diurnos ou noturnos, monocromatas, dicromatas e tricromatas, e habitantes de nichos ecológicos distintos (DE LIMA *et al.*, 1993, 1996; SILVEIRA LCL *et al.*, 1994; GHOSH *et al.*, 1996; YAMADA *et al.*, 1996a, 1996b, 2001). Em particular, a presença de células M e P em primatas cegos à dimensão verde-vermelha (indivíduos machos de diversos gêneros

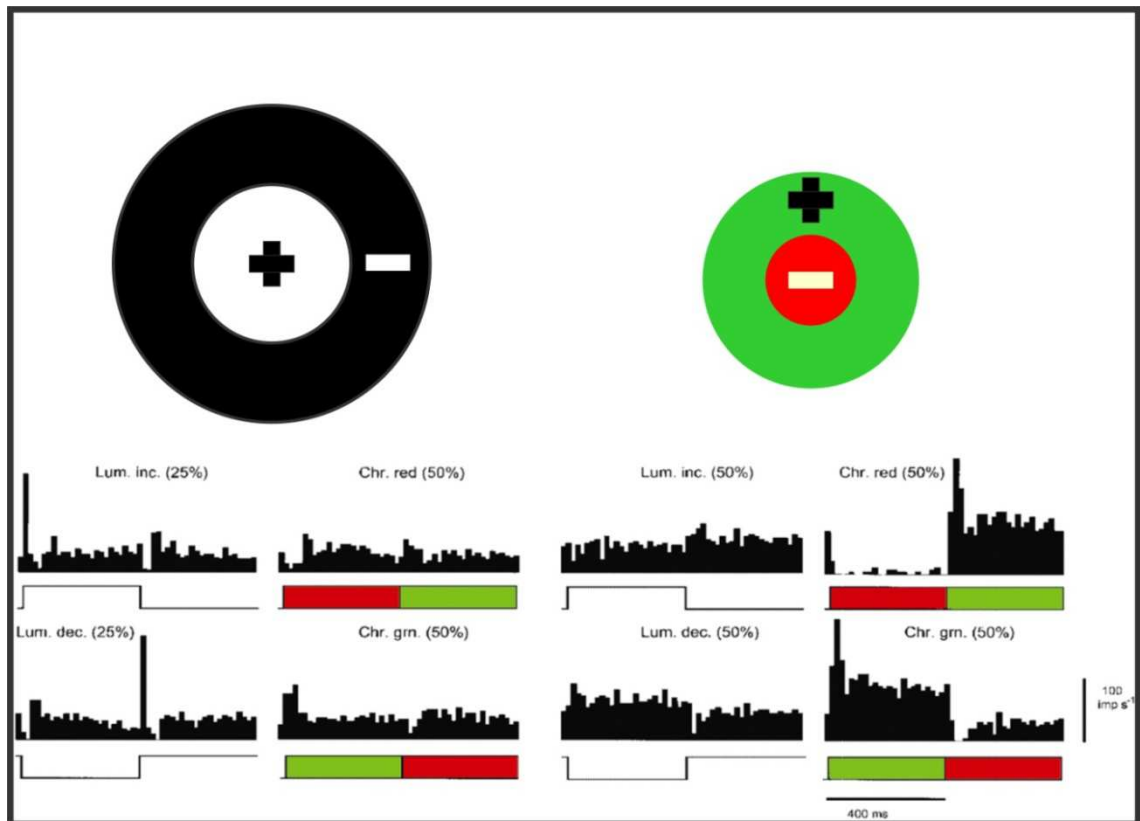
de platirrinos) ou completamente cegos às cores (machos e fêmeas de macaco-da-noite) em números e proporções da mesma ordem de magnitude daqueles encontrados em catarrinos é uma indicação do papel fundamental dessas duas vias visuais na visão acromática. Assim, uma das hipóteses para a evolução da via visual P em primatas é de que originalmente ela fosse devotada à visão acromática; em seguida, com o aparecimento de uma terceira classe de cones na retina, essa via passou a transmitir informação também sobre o contraste cromático verde-vermelho; essa seletividade seria devida à pré-existência das chamadas vias privadas entre um cone, uma célula bipolar MB e uma célula ganglionar P na região central da retina de primatas (MOLLON & JORDAN, 1988) (Figura 5).

A caracterização da resposta de um sistema no domínio do espaço ou do tempo depende da obtenção de respostas a funções impulso ou funções  $\delta$  de Dirac, ou seja, funções com amplitude infinita com concentrada infinitesimalmente (BRACEWELL, 1986). Na prática, utilizam-se funções impulsos com amplitude muito alta, porém finita, concentradas em intervalos muito pequenos, porém finitos. No domínio do espaço, por exemplo em Óptica, usam-se funções impulsos bidimensionais, isto é, pontos luminosos, para determinar as características de um sistema óptico de transmitir informação do espaço objeto para o espaço imagem. As respostas das células M e P no domínio do espaço são representadas pelas suas respostas a impulsos espaciais 2D, as quais guardam uma relação direta com os perfis de sensibilidade dos campos receptivos dessas células. As células M e P têm campos receptivos aproximadamente circulares, com organização centro-periferia antagonista: uma região central que responde com uma polaridade circundada por uma região periférica que responde com polaridade oposta à luz (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995; LEE *et al.*, 1998) (Figura 5).

Existem diferenças anatômicas muito consistentes entre os tamanhos dos campos dendríticos das células ganglionares M e P: os diâmetros dos campos dendríticos das

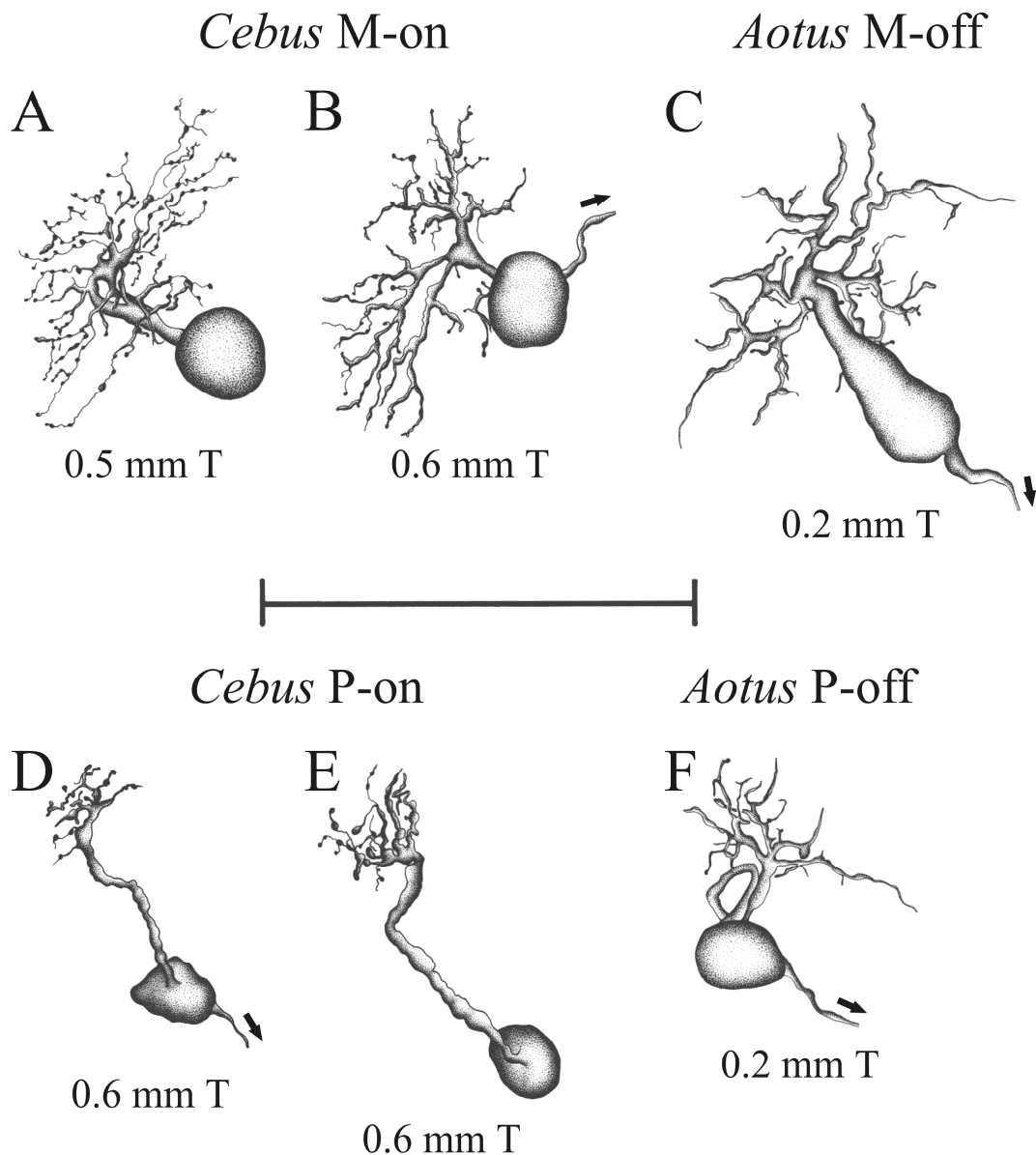
células M são cerca de três vezes maiores do que os diâmetros dos campos dendríticos das células P, sendo que os campos dendríticos de ambas as classes aumentam em diâmetro consideravelmente a partir da fóvea em direção à periferia retiniana, mantendo a proporção entre elas (PERRY *et al.*, 1984; RODIECK *et al.*, 1985; DACEY & PETERSEN, 1992; YAMADA, 1995; YAMADA *et al.*, 1996a, 2001; SILVEIRA *et al.*, 2004b; GOMES *et al.*, 2005) (Figura 6).

Assim, uma questão importante é saber se essa diferença anatômica entre os tamanhos dos campos dendríticos das células M e P corresponde a uma diferença funcional entre os tamanhos dos campos receptivos dessas duas classes neuronais. Para outras classes de células ganglionares de mamíferos essa relação entre os tamanhos dos campos dendríticos e os tamanhos dos centros dos campos receptivos já foi positivamente comprovada (PEICHL & WÄSSLE, 1979). Alguns autores encontraram uma diferença consistente entre os tamanhos dos centros dos campos receptivos das células M e P que está de acordo com a diferença entre os tamanhos dos campos dendríticos; outros, entretanto, relataram um grande variabilidade e sobreposição dos tamanhos dos centros dos campos receptivos das células M e P, especialmente na região central do campo visual (SILVEIRA *et al.*, 2005) (Figura 6).



**Figura 5.** Diferenças funcionais entre as células M e P. As células M respondem vigorosamente de forma transitória para contraste de luminância e não respondem ou respondem fracamente e com o dobro da frequência de estimulação, para contraste verde-vermelho equiluminante. As células P respondem fracamente de forma tônica para contraste de luminância e vigorosamente de forma tônica para contraste verde-vermelho equiluminante. A figura ilustra as respostas de uma célula M ON (à esquerda) e uma célula P OFF (Centro Vermelho OFF / Periferia Verde ON) à direita. Fonte das ilustrações: Lee *et al.* (2000), modificado.





**Figura 6.** Diferenças morfológicas entre as células ganglionares M e P de primatas diurnos (*Cebus sp.*) e noturnos (*Aotus sp.*). A uma mesma distância da fóvea (excentricidade), as células M apresentam maior arborização dendrítica que as células P tanto em primatas diurnos quanto noturnos (YAMADA *et al.*, 1996a, 2001). Para uma mesma excentricidade, as células de primatas noturnos têm árvores dendríticas maiores que as células de primatas diurnos (YAMADA *et al.*, 1996a, 2001). Essa diferença morfológica reflete-se em diferenças funcionais relativas às dimensões dos campos receptivos. Escala: 50  $\mu\text{m}$ . Fonte da ilustração: Yamada (1995).

Também existe um desacordo entre os diferentes estudos publicados sobre medidas dos tamanhos dos campos receptivos de neurônios M e P talâmicos (SILVEIRA *et al.*, 2005). Uma possível causa para essas discrepâncias reside na dificuldade de realizar

medidas espaciais precisas na região central do campo visual, especialmente próximo da projeção foveal, já que nessa região os campos receptivos são diminutos, especialmente aqueles das células P.

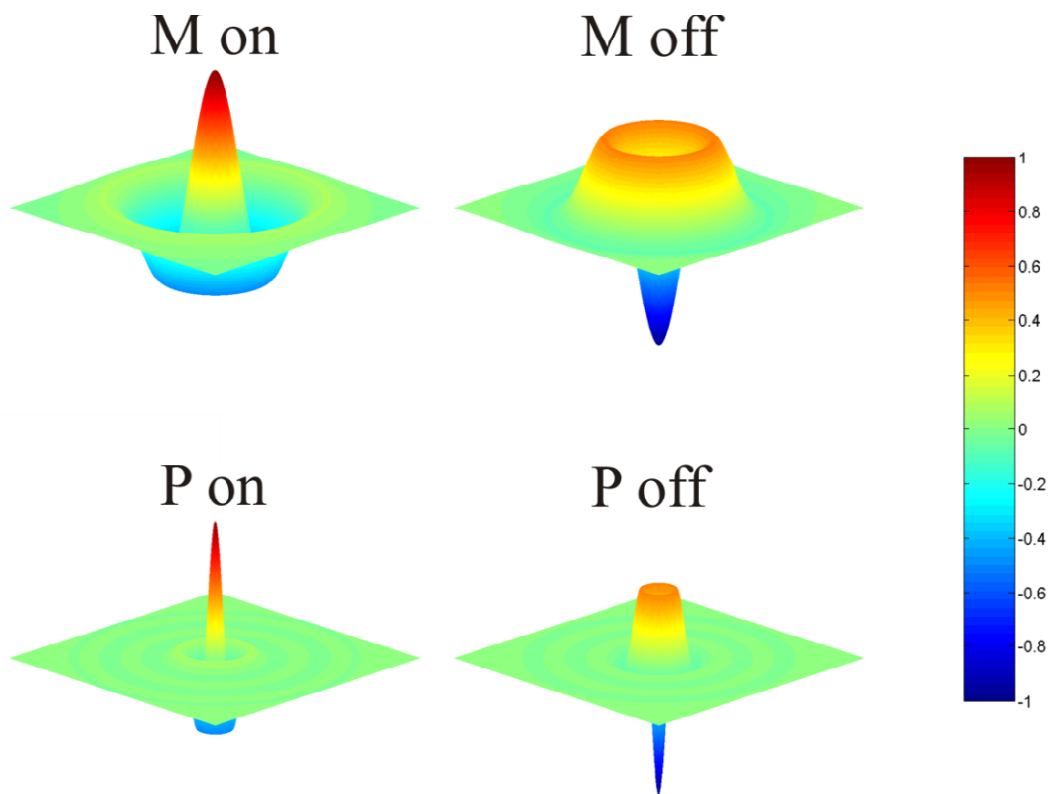
Por exemplo, segundo alguns estudos, nessa região do campo visual do macaco-reso os diâmetros dos centros dos campos receptivos das células M e P medem, respectivamente, cerca de  $0,15^\circ$  e  $0,06^\circ$ . Esses valores aumentam em direção à periferia da retina, as células M mantendo consistentemente uma diferença de cerca de três vezes em diâmetro em relação às células P. Esses aspectos da morfologia e fisiologia das células M e P foram recentemente revistos em diversas publicações (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b, 2005; SILVEIRA LCL, 2004b).

O perfil de sensibilidade espacial dos campos receptivos das células ganglionares tem sido modelado usando diversas funções circularmente simétricas, tais como diferença entre duas gaussianas de sinais opostos, as chamadas funções DoG (RODIECK & STONE, 1965), funções de Marr-Hildreth, baseadas no operador laplaciano (MARR & HILDRETH, 1980), e as funções de Gábor circulares (WANG *et al.*, 1988, 1993; SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998). Apesar de suas similaridades, essas funções ocupam áreas de tamanhos diferentes no espaço de Fourier (DAUGMAN, 1984). Assim, seria vantajoso para o sistema visual se a resposta dos neurônios M e P seguissem a forma de uma função de Gábor, uma vez que essas funções ocupam áreas mínimas no espaço de Fourier, representando compromissos ótimos entre precisão no domínio do espaço e precisão no domínio das frequências espaciais (Figura 7). Até o presente não existe uma demonstração clara de que forma funcional as respostas das células M e P seguem exatamente, uma vez que testar qual é o melhor descritor dos perfis de sensibilidade espacial dos campos receptivos dessas células demanda medidas precisas

de suas resposas, especialmente da periferia dos campos receptivos (SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998).

Uma característica especial das diversas classes de células ganglionares retinianas de todos os vertebrados, incluindo as células M e P de primatas, é que elas compreendem duas variedades, as células *on* e *off*, aquelas que aumentam sua frequência de disparo de impulsos nervosos com o aumento da iluminação retiniana e aquelas que aumentam sua frequência de disparo de impulsos nervosos quando a iluminação retiniana diminui (KUFFLER, 1953). A explicação mais comumente dada para a existência dessas variedades é que elas estenderiam a faixa dinâmica da codificação de intensidade (SCHILLER, 1992), uma vez que a resposta de um neurônio não pode ser maior do que cerca de 1.000 impulsos / s e menor que zero; a presença dessas duas variedades respondendo com polaridades opostas dobraria a faixa disponível para codificação de contraste.

Silveira LCL e de Mello Júnior (1998) propuseram uma explicação alternativa para a necessidade de variedades *ON* e *OFF* nas diversas classes de células ganglionares retinianas. Sua hipótese é que os mosaicos dessas duas variedades, dentro de cada classe, perfazem um tipo de expansão matemática dos estímulos visuais em quadratura de fase. Uma expansão de Gábor precisa de campos receptivos em quadratura de fase centrados no mesmo ponto do campo visual (MARCELJA, 1980; KULIKOWSKI & BISHOP, 1981). Expansões de funções desse tipo, tais como a expansão de Gábor ou a expansão de Fourier precisam ser feitas com termos em seno e cosseno (pares em quadratura de fase), ou em termos de amplitude e fase, ou em forma complexa.



**Figura 7.** Representação esquemática dos resultados do modelamento dos campos receptivos de células M e P por funções de Gábor (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Para capturar o predomínio das primeiras duas regiões dos campos receptivos dessas células, as funções de Gábor usadas apresentam desvios padrões pequenos em relação aos períodos das oscilações utilizadas. As células *on* e *off* de cada variedade têm uma diferença de fase relativa entre seus campos receptivos de 180°. Fonte da ilustração: Silveira LCL *et al.* (2008).

A expansão em forma complexa é uma forma matemática que só pode ser implementada fisicamente se os elementos ortogonais responderem de forma muito diferente ao estímulo visual. Outra forma de expansão seria ter elementos sensíveis às diferenças de amplitudes e outros sensíveis às diferenças de fase. A maneira mais simples de expandir a informação visual em funções Gábor ou funções semelhantes é ter pares de campos receptivos em quadratura de fase tais como campos com perfil seno e cosseno em cada localização espacial. Esses pares de campos receptores em quadratura de fase foram encontrados no córtex visual primário (POLLEN & RONNER, 1981).

Na retina, existe uma diferença de fase de  $180^\circ$  entre pares *on* e *off* de células M ou P, o que corresponde a funções de Gábor cosseno e menos cosseno. Contudo, existe um *offset* entre os mosaicos *on* e *off*, de tal forma que em tais condições isso resulta numa diferença de fase muito menor do que  $180^\circ$ . Silveira LCL e de Mello Júnior (1998) estimaram para um grupo de células M periféricas coradas seletivamente pelo método neurofibrilar de Gros-Schultze (SILVEIRA LCL & PERRY, 1990, 1991; DE LIMA *et al.*, 1996) que a distância média entre células vizinhas de polaridades opostas corresponde a uma diferença de fase espacial de  $106^\circ$ . Assim, interações entre as células *on* e *off* de uma dada classe nos níveis mais altos do sistema nervoso podem ser feitas com uma forma aproximada de quadratura de fase necessária para uma codificação completa da informação visual proveniente de uma determinada região do campo visual. O estudo dos mosaicos *on* e *off* de células P através da inspeção de regiões bem marcadas com transporte retrógrado de biocitina (YAMADA *et al.*, 1996a) dão suporte a conclusões semelhantes também para essa classe neuronal.

Considerando as células M e P como operadores lineares, o seu desempenho no domínio das frequências espaciais 2D será inversamente proporcional ao seu desempenho no domínio do espaço 2D. Como mencionado acima, as células P têm campos receptivos mais restritos no espaço do que as células M (Figura 8A-B), ou seja, sua janela de amostragem espacial é menor do que a das células M. Por conseguinte, é possível prever que as células P transmitem informação no domínio das frequências espaciais com menos precisão do que as células M, respondendo a uma faixa de frequências espaciais mais larga do que as células M (Figura 8C-D) (SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JR., 1998; SILVEIRA LCL *et al.*, 2004a).

Com efeito, os estudos que investigaram as respostas das células M e P às frequências espaciais têm mostrado que as respostas destas últimas estendem-se a

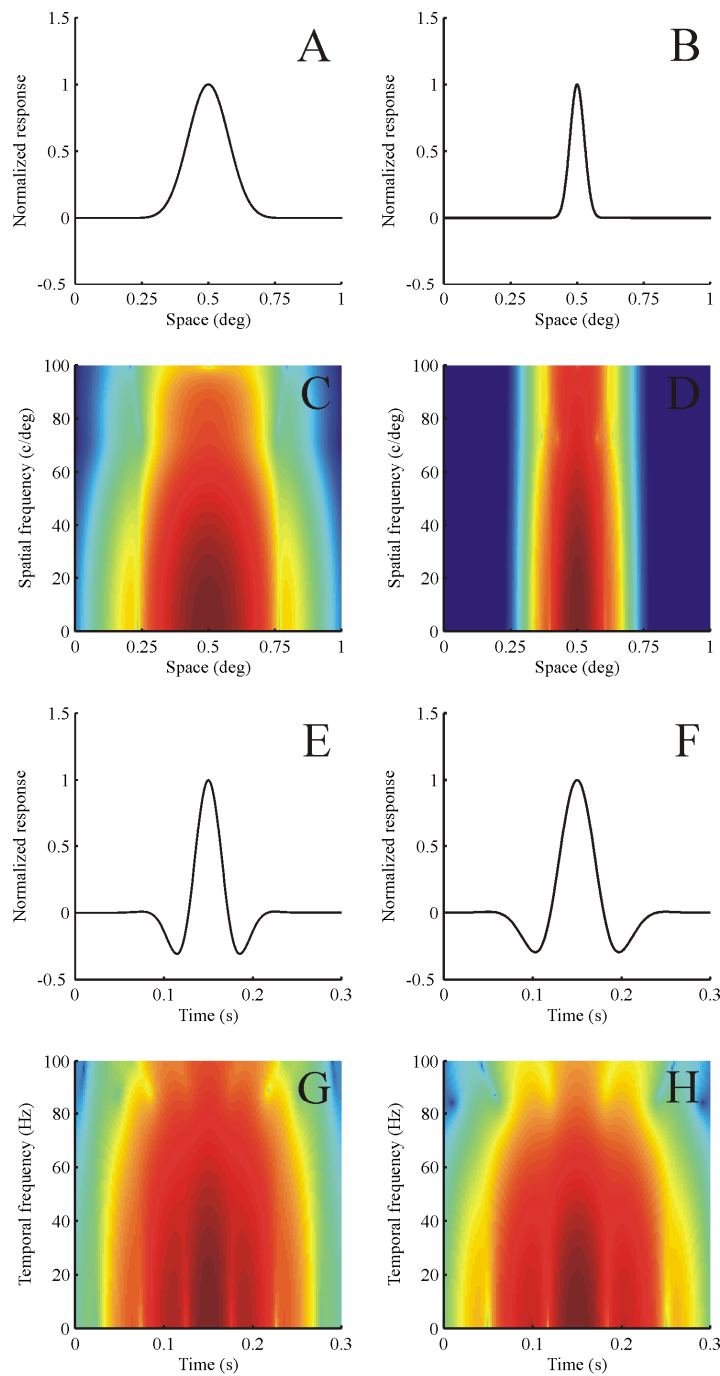
freqüências espaciais mais altas que as das primeiras. Como consequência do seu comportamento simétrico nos domínios do espaço e das freqüências espaciais e considerando que suas respostas possam ser bem descritas por funções de Gábor ou por funções semelhantes, uma possibilidade é que as células M e P tenham aproximadamente a mesma entropia conjunta, ocupando áreas semelhantes no espaço de Fourier, contudo com compromissos bem diferentes entre precisão no espaço e precisão das freqüências espaciais (SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JR., 1998; SILVEIRA LCL *et al.*, 2004a).

#### **4.7 RESPOSTA NO TEMPO**

As células M e P respondem diferentemente às características temporais dos estímulos visuais. Com efeito, uma das primeiras tentativas eletrofisiológicas de classificar as células ganglionares retinianas de primatas foi baseada nas respostas dessas células a variações de luminância no tempo abruptas, as quais tinham o perfil matemático das funções em degrau de Heaviside (GOURAS, 1968). Tanto as células M quanto as células P respondem ao contraste de luminância ou acromático, mas elas se diferenciam no curso temporal de suas respostas. As células M respondem transitoriamente a degraus ou pulsos de luminância, ou seja, respondem abruptamente ao estímulo e também diminuem rapidamente a sua resposta nos momentos subsequentes, enquanto as células P respondem de forma sustentada, ou seja, respondem mais lentamente ao estímulo e mantêm sua resposta por um longo período com pouca atenuação (GOURAS, 1968; PURPURA *et al.*, 1990; LEE *et al.*, 1994). Por causa disso, as células M e P foram chamadas inicialmente de células fásicas ou transientes e células tônicas ou sustentadas, respectivamente (GOURAS, 1968).

Para analisar as propriedades temporais das células M e P de uma forma comparável a análise de suas propriedades espaciais, é necessário medir suas funções respostas a impulsos temporais. O princípio da superposição permite que se obtenha as funções respostas a impulsos no domínio do tempo a partir das respostas celulares a pulsos ou degraus de luminância. As funções respostas a impulsos das células M e P no domínio do tempo podem também ser obtidas a partir da transformada de Fourier das respostas celulares a modulações senoidais de luminância.

Existem poucos dados comparando as propriedades temporais de células M e P com campos receptivos localizados em regiões semelhantes do campo visual, mas os dados disponíveis sugerem que as células M têm funções respostas a impulsos temporais mais localizadas do que as funções respostas a impulsos das células P para estímulos acromáticos (GOURAS, 1968; PURPURA *et al.*, 1990; LEE *et al.*, 1994; KREMERS, 1999; KREMERS *et al.*, 2004a). Assim, as células M parecem ter as propriedades necessárias para sinalizar com maior grau de precisão a ocorrência de um evento quando comparadas com as células P (Figure 8E-F).



**Figura 8.** Resposta de células M e P, localizadas aproximadamente na mesma excentricidade, nos domínios do espaço, das freqüências espaciais, do tempo e das freqüências temporais (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). (A, B, E, F) Gráficos bidimensionais de amplitude em função do espaço ou do tempo. (C, D, G, H) Gráficos tridimensionais de amplitude em função do espaço e da freqüência espacial, ou em função do tempo e freqüência temporal. O domínio representado por uma variável independente e sua transformada de Fourier tomadas ortogonalmente é chamado de espaço de Fourier e esse tipo de gráfico é comumente chamado de espectrograma. A amplitude é representada em escala cromática variando de cores azuis (níveis baixos de amplitude) a cores avermelhadas (níveis altos de amplitude). (A-B) Função impulso espacial de cada célula representado pelo perfil de resposta do campo receptivo modelado por função de Gábor.



(C-D) Espectrograma da célula para espaço e frequência espacial. (E-F) Função impulso temporal da célula modelada por função de Gábor. (G-H) Espectrograma da célula para tempo e frequência temporal. Os gráficos acima representam uma célula M localizada a 4° (coluna da esquerda) e uma célula P localizada a 5° (coluna da direita) da fóvea. Quando são comparadas células M e P com campos receptivos de mesma localização no campo visual, observa-se que as células M respondem com precisão maior do que células P nos domínios do tempo e das frequências espaciais, enquanto as células P respondem com precisão maior do que as células M nos domínios do espaço e das frequências temporais. Os gráficos são funções normalizadas de respostas celulares calculadas de dados publicados para suas propriedades temporais (PURPURA *et al.*, 1990) e espaciais (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995). Para maiores detalhes ver Silveira LCL e de Mello Jr. (1998) e Silveira LCL *et al.* (2008). As funções de Gábor foram ajustadas usando-se o método de Levenberg-Marquardt (PRESS *et al.*, 1992; SILVEIRA & DE MELLO JR., 1998). Fonte da ilustração: Silveira LCL *et al.* (2008).

Têm sido usadas modulações senoidais para medir as respostas a frequências temporais das células ganglionares e talâmicas M e P usando contraste de luminância. As respostas das células M são mais concentradas no domínio do tempo que as respostas das células P. Conseqüentemente, uma relação inversa é esperada no domínio das frequências temporais, considerando-se que essas duas classes celulares respondem linearmente na faixa de sinal de entrada considerada. Em termos gerais isto é o que tem sido observado, ou seja, as respostas das células M cobrem faixas de frequências temporais maiores do que as respostas das células P localizadas na mesma região do campo visual; os picos e as frequências de corte das suas respostas ocorrem em frequências temporais mais altas do que nas células P (Figura 8G-H). As propriedades temporais das células M e P foram revistas em diversos trabalhos recentes (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b, 2005).

#### 4.8 EFEITOS DA EXCENTRICIDADE RETINIANA

Em primatas, diversos aspectos da organização retiniana mudam dramaticamente com a distância a partir da fóvea, seguindo a diminuição acentuada da densidade de cones, incluindo o número de contatos entre as células bipolares e os cones suprajacentes, o número de contatos entre as células ganglionares e as células bipolares suprajacentes, e o

tamanho das árvores dendríticas de diversas classes de células ganglionares, inclusive as células ganglionares M e P (e.g., para o *Cebus*: densidade de cones e bastonetes, ANDRADE DA COSTA & HOKOÇ (2000), FINLAY *et al.* (2008); densidade de células bipolares, LAMEIRÃO *et al.* (2009); número de contatos entre cones e células bipolares, SILVEIRA *et al.* (1998); densidade de células ganglionares, SILVEIRA *et al.* (1989); tamanho de campos dendríticos de células ganglionares, YAMADA *et al.* (1996a). Assim, o estudo das propriedades morfológicas e fisiológicas dos neurônios do sistema visual deve sempre levar em conta como essas propriedades variam em função da excentricidade retiniana. Assim, tem sido mostrado que os campos receptivos aumentam com a excentricidade retiniana e que as faixas de frequências espaciais as quais as células ganglionares respondem diminuem, com perda da sensibilidade às frequências espaciais altas (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DERRINGTON & LENNIE, 1984; CRONER & KAPLAN, 1995).

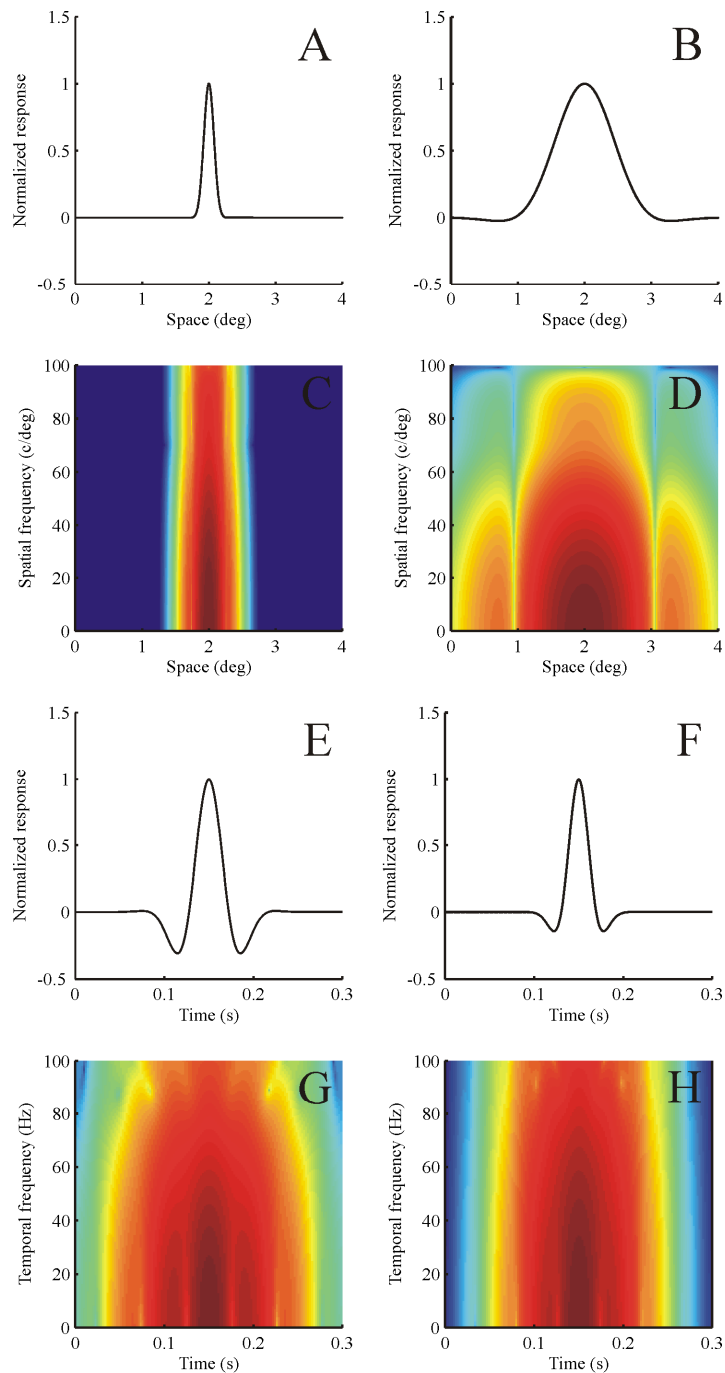
Existem poucos trabalhos investigando sistematicamente como a excentricidade afeta as propriedades temporais das células M e P tanto no domínio do tempo como no domínio das frequências temporais. Contudo, considerando que as propriedades espaciais dessas células mudam dramaticamente com a excentricidade e levando em consideração que existe um compromisso entre precisão espacial e precisão temporal do sistema visual nas diferentes tarefas comportamentais, tem sido proposto que as propriedades temporais das células M e P também variam com a excentricidade retiniana (SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998). Recentemente, alguns trabalhos experimentais têm mostrado que essa hipótese está correta (KREMERS *et al.*, 2001; SOLOMON *et al.*, 2002, 2005; KILAVIK *et al.*, 2003). Em linhas gerais, à medida que a excentricidade aumenta, as respostas tanto das células M quanto das células P tornam-se

mais localizadas no tempo e nas frequências espaciais e menos localizadas no espaço e nas frequências temporais (Figuras 9-10).

Silveira LCL *et al.* (2008) calcularam os valores de entropia para espaço ( $\Delta x$ ), frequência espacial ( $\Delta u$ ), tempo ( $\Delta t$ ) e frequência temporal ( $\Delta f$ ) de seis células P (círculos vazios) e três células M (círculos cheios) a partir de dados publicados na literatura sobre as propriedades temporais (GIELEN *et al.*, 1982; PURPURA *et al.*, 1990) e espaciais (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995) de células ganglionares registradas eletrofisiologicamente (Figura 10).

#### **4.9 EFEITOS DA ILUMINÂNCIA RETINIANA**

Outra condição que afeta as propriedades fisiológicas das células ganglionares é a adaptação à luz. Silveira LCL e de Mello Júnior (1998) reuniram a pouca informação disponível na literatura, indicando que quando a iluminação retiniana diminui, as respostas das células M e P tornam-se mais precisas no tempo e nas frequências espaciais e menos precisas no espaço e nas frequências temporais, mudanças essas que são semelhantes ao efeito do aumento da excentricidade retiniana (SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998).

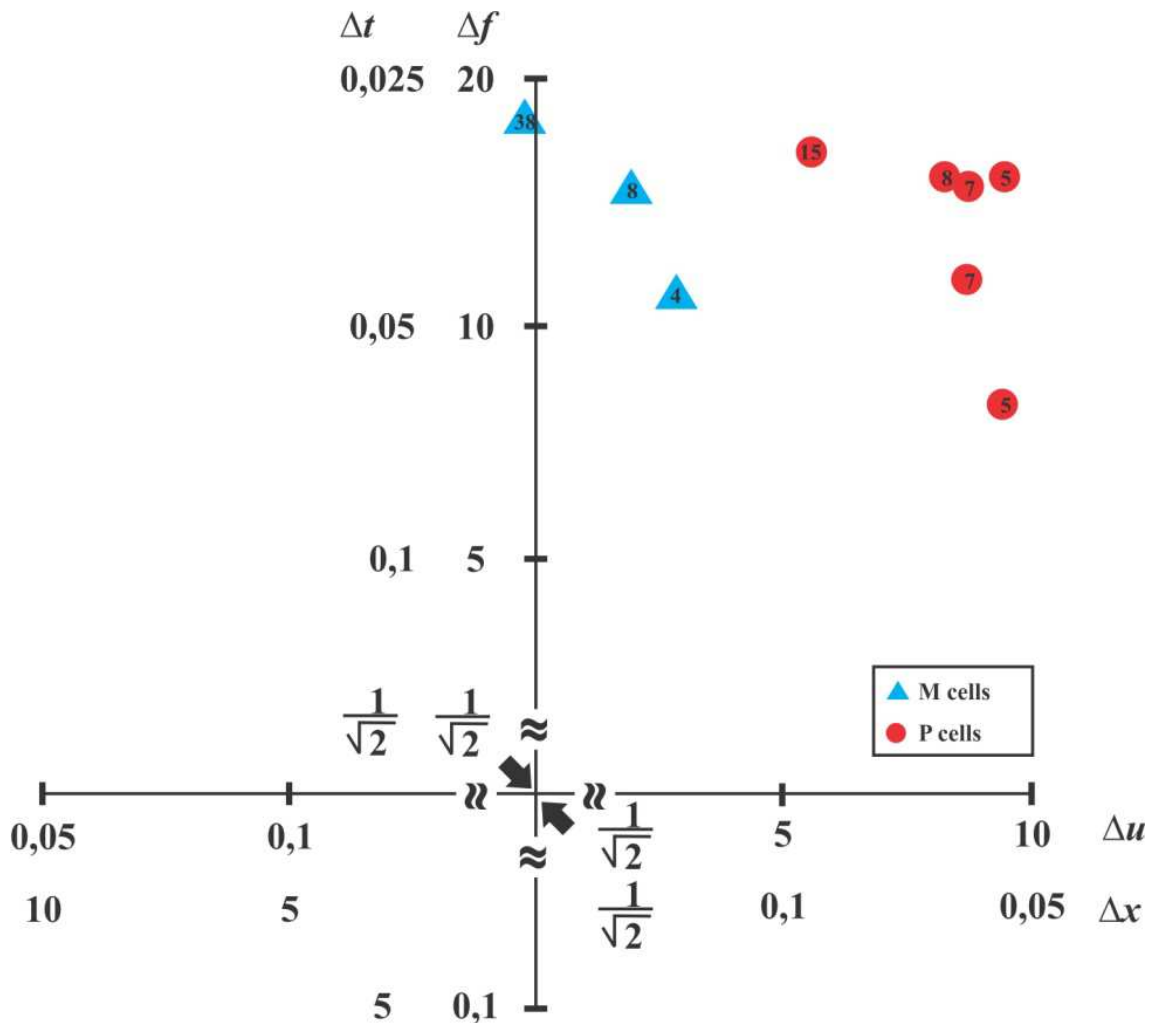


**Figura 9.** Efeito da excentricidade sobre as respostas de células ganglionares. Os gráficos representam resposas de células M localizadas em diferentes excentricidades nos domínios do espaço, das freqüências espaciais, do tempo e das freqüências temporais (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). (A, B, E, F) Gráficos bidimensionais de amplitude em função do espaço ou do tempo. (C, D, G, H) Representações no espaço de Fourier; gráficos tridimensionais de amplitude (representada em escala cromática) em função do espaço e da freqüência espacial, ou em função do tempo e freqüência temporal. (A-B) Função impulso espacial de cada célula representado pelo perfil de resposta do campo receptivo modelado por função de Gábor. (C-D) Representação da resposta de cada célula no espaço de Fourier para

espaço e frequência espacial. **(E-F)** Função impulso temporal de cada célula modelada por função de Gábor. **(G-H)** Representação da resposta de cada célula no espaço de Fourier para tempo e frequência temporal. Os gráficos da esquerda representam uma célula M localizada a 4° e os gráficos da direita representam uma célula M localizada a 38° da fóvea. As células com campos receptivos de localização mais central têm maior precisão nos domínios do espaço e das frequências temporais, enquanto as células com campos receptivos localizados mais periféricamente são mais precisas nos domínios do tempo e das frequências espaciais. A mesma tendência é observada para as células P (não ilustrado). Os gráficos são funções normalizadas de respostas celulares calculadas de dados publicados para suas propriedades temporais (PURPURA *et al.*, 1990) e espaciais (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995). Para maiores detalhes ver Silveira LCL e de Mello Jr. (1998) e Silveira LCL *et al.* (2008). As funções de Gábor foram ajustadas usando-se o método de Levenberg-Marquardt (PRESS *et al.*, 1992; SILVEIRA & DE MELLO JR., 1998). Fonte da ilustração: Silveira LCL *et al.* (2008).

#### **4.10 AS VIAS M E P E AS VIAS CORTICAIS DE PROCESSAMENTO DE INFORMAÇÃO VISUAL**

Como apresentada nas seções anteriores, as respostas das células M e P são funções tridimensionais, representadas em duas dimensões de espaço e uma dimensão de tempo, e têm transformadas espectrais também tridimensionais, representadas em duas dimensões de frequências espaciais e uma dimensão de frequências temporais (Figura 11). Conseqüentemente, as entropias conjuntas para as respostas das células M e P são hipervolumes hexadimensionais que ocupam uma determinada posição num espaço de Fourier hexadimensional (Figura 11). Cada projeção desses hipervolumes em qualquer eixo de coordenadas reflete a entropia ou incerteza unidimensional naquele domínio particular. Projeções bidimensionais dos hipervolumes de entropia conjunta das respostas das células M e P têm sido apresentadas em trabalhos anteriores, supondo uma diferença de cerca de três vezes em cada dimensão (SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JÚNIOR, 1998; SILVEIRA LCL *et al.*, 2004a).



**Figura 10.** Compromisso espaçotemporal de células M e P localizadas em diferentes excentricidades retinianas (SILVEIRA LCL & DE MELLO JR., 1998). Todos os pontos do plano representam a mesma entropia conjunta. Ou seja, nesses pontos onde a entropia conjunta para espaço e frequência espacial = 0,5. E a entropia conjunta para tempo e frequência temporal = 0,5. Na origem, por exemplo, as entropias isoladas são  $\Delta x = 1/2^{1/2}$ ,  $\Delta u = 1/2^{1/2}$ ,  $\Delta t = 1/2^{1/2}$  e  $\Delta f = 1/2^{1/2}$ , o que resulta nas entropias conjuntas  $\Delta u.\Delta x = 0,5$  e  $\Delta t.\Delta f = 0,5$ . Esse é o mínimo possível para a entropia conjunta de uma função e sua transformada de Fourier, sendo atingido apenas por funções de Gábor. Os valores de entropia para espaço ( $\Delta x$ ), frequência espacial ( $\Delta u$ ), tempo ( $\Delta t$ ) e frequência temporal ( $\Delta f$ ) para seis células P (círculos vazios) e três células M (círculos cheios) foram calculados a partir dos dados publicados de registro eletrofisiológico das propriedades temporais (GIELEN *et al.*, 1982; PURPURA *et al.*, 1990) e espaciais (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995) de células ganglionares. Os dados originados da literatura foram ajustados por funções de Gábor. Para detalhes adicionais consultar Silveira LCL e de Mello Jr. (1998). Três aspectos importantes podem ser observados na figura. Em primeiro lugar, observa-se que com a diminuição da excentricidade (indicada para cada célula com valores em graus de ângulo visual), ou seja, para regiões cada vez mais próximas da fóvea, tanto as células M como as células P têm maior precisão nos domínios do espaço e das frequências temporais a expensas da precisão

no tempo e nas frequências espaciais, quando comparadas com células mais periféricas. Em segundo lugar, para excentricidades até cerca de 40°, os valores de entropia nos quatro domínios para ambas as classes celulares permanecem no primeiro quadrante do gráfico, mostrando que elas minimizam entropia favorecendo maior precisão no espaço e no tempo, simultaneamente, em detrimento de precisão nas frequências espaciais e temporais, respectivamente. A visão dos primatas, portanto, é mais eficiente em localizar a posição de um objeto no campo visual e seu momento de ocorrência, do que discriminar entre periodicidades espaciais ou temporais parecidas. Finalmente, em terceiro lugar, os dados relativos às células P estão deslocados para a direita e para baixo em relação às células M. Portanto, estando à direita no gráfico, significa que para uma dada excentricidade as células P minimizam entropia com precisão espacial maior e precisão em frequências espaciais menor do que as células M, e estando para baixo no gráfico significa que para uma dada excentricidade as células P minimizam entropia com precisão temporal menor e precisão em frequências temporais maior do que as células M. Essas diferenças entre células M e P ficam mais evidentes quando dados oriundos de um mesmo laboratório são usados. Fonte da ilustração: Silveira LCL e de Mello Jr. (1998), modificado.

A análise dessas projeções mostra de forma esquemática e didática que, apesar da grande sobreposição nas faixas de respostas das células M e P em todos os domínios, como já mostrado em vários trabalhos publicados na literatura, o aspecto fundamental que diferencia essas duas vias é sua especialização para transmitir informação com maior ou menor precisão nos diversos domínios de interesse para a visão: a via M envia para o córtex cerebral informação mais precisa sobre o momento de ocorrência dos estímulos visuais e sobre o conteúdo de frequência espacial desses estímulos do que a via P, enquanto que a via P envia informação mais precisa sobre a localização espacial dos estímulos e o conteúdo de frequências temporais desses estímulos (Figuras 11-12).

A codificação visual requerida para a percepção dos objetos, planejamento motor e controle motor varia com a tarefa que está sendo realizada e nenhuma representação cerebral do espaço-tempo tomada isoladamente preenche essas necessidades. Por exemplo, boa discriminação de frequências espaciais é criticamente importante para certas tarefas como o reconhecimento de uma árvore pelo padrão de suas folhagens, o estado de agitação do mar a partir do padrão das ondas, e assim por diante. Da mesma forma, uma representação precisa de coordenadas espaciais é essencial para localizar visualmente um

objeto e realizar um movimento para agarrá-lo. Assim, construir uma representação do mundo visual adequada para a tarefa a ser desempenhada é essencial para a percepção e a ação (MILNER & GOODALE, 1995, 2006) ou planejamento e controle da ação (GLOVER, 2004).

Estas necessidades não podem ser atendidas eficientemente usando-se uma única classe de células ganglionares para transmitir informação proveniente do mosaico fotorreceptor ao córtex cerebral porque cada classe celular está presa a uma combinação particular de entropias nos diferentes domínios, portanto a uma combinação particular de precisão nesses domínios.

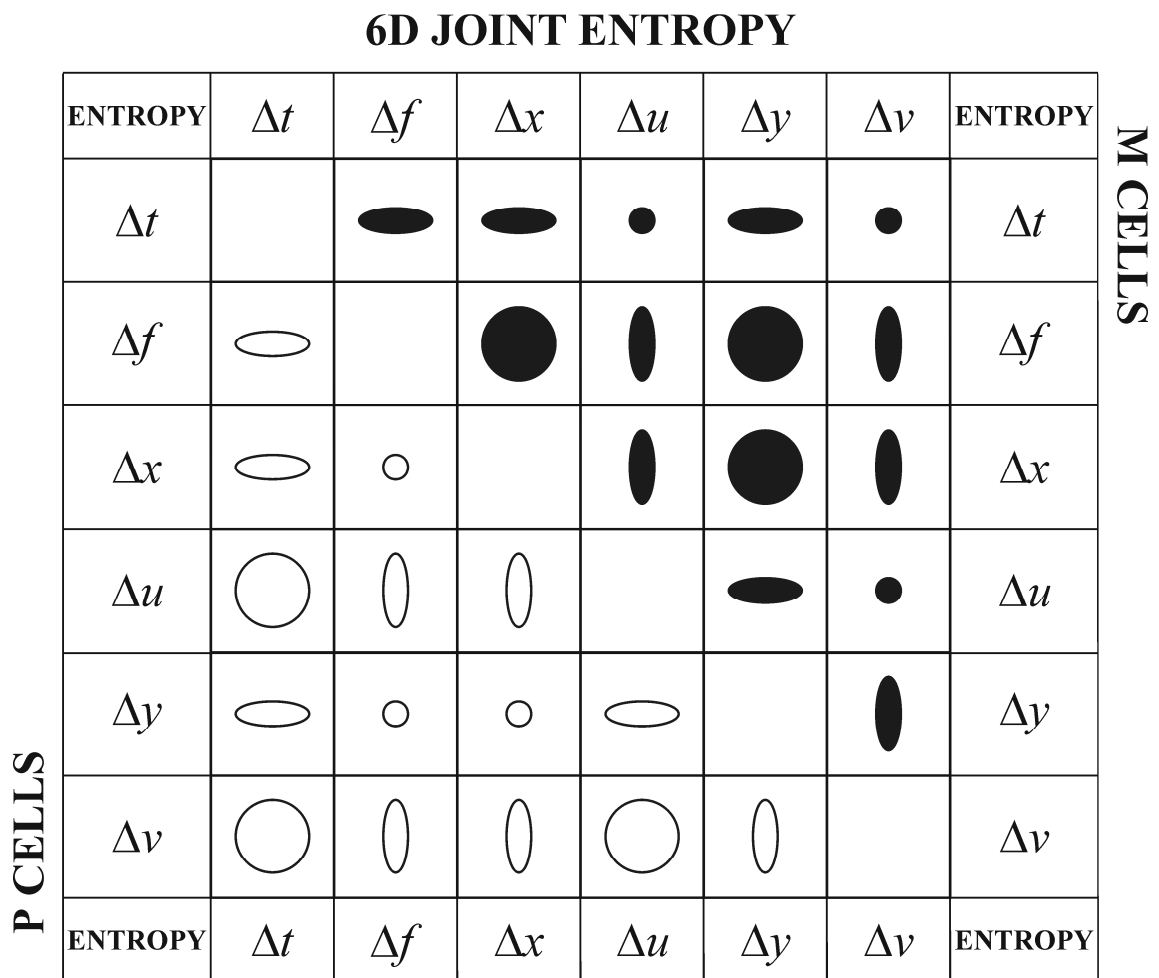
### 6D CELL RESPONSE

		6D CELL RESPONSE								
		DOMAIN	$\Psi(t)$	$\Phi(f)$	$\Psi(x)$	$\Phi(u)$	$\Psi(y)$	$\Phi(v)$	DOMAIN	M CELLS
P CELLS	$\Psi(t)$								$\Psi(t)$	
	$\Phi(f)$								$\Phi(f)$	
	$\Psi(x)$								$\Psi(x)$	
	$\Phi(u)$								$\Phi(u)$	
	$\Psi(y)$								$\Psi(y)$	
	$\Phi(v)$								$\Phi(v)$	
	DOMAIN	$\Psi(t)$	$\Phi(f)$	$\Psi(x)$	$\Phi(u)$	$\Psi(y)$	$\Phi(v)$	DOMAIN		

**Figura 11.** Representação esquemática da amplitude das respostas das células M e P no espaço de Fourier (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). A amplitude da resposta celular quando



todos os domínios são considerados é um hipervolume que pode ser representado como uma função de seis variáveis independentes: tempo e duas dimensões de espaço e suas transformadas de Fourier (para uma imagem formada sobre a retina). No gráfico acima, a amplitude das respostas das células M e P são representadas por suas projeções ortogonais bidimensionais. Para fins de simplicidade, supôs-se que as células M e P diferem por um fator de três em cada domínio. Existem evidências para isso apenas para o domínio do espaço, a partir das medidas de diâmetro dos campos receptivos feitas em macacos ao longo de grande extensão do campo visual (MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995). Fonte da ilustração: Silveira LCL *et al.* (2008).



**Figura 12.** Representação esquemática das entropias das respostas das células M e P no espaço de Fourier (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Tal como considerado para a amplitude das respostas (Figura 11), a entropia conjunta é um hipervolume hexadimensional, podendo ser representado pelas suas projeções bidimensionais, como no gráfico acima. Para representar esquematicamente a diferença entre essas duas classes celulares nos diversos domínios, adotou-se um fator de três vezes entre elas, baseando-se no observado para o domínio do espaço (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; CRONER & KAPLAN, 1995). A matriz acima mostra esquematicamente que as células da via M processam informação com maior precisão que as células da via P nos domínios do tempo

e das frequências espaciais, enquanto as células P são mais precisas que as células M nos domínios do espaço e das frequências temporais. Fonte da ilustração: Silveira LCL (1996), Silveira LCL & de Mello Jr. (1998), Silveira LCL *et al.*, 2008, modificado.

A solução ótima para esse problema é dotar o sistema visual de duas ou mais classes celulares tais como as células M, P e K para transmitir informação, cada uma delas realizando a análise do campo visual com um compromisso particular no espaço de Fourier hexadimensional mencionado acima. Assim, para cada tarefa comportamental a ser realizada, a saídas dessas diferentes classes celulares pode ser combinada de acordo com as necessidades. O local ideal para associar a informação proveniente das diferentes vias retino-genículo-corticais é a estrutura multilamelar de V1. As informações providas pelas diferentes vias podem então ser combinadas em V1 e enviadas para as diferentes vias visuais corticais à medida que são requeridas para construir representações ótimas para percepção e ação, cada uma delas com um compromisso particular no espaço de informação de Gábor (espaço de Fourier).

Um passo necessário para a comparação entre as vias subcorticais retino-genículo-corticais e as vias corticais consiste na caracterização completa das entropias conjuntas dessas vias. Idealmente, precisam ser feitas medidas independentes para uma série de células M e P retinianas e talâmicas localizadas em diferentes excentricidades, assim como para uma série de células corticais das diversas camadas de V1 que recebem o sinal de saída das células M e P direta ou indiretamente das seguintes propriedades: (i) função impulso espacial (perfil de sensibilidade do campo receptivo); (ii) resposta de frequência espacial; (iii) função impulso temporal; e (iv) resposta de frequência temporal. Não existe informação com esse grau de detalhamento disponível na literatura. Para calcular os valores de entropia conjunta das nove células da Figura 11 foi necessário investigar o

material publicado por vários laboratórios e solicitar informações complementares aos autores (SILVEIRA *et al.*, 2008).

O trabalho de Palmer e colaboradores, realizado no gato, levou esses autores a concluir que as respostas das células corticais são mais precisas do que predito pela combinação linear das respostas das células  $\alpha$  e  $\beta$  (PALMER *et al.*, 1991). Até o momento não existe informação publicada disponível para primatas.

## 5 ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES NÍVEIS DE CONTRASTE PARA ESTÍMULOS ACROMÁTICOS

### 5.1 INTRODUÇÃO

O sistema visual do homem e de outros primatas compreendem várias vias visuais separadas conectando a retina, o núcleo geniculado lateral (LGN) e o cortex visual primário (V1). Essas vias transmitem informação através dos aspectos acromático, verde-vermelho e azul-amarelo de uma cena visual. Entre essas vias, as mais bem estudadas são as vias M e P cujos nomes originam-se, respectivamente, das camadas magnocelulares e parvocelulares do LGN, para onde elas projetam (SILVEIRA LCL *et al.*, 2004b; SILVEIRA LCL *et al.*, 2005). A via M é muito sensível enquanto a via P é pouco sensível ao contraste acromático; a via M transmite informação sobre contraste acromático desde níveis muito baixos de contraste acromático e sua resposta rapidamente satura quando o contraste é aumentado; enquanto isso a via P realiza a dupla função de transmitir informação sobre contraste acromático em altos níveis de contraste, assim como informação sobre contraste cromático verde-vermelho com grande sensibilidade (KAPLAN & SHAPLEY, 1986; LEE *et al.*, 1990, 2000). Apesar de sua sensibilidade ao contraste acromático bastante diferente, existe uma faixa bastante considerável de contrastes nos quais as vias M e P são capazes de responder simultaneamente, desde que o estímulo seja apropriado (KAPLAN & SHAPLEY, 1986).

Nos domínios do espaço, das frequências espaciais, do tempo e das frequências temporais, as respostas das vias M e P sobrepõe-se consideravelmente. É necessário considerar os extremos desses domínios para encontrar regiões onde a resposta de uma ou outra via predomine (MERIGAN & MAUNSELL, 1990; MERIGAN *et al.*, 1991; SOUZA *et al.*, 2007, 2013; ARAÚJO *et al.*, 2013). É importante compreender como um par de vias

visuais que transmitem informação sobre contraste acromático possam colaborar para o desempenho das tarefas de percepção e ação nas regiões dos domínios do espaço, das frequências espaciais, do tempo e das frequências temporais onde suas respostas se sobrepõem.

O objetivo deste experimento foi medir as funções psicométricas para a discriminação de espaço e discriminação de frequências espaciais, usar essas funções para estimar a entropia conjunta para esses dois domínios e então verificar se, nos níveis mais altos do sistema visual humano, as informações fornecidas por vias paralelas podem ser combinadas para otimizar o desempenho visual em diferentes tarefas comportamentais (SILVEIRA, 1996; SILVEIRA & DE MELLO JR., 1998; SILVEIRA *et al.*, 2008; MORGENSTERN & ELDER, 2012). No caso da discriminação de espaço, duas possibilidades poderiam ser exploradas: posição espacial ou tamanho do estímulo (no caso posição espacial no espaço bidimensional da imagem retiniana ou área do estímulo). Optou-se neste experimento por um paradigma de discriminação de área do estímulo.

As medidas foram feitas numa faixa de frequências e contrastes acromáticos onde existe evidência, obtida através de estudos com registro do potencial cortical provocado visual (VECP), de que é possível isolar uma única via visual pela escolha apropriada do contraste acromático e frequência espacial do estímulo (SOUZA *et al.*, 2007). Os resultados assim obtidos podem ser comparados com aqueles obtidos pela estimulação visual que ative simultaneamente duas ou mais vias paralelas visuais. De acordo com Souza *et al.* (2007), a atividade de uma via muito sensível ao contraste acromático predomina em níveis baixos de contrastes em todas as frequências espaciais. Em contrastes acromáticos altos e frequências espaciais intermediárias e altas, a atividade de uma via visual com baixa sensibilidade ao contraste acromático predomina, possivelmente superposta à atividade de uma via com alta sensibilidade ao contraste acromático mas que

satura nesses níveis altos de contraste e que, portanto, não consegue discriminar entre níveis próximos dessa variável.

A essência do método usado neste experimento consiste em dois conjuntos de medidas feitas com estímulos com perfis de luminância modulados por funções de Gábor. Essas funções foram compostas por redes senoidais unidimensionais e envelopes gaussianos circulares bidimensionais.

As funções de Gábor foram usadas em muitos trabalhos psicofísicos (MARCELJA, 1980; DAUGMAN, 1980, 1983, 1984, 1985, 1988, 1989; KULIKOWSKI & BISHOP, 1981; KULIKOWSKI *et al.*, 1982). O uso de redes unidimensionais envoltas em gaussianas bidimensionais deve-se ao fato de que esse estímulo foi usado em visão primeiramente para o estudo das propriedades dos campos receptivos de células corticais, os quais são orientados numa das duas dimensões espaciais da imagem formada sobre a superfície retiniana. Para células ganglionares e talâmicas, entretanto, funções de Gábor compostas por periodicidades e envoltórios bidimensionais são mais apropriadas (WANG *et al.*, 1988, 1993; SILVEIRA, 1996). Uma das continuações previstas para esse trabalho será a testagem do sistema visual com funções de Gábor inteiramente circulares (funções de Gábor “retinianas”) e a comparação dos resultados com aqueles com funções de Gábor com periodicidade unidimensionais (funções de Gábor “corticais”).

No primeiro conjunto de medidas, a entropia no domínio do espaço foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam apenas na sua extensão espacial, ou seja, no desvio padrão do envelope gaussiano. Na segunda série de medidas, a entropia no domínio da frequência espacial foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam somente quanto a sua frequência espacial.

Os pontos experimentais obtidos, representando a proporção de respostas corretas para cada condição de testagem, foram ajustados por funções gaussianas e as entropias para espaço e frequências espaciais foram estimadas pelo desvio padrão dessas funções gaussianas. A entropia conjunta conjunta foi então estimada pela multiplicação da entropia nas frequências espaciais pela raiz quadrada da entropia no espaço, para levar em conta que o estímulo era formado por frequências espaciais unidimensionais e envelopes espaciais bidimensionais.

Os resultados foram então usados para verificar como o contraste acromático do estímulo afeta a entropia conjunta e se a entropia conjunta permanece acima ou pelo menos é igual ao limite mínimo teórico para funções de Gábor (Equação 25) (GÁBOR, 1946; DAUGMAN, 1985). Os resultados sugerem que pelo menos duas vias visuais diferentes interagem não linearmente nos níveis altos de contraste acromático para processar informação com valores de entropia conjunta para espaço e frequência espacial abaixo do mínimo teórico, dotando o sistema visual de uma capacidade ampliada de discriminação desses dois parâmetros simultaneamente por ocasião da realização de determinadas tarefas comportamentais. Esses resultados já foram apresentados em evento científico internacional e um resumo dos mesmos publicado nos anais desse evento (SILVEIRA VA *et al.*, 2011). Esses resultados também já foram aceitos para publicação como trabalho completo em periódico (SILVEIRA VA *et al.*, 2014).

## **5.2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **5.2.1 Considerações de ética em pesquisa com seres humanos**

Todos os experimentos deste trabalho, descritos nas Seções 5-7, foram aprovados pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Sujeitos Humanos do Núcleo de Medicina Tropical, Universidade Federal do Pará, Parecer #076/2006, 28 de novembro de 2006, de

acordo com a resolução 196/96 do Conselho Nacional de Saúde do Brasil. Todos os sujeitos que participaram do trabalho deram o seu consentimento por escrito, após devido esclarecimento detalhado dos procedimentos que seriam usados e da importância do conhecimento obtido para o avanço da qualidade de saúde da população através do desenvolvimento de testes de avaliação visual.

Este trabalho faz parte do Programa de Pesquisa “Núcleo de Excelência em Neuropatologias Emergentes – Desenvolvimento de Tecnologia para Monitoramento Neurofisiológico da Saúde de Populações Amazônicas”, coordenado por Luiz Carlos de Lima Silveira, com os seguintes financiamentos: CNPq-PRONEX / SECTAM-FUNTEC / UFPA / FADESP Convênio nº 1079; CNPq-PRONEX / FAPESPA / UFPA / FADESP Convênio nº 2268.

### **5.2.2 Sujeitos**

Foram testados 7 sujeitos adultos com idade entre 20 e 35 anos. Os sujeitos não tinham história de doenças infecciosas, tóxicas, traumáticas, degenerativas e congênitas que pudessem comprometer o desempenho do seu sistema visual.

Os procedimentos iniciais compreenderam exame oftalmológico de rotina e dois testes oculares adicionais: acuidade visual medida com optotipos de Snellen, com o objetivo de avaliar a capacidade dos sujeitos de discriminar detalhes finos em contrastes altos; e discriminação de cores com pranchas pseudoisocromáticas de Ishihara para afastar deficiências de visão de cores congênitas dos tipos deutan e protan. A visão de cada sujeito foi testada através de cada olho separadamente. Todos os indivíduos que participaram deste experimento tinham acuidade visual 6/6 quando o estado refrativo do olho foi corrigida e também tinham visão tricromática normal.



Além disso, a sensibilidade ao contraste espacial de luminância (contraste acromático) de 6 dos 7 sujeitos testados foi medida em 11 frequências espaciais de 0,2 cpg a 30 cpg (ciclos por grau de ângulo visual) seguindo o procedimento descrito em Silveira LCL *et al.* (2003) e Rodrigues *et al.* (2007). Os estímulos consistiam de redes horizontais, branco-e-pretas, com branco que correspondia às coordenadas de cromaticidade  $u' = 0,182$  e  $v' = 0,474$  (Commission Internationale de L'Éclerage, CIE 1976), estacionárias, com  $43,5 \text{ cd/m}^2$  de luminância média, ocupando um tamanho no campo visual de  $6,5^\circ \times 5^\circ$ , e colocados a 3 m de distância do observador.

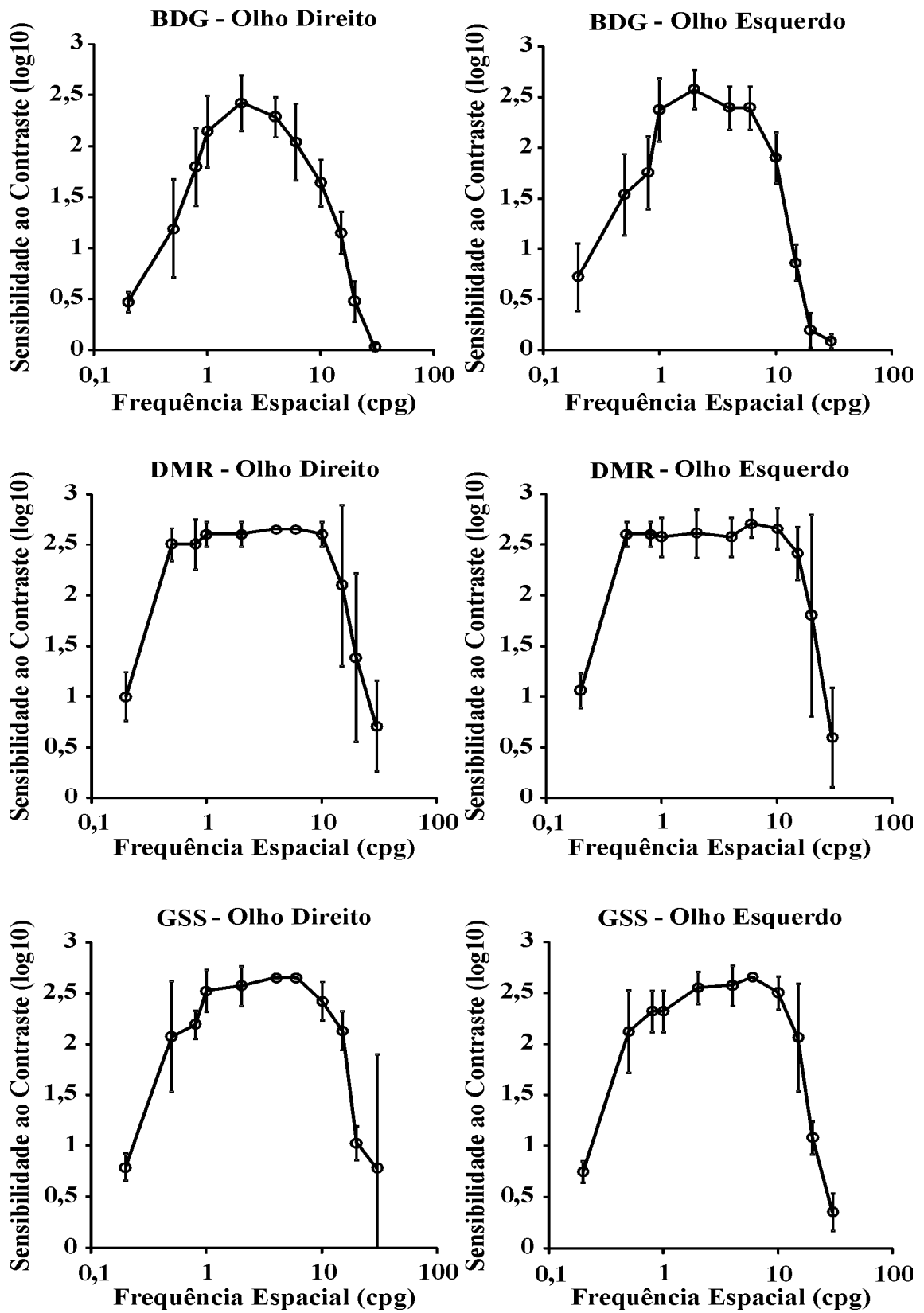
O limiar de contraste espacial de luminância para cada frequência espacial foi encontrado usando-se o método do ajuste (KINGDOM & PRINS, 2010). O procedimento consistiu em apresentar-se a rede de frequência espacial mais baixa do conjunto de frequências espaciais escolhido para o teste e variar-se para cima e para baixo o contraste do estímulo até que a rede fosse minimamente visível. Esse valor de contraste foi armazenado para posterior análise. Em seguida, a próxima frequência espacial foi apresentada e o procedimento repetido, até que todas as onze frequências espaciais fossem apresentadas em ordem crescente da mais baixa, 0,2 cpg, até a mais alta, 30 cpg. Todo o procedimento foi repetido seis vezes. Os valores de limiar armazenados foram então utilizados para estimar médias e desvios padrões para cada frequência espacial. Esses valores médios foram tomados como representativos dos contrastes limiares do sujeito testado.

Os resultados obtidos com um grupo de sujeitos controles do banco de sujeitos testados na Universidade Federal do Pará ( $n = 62$ , 16-30 anos de idade) foi usado para estimar os intervalos de confiança e os limites de tolerância superior e inferior (DIXON & MASSEY, 1969; SALOMÃO & VENTURA, 1995; RODRIGUES, 2003; RODRIGUES *et*

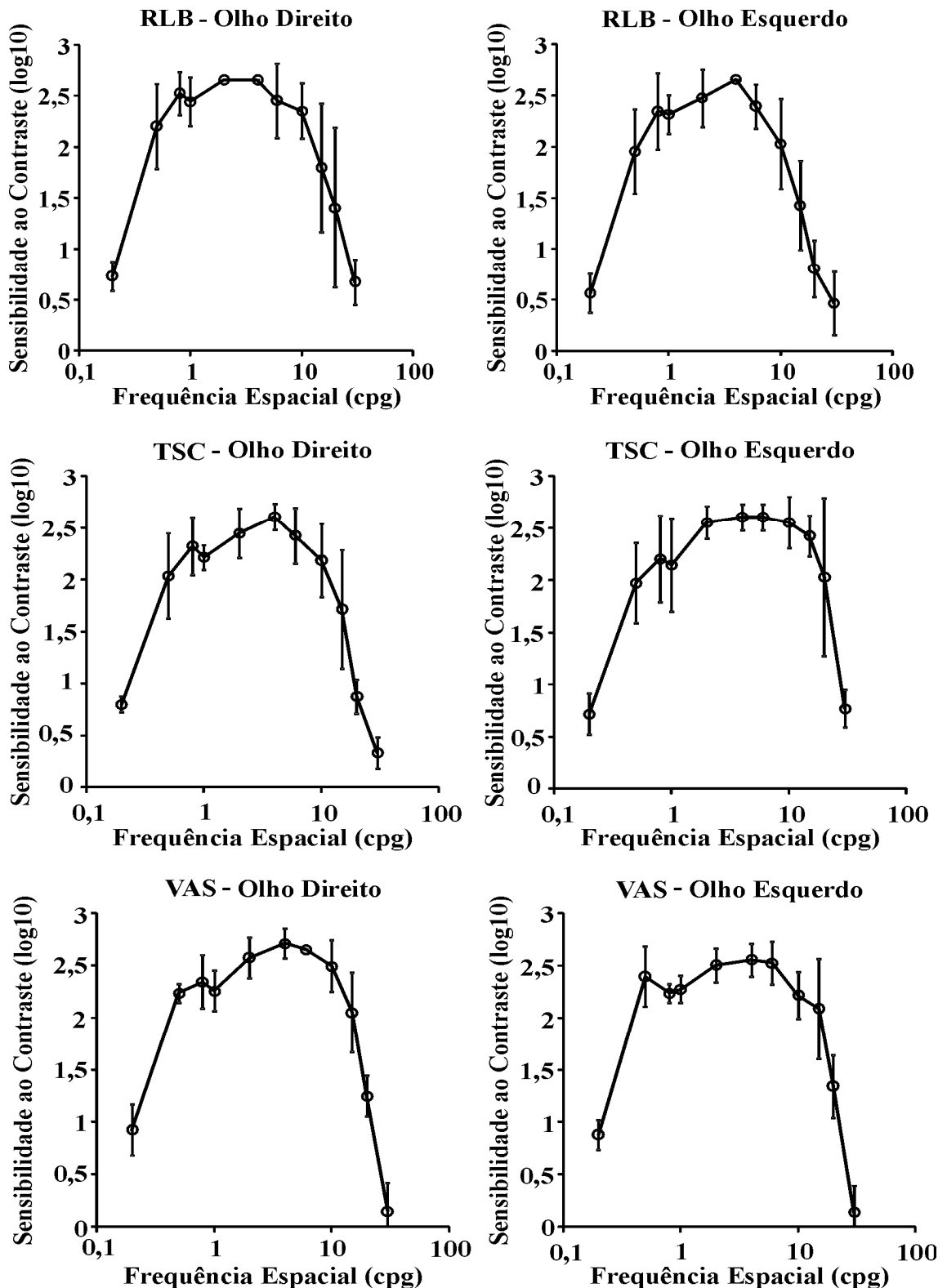
*al.*, 2007). Foram estimados intervalos de tolerância bicaudais compreendendo 90% da população com 95% de certeza.

Para cada sujeito a visão monocular direita e a visão monocular esquerda foram testadas separadamente, obtendo-se duas curvas de sensibilidade ao contraste espacial de luminância independentes (Figuras 13-14). Os valores obtidos foram comparados com os limites de tolerância superior e inferior obtidos do grupo controle (Figura 15). Todos os seis sujeitos testados tinham sensibilidade ao contraste espacial de luminância normal, acima do limite de tolerância inferior, tanto para a visão monocular direita como esquerda. Não foi possível medir a sensibilidade ao contraste para um dos sujeitos que participou do primeiro experimento devido ao tempo limitado que o mesmo dispunha. Contudo, ele passou em todos os demais exames visuais realizados e foi decidido manter os resultados obtidos com esse sujeito no trabalho.

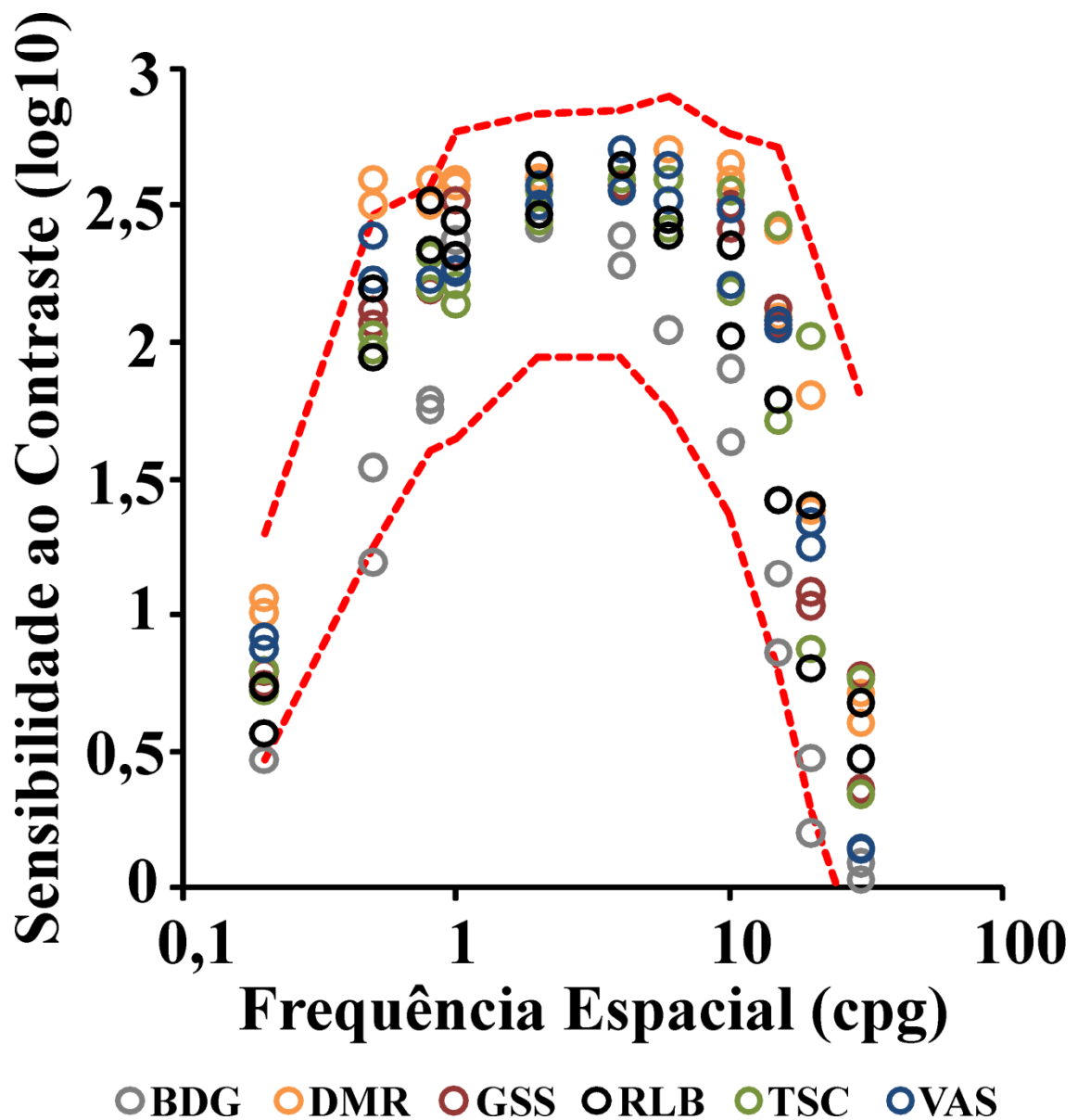
O software para avaliação da sensibilidade ao contraste foi escrito em linguagem de programação C++ e instalado em dois tipos de hardware (BOTELHO DE SOUZA, 1995; RODRIGUES, 2003; RODRIGUES *et al.*, 2007). A primeira plataforma utilizada consistiu de uma estação de trabalho IBM POWERStation RISC 6000 (IBM Corporation, New York, New York, EUA). Os estímulos foram gerados usando um adaptador gráfico IBM GT4-3D (24 bits / 8 bits por canhão) e exibidos num monitor CRT colorido IBM 6091 19i (resolução espacial de 1280 x 1024 pixels, resolução temporal de 77 Hz). A segunda plataforma utilizada consistiu de um microcomputador IBM-PC Pentium IV 1,7 GHz. Os estímulos foram gerados usando um adaptador gráfico Annihilator 2 (24 bits / 8 bits por canhão) (Creative Technology, Jurong East, Singapura) e exibidos num monitor CRT colorido Sony Trinitron Multiscan G420 (resolução espacial de 1024 x 768 pixels, resolução temporal de 120 Hz) (Sony Corporation, Tokyo, Japão).



**Figura 13.** Sensibilidade ao contraste de luminância para três sujeitos testados (ver legenda da Figura 14 para detalhes).



**Figura 14.** Sensibilidade ao contraste de luminância para outros três sujeitos testados. A visão monocular foi avaliada usando-se ambos os olhos separadamente. Círculos e barras representam os valores médios de sensibilidade ao contraste e os desvios padrões em torno da média para cada uma das 11 frequências espaciais testadas, obtidos através de 6 medidas independentes. Os seis sujeitos testados tinham sensibilidade ao contraste compatível com os valores normais para a população (ver Figura 15).



**Figura 15.** Resumo dos resultados obtidos para a sensibilidade ao contraste espacial de luminância de 6 dos 7 sujeitos que participaram do primeiro experimento deste trabalho. Uma das condições para participação no experimento consistiu em ter sensibilidade ao contraste espacial de luminância normal. Os resultados para a visão monocular de cada sujeito, olho direito e esquerdo, são apresentados como dois círculos com a mesma cor representando os valores médios para a sensibilidade ao contraste de 6 avaliações. O código de cor para os seis sujeitos é apresentado na parte de baixo da figura. As curvas tracejadas em vermelho representam os limites de tolerância superior e inferior estimados a partir de um grupo de 62 sujeitos controles (16-30 anos de idade) do banco de dados da Universidade Federal do Pará. Os resultados detalhados para cada sujeito estão ilustrados nas Figuras 13-14.

Uma rotina de dithering foi usada para obter resolução de níveis de cinza de 10 bits (BOTELHO DE SOUZA, 1995). Essa medida é essencial para que o nível de contraste possa ser baixado o suficiente para que os limiares de contraste nas frequências espaciais a que o sistema visual humano é mais sensível sejam medidos adequadamente (BOTELHO DE SOUZA, 1995). A luminância e as coordenadas de cromaticidade foram medidas com um colorímetro CS-100A (Konica Minolta, Mahwah, New Jersey, EUA).

### **5.2.3 Equipamento**

O software usado neste experimento para testar a discriminação de extensão espacial e frequência espacial foi desenvolvido em linguagem de programação Pascal, ambiente de desenvolvimento Delphi 7 Enterprise (Borland, Cupertino, California, EUA) para uso em plataformas IBM-PC. Foi usada a plataforma Dell Precision Workstation 390, Intel Core 2 Duo 3 GHz, 2 GB de RAM e 250 GB de disco rígido (Dell, Round Rock, Texas, EUA). O software controlava um gerador de estímulo VSG Visage (Cambridge Research Systems, Cambridge, Inglaterra, Reino Unido). Os estímulos foram exibidos num monitor colorido CRT Mitsubishi Diamond Pro 2070SB 20", resolução espacial de 800 x 600 pixels e resolução temporal de 120 Hz (Mitsubishi, Tokyo, Japão).

### **5.2.4 Medidas de luminância e cromaticidade**

A luminância e as coordenadas de cromaticidade foram medidas com um colorímetro ColorCal (Cambridge Research System) e software vsgDesktop (Cambridge Research System). Em todas as condições do experimento, a luminância média foi mantida constante em  $44,5 \text{ cd/m}^2$  e as coordenadas de cromaticidade do branco utilizado foram mantidas constante em  $x = 0,270$  e  $y = 0,280$  (Commission Internationale de L'Éclairage, CIE 1976).

### 5.2.5 Procedimentos

Os seguintes aspectos relativos ao experimento psicofísico realizado precisam ser considerados: a estimulação visual; a tarefa que competia ao sujeito testado; o método de apresentação do estímulo; a análise utilizada; e a medida realizada (KINGDOM & PRINS, 2010).

Os sujeitos foram testados binocularmente e, quando necessário, lentes corretivas apropriadas foram usadas para compensar os erros dióptricos constitucionais. Os estímulos foram exibidos num campo de  $10,8^\circ \times 8,3^\circ$ , definido na tela do monitor, colocada a 1 m do indivíduo e embebido num contorno de mesma luminância média e cromaticidade do branco de referência.

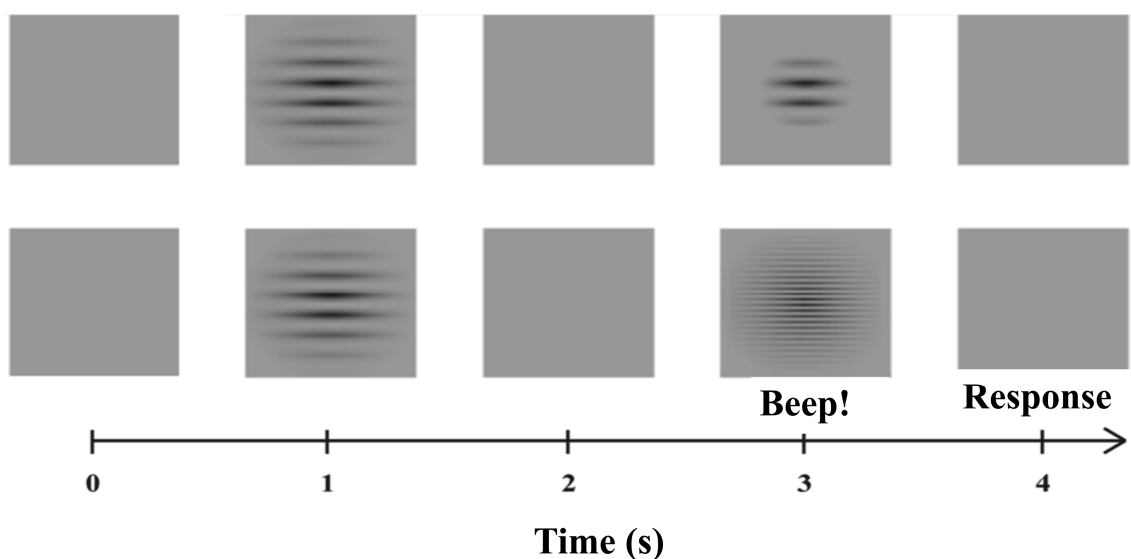
Os estímulos consistiram de redes senoidais horizontais, estacionárias, acromáticas (branco-e-pretas), envolvidas em funções gaussianas circulares bidimensionais. Funções desse tipo são chamadas funções de Gábor e seus parâmetros fundamentais são contraste,  $C$ , fase absoluta,  $\theta$ , freqüências espacial da senóide,  $u_0$ , e extensão da função gaussiana, geralmente medida pelo seu desvio padrão,  $\sigma$ . Neste experimento, as variáveis que foram alteradas de uma tentativa para outra foram a freqüência espacial da senóide ou o desvio padrão da gaussiana.

$$\psi(x) = C \cdot e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2\sigma^2}} \cdot \cos(2\pi u_0 x + \theta)$$

(26)

Para cada sujeito, ao longo do experimento, foram feitas 24 séries de testagem, cada uma delas compreendendo 300 tentativas. Os seguintes estímulos de referência foram usados nessas séries: freqüência espacial 0,4 ciclos/grau, desvio padrão 1 grau, contraste 2%, 5%, 10% ou 100% (uma série com os estímulos de teste variando a freqüência

especial em torno da referência em cada tentativa, outra com os estímulos de teste variando o desvio padrão em torno da referência em cada tentativa); frequência espacial 2 ciclos/grau, desvio padrão 1 grau, contraste 2%, 5%, 10% ou 100% (uma série com os estímulos de teste variando a frequência espacial em torno da referência em cada tentativa, outra com os estímulos de teste variando o desvio padrão em torno da referência em cada tentativa); frequência espacial 10 ciclos/grau, desvio padrão 1 grau, contraste 2%, 5%, 10% ou 100% (uma série com os estímulos de teste variando a frequência espacial em torno da referência em cada tentativa, outra com os estímulos de teste variando o desvio padrão em torno da referência em cada tentativa).



**Figura 16.** Seqüência do experimento. Foram usadas funções de Gábor. Um estímulo de referência era apresentado para ser comparado com um estímulo de teste. Este diferia do primeiro na frequência espacial da senoide ou no desvio padrão da gaussiana, ambos parâmetros da função de Gábor usada. Campos uniformes de mesma luminância média e mesma cromaticidade que os estímulos de referência e teste foram intercalados com esses estímulos. Um beep indicava ao sujeito o momento de responder se os estímulos eram iguais ou diferentes.

A tarefa que o sujeito realizava consistia numa modificação da escolha forçada de dois intervalos (2IFC; KINGDOM & PRINS, 2010). A seqüência da tarefa está ilustrada



na Figura 16. Em cada tentativa, dois estímulos eram apresentados ao sujeito (um estímulo de referência e um estímulo de teste), intercalados com telas uniformes de mesma luminância média e mesma cromaticidade, cada apresentação durando 1 s. O sujeito precisava responder se os estímulos eram iguais ou diferentes. Ao final da tentativa, o estímulo de teste era mudado aleatoriamente e nova tentativa era iniciada.

O primeiro estímulo apresentado era o estímulo de referência, o qual sempre tinha o mesmo desvio padrão do envelope gaussiano (1 grau) e a mesma frequência espacial da senóide (0,4, 2 ou 10 cpg). Em seguida, uma tela uniforme de mesma luminância média e mesma cromaticidade que o estímulo de referência era apresentada para mascarar o estímulo anterior. Em seguida, era apresentado o estímulo de teste, o qual era semelhante ao estímulo de referência, diferindo apenas quanto ao desvio padrão, quando o experimento consistia na discriminação da diferença de área para avaliação da entropia no domínio do espaço, ou quanto à frequência espacial, quando o experimento consistia na discriminação da diferença de frequência espacial para avaliação da entropia no domínio das frequências espaciais. Após a apresentação do estímulo de teste, este era substituído por outra tela uniforme, semelhante à primeira, e o sujeito era forçado a responder se os estímulos eram iguais, pressionando um botão preto, ou diferentes, pressionando um botão vermelho, ambos disponíveis numa caixa de controle CB6 (Cambridge Research System). A resposta do sujeito era armazenada como correta ou incorreta para cada tentativa.

De uma tentativa para outra o estímulo de teste foi variado aleatoriamente seguindo o método de estímulos constantes. Nesse método, em vez de apresentar os estímulos em ordem ascendente ou descendente, como acontece no método de ajuste, os estímulos são apresentados com a propriedade a ser variada apresentada em níveis não relacionados de uma tentativa para outra, ou seja, os estímulos são apresentados aleatoriamente. Isto previne que o sujeito tente prever o nível dessa propriedade na próxima tentativa e reduz

erros de habituação ou expectativa. Em cada série experimental, o estímulo de teste era apresentado em 21 possibilidades diferentes de frequência espacial ou 19 possibilidades diferentes de extensão espacial. Cada condição de frequência espacial ou extensão espacial do estímulo de teste foi mostrada pelo menos 10 vezes de forma aleatória dentro da sessão de discriminação de frequência espacial ou de extensão espacial.

As frequências espaciais foram escolhidas seguindo resultados anteriores de Souza *et al.* (2007) que demonstraram que essas frequências espaciais estimulariam preferencialmente apenas a via M (0,4 cpg), ambas as vias (2 cpg) e preferencialmente a via P (4 cpg). Como mencionado acima, foram realizadas séries experimentais em quatro níveis de contraste espacial de luminância ou contraste espacial acromático: 2%, 5%, 10% e 100% de contraste de Michelson. O contraste de Michelson foi calculado como

$$C = \frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}} \quad (27)$$

sendo  $C$  o contraste de Michelson,  $L_{max}$  a luminância máxima e  $L_{min}$  a luminância mínima. O estudo nesses níveis de contraste foi orientado por resultados anteriores de outros autores mostrando que as vias M dominam a resposta visual em níveis baixos de contraste enquanto em níveis altos de contraste tanto as vias M quanto as vias P são ativadas (KAPLAN & SHAPLEY, 1986; SOUZA *et al.*, 2007).

### 5.2.6 Estimativa de entropia

O passo seguinte foi a conversão dos dados experimentais em medidas de interesse para a presente investigação científica. Os dados experimentais obtidos em cada série de testagem compreenderam proporções de resposta corretas para cada frequência espacial de teste ou para cada extensão espacial de teste em comparação com a frequência espacial de

referência ou extensão espacial de referência, respectivamente. Esses dados foram ajustados por funções psicométricas gaussianas.

$$f(x) = a \cdot e^{\frac{-(x-b)^2}{2c^2}} \quad (28)$$

Onde as constantes reais são  $a > 0$ ,  $b$  e  $c > 0$ , e  $e \approx 2,718281828$  corresponde ao número de Euler. O gráfico de uma gaussiana tem a característica curva em forma de sino que, a partir do pico, cai com maior ou menor rapidez em direção a  $\pm \infty$ . O parâmetro  $a$  é a altura do pico da função,  $b$  é a posição do pico e  $c$  controla o espalhamento da função, sendo conhecido como desvio padrão. O desvio padrão é uma medida de dispersão em torno da média e pode ser tomado no problema abordado neste trabalho como uma medida de entropia ou incerteza. Ele corresponde ao quadrado da variância,  $c$  na Equação 28.

Assim, a entropias para o domínio do espaço ou para o domínio das frequências espaciais foi estimada tomando-se o desvio padrão da função gaussiana ajustada aos dados experimentais. A entropia conjunta foi então estimada multiplicando-se a raiz quadrada da entropia para espaço pela entropia para frequências espaciais – uma vez que a primeira representava uma medida bidimensional e a segunda uma medida unidimensional.

Os resultados foram então analisados para verificar como a entropia conjunta era afetada pelo contraste do estímulo. Em particular, foi analisado com atenção se a entropia conjunta variava com o aumento do contraste e se ela permanecia igual ou maior que o mínimo teórico,  $1/4\pi$  ou 0,0769 (Equação 25) (DAUGMAN, 1985).

Os ajustes de funções aos dados experimentais, os cálculos de médias e erros padrões foram feitos utilizando o software Excel 2007 do Microsoft Office 2007 (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, EUA). A análise estatística foi feita utilizando o software GraphPad Prism 5.03 for Windows (GraphPad Software, San Diego,

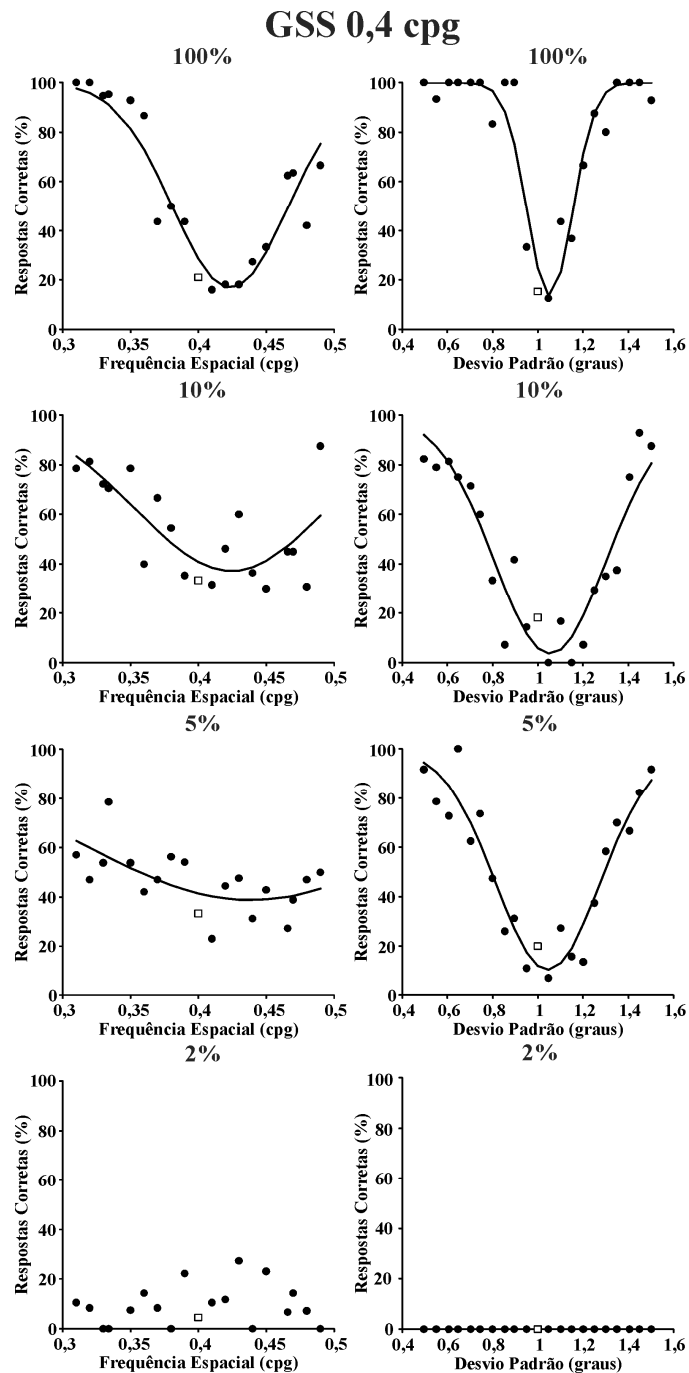
California, EUA). Ela foi realizada sobre os valores de entropia conjunta dos sujeitos testados e compreendeu o teste *One-way ANOVA* para identificar se havia ou não diferença significativa na amostra seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey como pós-teste para identificar em que comparação os grupos diferiam.

### 5.3 RESULTADOS

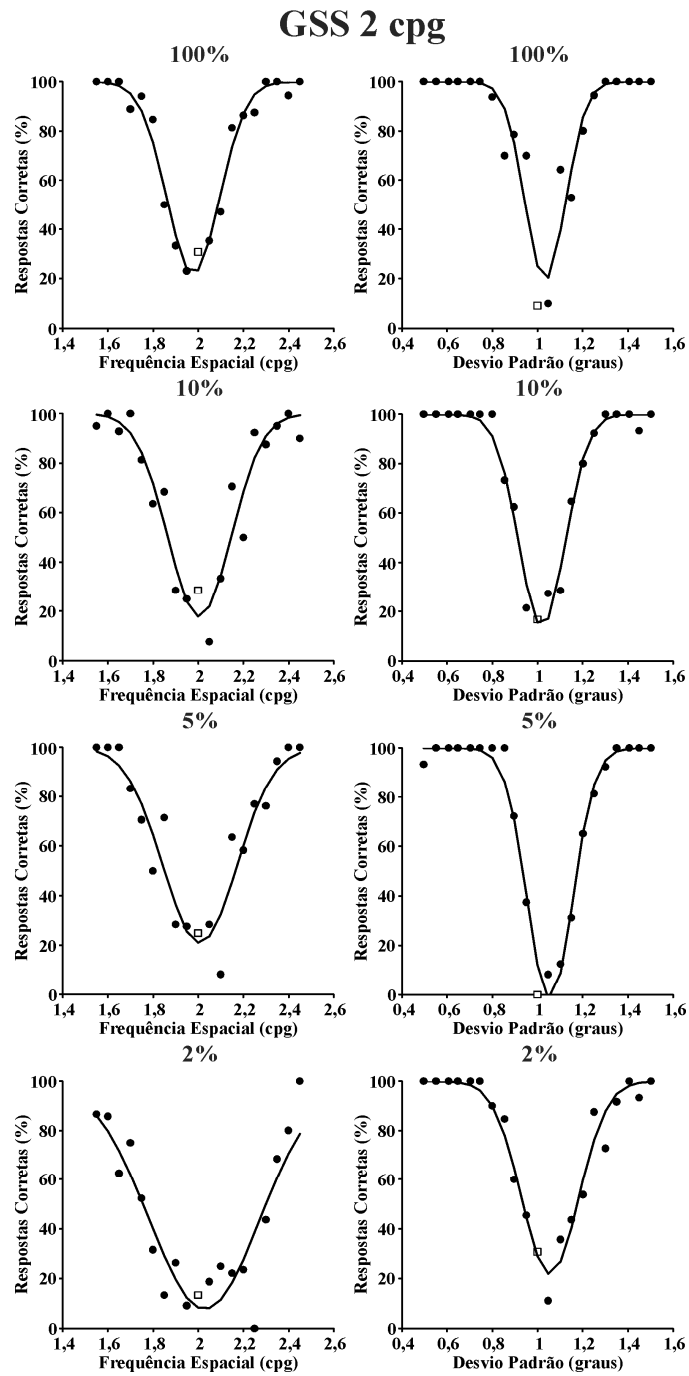
Para cada um dos sete sujeitos, ao longo do experimento, foram obtidas duas séries de resultados para cada estímulo de referência, cada série compreendendo estímulos com quatro níveis diferentes de contraste – um total de 24 conjuntos de dados para cada indivíduo. Além disso, um outro total de 24 conjuntos de dados foram obtidos a partir da média dos resultados obtidos dos 7 sujeitos e serão referidos nessa dissertação como pertencentes a um “sujeito médio” (Sujeito SUM).

As Figuras 17-19 mostram as funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura) e discriminação de extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura). Essas funções psicométricas foram obtidas com os seguintes estímulos de referência: senóide com frequência espacial de 0,4 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 17); senóide com frequência espacial de 2 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 18); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 19).

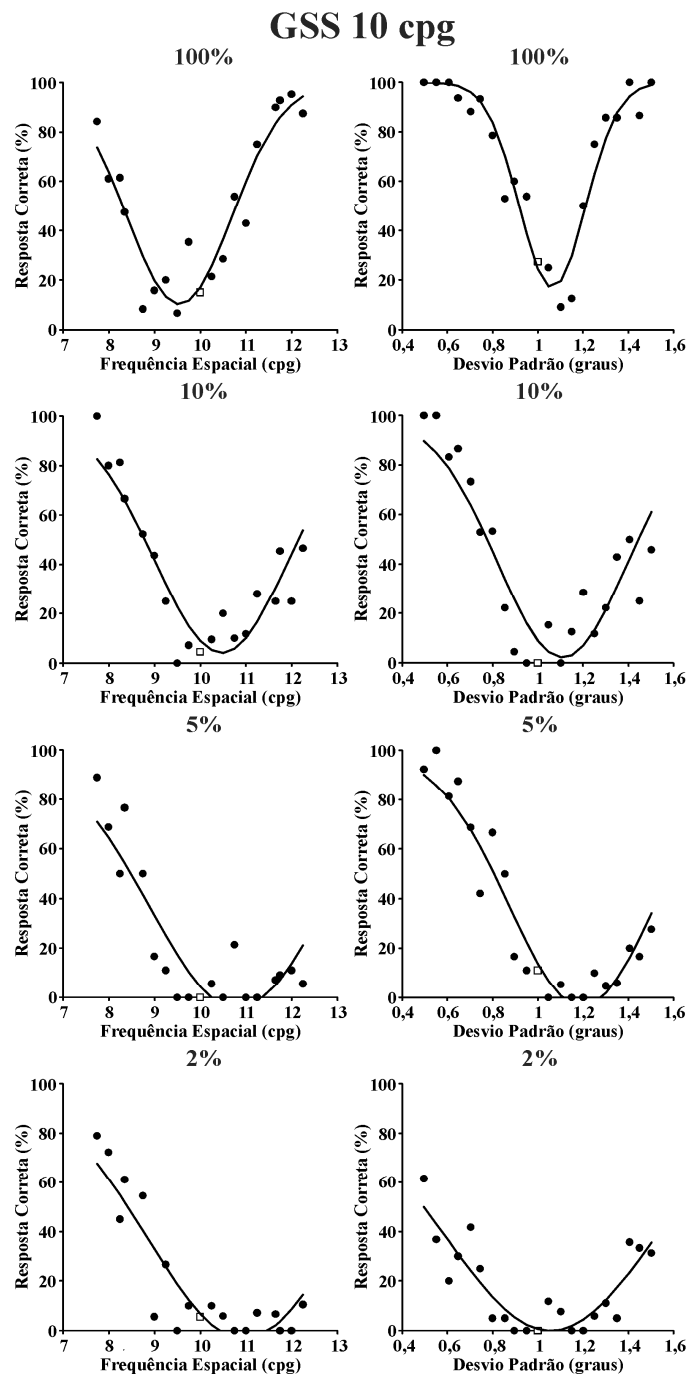
Nas Figuras 17-19, os pontos experimentais representam valores percentuais de respostas corretas (círculos cheios) ou incorretas (quadrados vazios) para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, diferindo do primeiro seja em frequência espacial, seja em extensão espacial. As curvas são ajustes de funções gaussianas aos pontos experimentais através do método dos mínimos quadrados.



**Figura 17.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (de cima para baixo: contraste de Michelson 100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 18.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (de cima para baixo: contraste de Michelson 100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figure 19.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (de cima para baixo: contraste de Michelson 100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

Os desvios padrões dessas funções gaussianas ajustadas aos dados experimentais foram tomados como medidas de entropia para cada condição de estimulação visual, seja

entropia para o domínio das frequências espaciais, seja entropia para o domínio do espaço, nos quatro níveis de contraste espacial acromático testados (100%, 10%, 5% e 2%). Finalmente, dispondo-se das entropias para os dois domínios, a entropia conjunta ( $J$ ) foi estimada pela expressão

$$J = F \cdot S \quad (29)$$

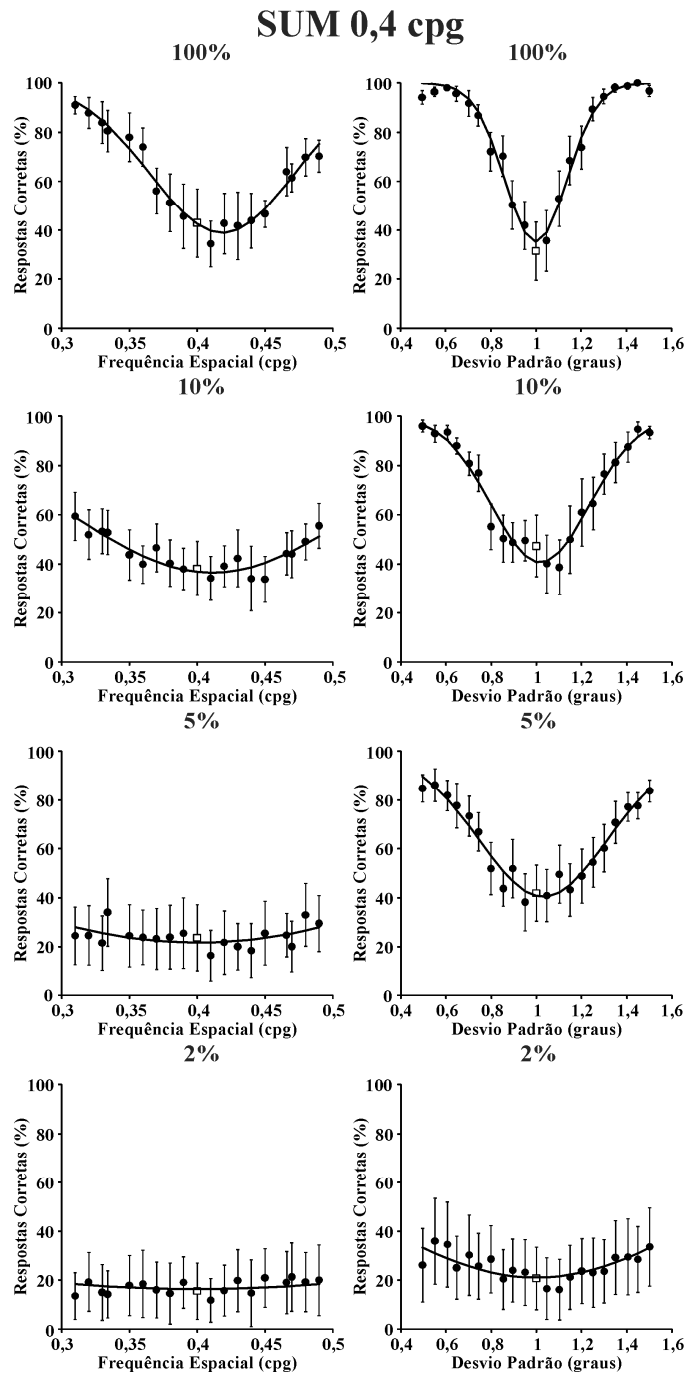
onde  $F$  e  $S$  são as entropias para frequência espacial e espaço, respectivamente. A entropia para espaço  $S$  foi calculada como a raiz quadrada da entropia de extensão espacial bidimensional para trabalhar-se com as duas variáveis na sua forma unidimensional.

Séries semelhantes de funções psicométricas foram obtidas dos sete sujeitos testados. Os resultados numéricos para os valores de entropia obtidos são apresentados nas Tabelas 1-3.

As Figuras 20-22 mostram as funções psicométricas para o “Sujeito SUM” (sujeito médio) para discriminação de frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura) e discriminação de extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura). As funções psicométricas foram obtidas com os mesmos estímulos de referência já mencionados: senóide com frequência espacial de 0,4 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 20); senóide com frequência espacial de 2 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 21); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (Figura 22). Nas Figuras 20-22, os círculos cheios e os quadrados vazios correspondem às médias dos valores percentuais das respostas corretas e incorretas, respectivamente, enquanto as barras verticais representam os erros padrões em torno das médias para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, diferindo do primeiro seja em frequência espacial, seja em extensão espacial, estimados a partir dos resultados dos 7 sujeitos. As curvas são ajustes de funções gaussianas aos pontos

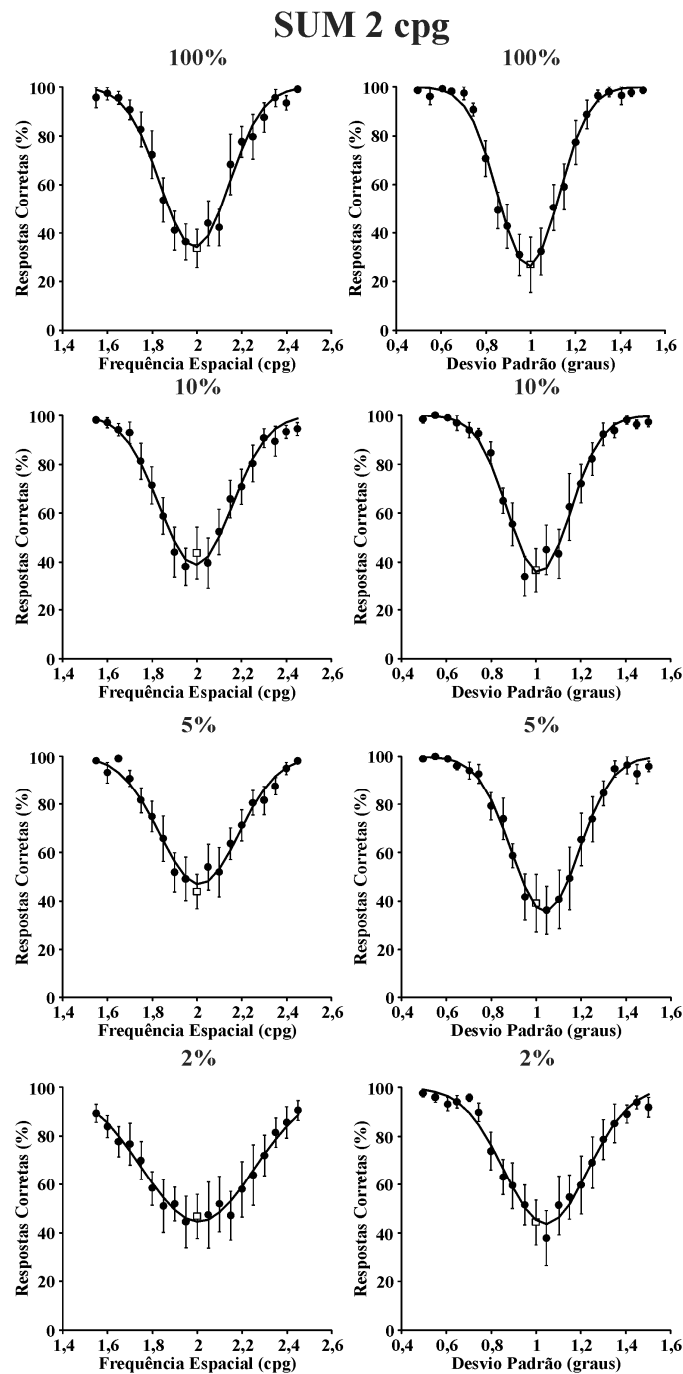


experimentais através do método dos mínimos quadrados, sendo os seus desvios padrões tomados como as entropias para as diversas condições.



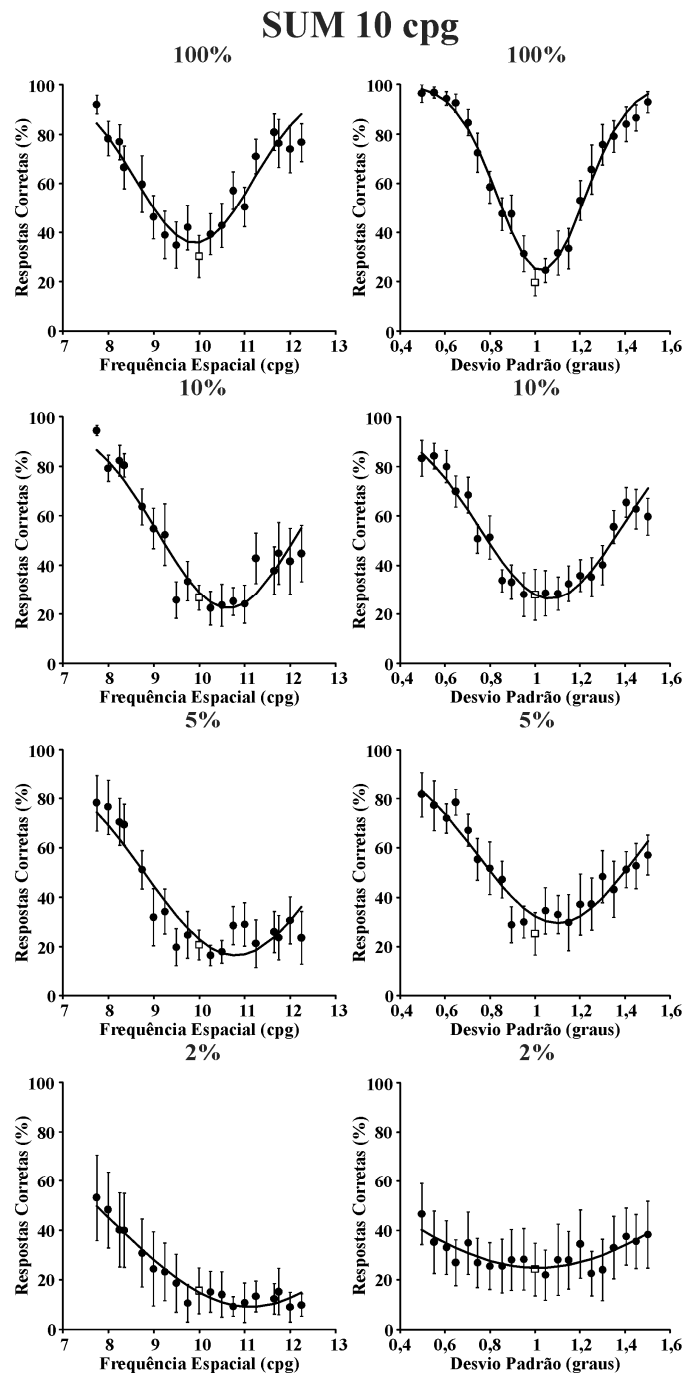
**Figure 20.** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 7$ ) para discriminação de frequência espacial (coluna à esquerda) e discriminação de extensão espacial (colunas à direita) para quatro níveis de contraste de Michelson: de cima para baixo, 100%, 10%, 5% e 2%. Estímulo de referência: frequência espacial da senóide 0,4 cpg, desvio padrão da gaussiana, 1 grau. Os círculos cheios e os quadrados vazios são as

médias dos valores percentuais respostas corretas e incorretas, respectivamente, enquanto as barras verticais são os erros padrões em torno das médias, para cada condição, estimados dos 7 sujeitos testados. As curvas são funções gaussianas ajustadas aos dados, cujos desvios padrões foram tomados como a entropia em cada condição para o “sujeito médio”.



**Figure 21.** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 7$ ) para discriminação de frequência espacial (coluna à esquerda) e discriminação de extensão espacial (colunas à direita) para quatro níveis de contraste de Michelson: de cima para baixo, 100%, 10%, 5% e 2%. Estímulo de referência: frequência espacial da senóide 2 cpg,

desvio padrão da gaussiana, 1 grau. Os círculos cheios e os quadrados vazios são as médias dos valores percentuais respostas corretas e incorretas, respectivamente, enquanto as barras verticais são os erros padrões em torno das médias, para cada condição, estimados dos 7 sujeitos testados. As curvas são funções gaussianas ajustadas aos dados, cujos desvios padrões foram tomados como a entropia em cada condição para o “sujeito médio”.



**Figure 22.** Funções psicométricas médias para o Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 7$ ) para discriminação de frequência espacial (coluna à esquerda) e discriminação de extensão espacial (colunas à direita) para quatro níveis de contraste de Michelson: de cima para baixo, 100%, 10%, 5% e 2%. Estímulo de referência: frequência espacial da senóide 10

cpg, desvio padrão da gaussiana, 1 grau. Os círculos cheios e os quadrados vazios são as médias dos valores percentuais respostas corretas e incorretas, respectivamente, enquanto as barras verticais são os erros padrões em torno das médias, para cada condição, estimados dos 7 sujeitos testados. As curvas são funções gaussianas ajustadas aos dados, cujos desvios padrões foram tomados como a entropia em cada condição para o “sujeito médio”.

**Tabela 1.** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 0,4 cpg. Para 16 das 56 condições de estimulação visual, distribuídas em 6 dos 7 sujeitos, não foi possível obter um ajuste adequado dos dados experimentais por funções gaussianas (células vazias). Contudo, as estimativas para o “Sujeito SUM” foram obtidas com os dados experimentais de todos os sujeitos em todas as condições de estimulação visual.

Sujeito	Contraste			
	2%	5%	10%	100%
BDG	S = 0,4934	S = 0,4972	S = 0,4017	S = 0,3190
	F = 0,1202	F = 0,1226	F = 0,0703	F = 0,0407
	J = 0,0593	J = 0,0610	J = 0,0283	J = 0,0130
DMR	S =	S = 0,4645	S = 0,4019	S = 0,2864
	F =	F =	F =	F = 0,0727
	J =	J =	J =	J = 0,0208
GSS	S =	S = 0,4813	S = 0,4993	S = 0,3157
	F =	F = 0,1292	F = 0,0701	F = 0,0424
	J =	J = 0,0622	J = 0,0350	J = 0,0134
IFA	S =	S = 0,6062	S = 0,3558	S = 0,3267
	F =	F = 0,1848	F = 0,0914	F = 0,0394
	J =	J = 0,1120	J = 0,0325	J = 0,0129
RLB	S =	S = 0,5385	S = 0,5150	S = 0,4399
	F =	F =	F =	F = 0,0531
	J =	J =	J =	J = 0,0234
TSC	S =	S = 0,5251	S = 0,4703	S = 0,3797
	F =	F = 0,4732	F = 0,1682	F = 0,0712
	J =	J = 0,2485	J = 0,0791	J = 0,0271
VAS	S = 0,8116	S = 0,5589	S = 0,4698	S = 0,4121
	F =	F =	F = 0,1518	F = 0,0564
	J =	J =	J = 0,0713	J = 0,0232
Média	S = 0,6525	S = 0,5245	S = 0,4448	S = 0,3542
	F =	F = 0,2275	F = 0,1104	F = 0,0537
	J =	J = 0,1209	J = 0,0492	J = 0,0191
Erro Padrão	S = 0,1590	S = 0,0184	S = 0,0223	S = 0,0215
	F =	F = 0,0831	F = 0,0207	F = 0,0053
	J =	J = 0,0442	J = 0,0107	J = 0,0022
SUM	S = 0,9290	S = 0,5343	S = 0,4663	S = 0,3714
	F = 0,4035	F = 0,2202	F = 0,1079	F = 0,0531
	J = 0,3749	J = 0,1177	J = 0,0503	J = 0,0197

**Tabela 2.** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 2 cpg. Para esta frequência espacial, foi possível obter um ajuste adequado dos dados experimentais por funções gaussianas em todos os 7 indivíduos, em todas as 56 condições de estimulação. As estimativas para o “Sujeito SUM” foram feitas também levando em consideração os resultados de todos os indivíduos em todas as condições de estimulação visual.

Sujeito	Contraste			
	2%	5%	10%	100%
BDG	S = 0,4147	S = 0,3706	S = 0,3684	S = 0,3465
	F = 0,1696	F = 0,1711	F = 0,1405	F = 0,1225
	J = 0,0703	J = 0,0634	J = 0,0518	J = 0,0424
DMR	S = 0,5004	S = 0,4407	S = 0,4690	S = 0,3362
	F = 0,2359	F = 0,1900	F = 0,1452	F = 0,1494
	J = 0,1180	J = 0,0838	J = 0,0681	J = 0,0502
GSS	S = 0,3558	S = 0,3164	S = 0,3211	S = 0,3003
	F = 0,2459	F = 0,1641	F = 0,1404	F = 0,1169
	J = 0,0875	J = 0,0519	J = 0,0451	J = 0,0351
IFA	S = 0,3844	S = 0,3556	S = 0,2939	S = 0,3152
	F = 0,1683	F = 0,1168	F = 0,1342	F = 0,0857
	J = 0,0647	J = 0,0415	J = 0,0395	J = 0,0270
RLB	S = 0,3995	S = 0,3725	S = 0,3396	S = 0,3512
	F = 0,1277	F = 0,1243	F = 0,0824	F = 0,1068
	J = 0,0510	J = 0,0463	J = 0,0280	J = 0,0375
TSC	S = 0,4331	S = 0,3999	S = 0,3822	S = 0,3878
	F = 0,3320	F = 0,2145	F = 0,2046	F = 0,2023
	J = 0,1438	J = 0,0858	J = 0,0782	J = 0,0784
VAS	S = 0,4694	S = 0,4778	S = 0,4749	S = 0,4735
	F = 0,3441	F = 0,1997	F = 0,2220	F = 0,1992
	J = 0,1615	J = 0,0954	J = 0,1054	J = 0,0943
Média	S = 0,4225	S = 0,3905	S = 0,3785	S = 0,3587
	F = 0,2319	F = 0,1686	F = 0,1528	F = 0,1404
	J = 0,0996	J = 0,0669	J = 0,0594	J = 0,0522
Erro Padrão	S = 0,0188	S = 0,0205	S = 0,0265	S = 0,0218
	F = 0,0315	F = 0,0140	F = 0,0177	F = 0,0172
	J = 0,0160	J = 0,0081	J = 0,0100	J = 0,0094
SUM	S = 0,4316	S = 0,3892	S = 0,3753	S = 0,3683
	F = 0,2488	F = 0,1765	F = 0,1620	F = 0,1526
	J = 0,1074	J = 0,0687	J = 0,0608	J = 0,0562

**Tabela 3.** Resultados para os 7 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o “Sujeito SUM” ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 10 cpg. Para 8 das 56 condições de estimulação visual, distribuídas em 5 dos 7 sujeitos, não foi possível obter um ajuste adequado dos dados experimentais por funções gaussianas (células vazias). Contudo, as estimativas para o “Sujeito SUM” foram calculadas a partir dos resultados obtidos de todos os indivíduos em todas as condições de estimulação visual.

Sujeito	Contraste			
	2%	5%	10%	100%
BDG	S =	S = 0,5602	S = 0,5090	S = 0,3940
	F =	F = 4,7453	F = 1,4481	F = 0,8714
	J =	J = 2,6584	J = 0,7370	J = 0,3434
DMR	S =	S =	S = 0,8057	S = 0,5237
	F =	F = 2,4804	F = 1,4608	F = 2,9417
	J =	J =	J = 1,1769	J = 1,5407
GSS	S = 0,6895	S = 0,5681	S = 0,5372	S = 0,3825
	F = 2,1067	F = 1,9161	F = 1,4722	F = 1,1455
	J = 1,4526	J = 1,0886	J = 0,7909	J = 0,4381
IFA	S =	S = 0,5479	S = 0,5896	S = 0,3894
	F = 2,1706	F = 1,0703	F = 0,9482	F = 0,6533
	J =	J = 0,5864	J = 0,5591	J = 0,2544
RLB	S = 0,6430	S = 0,3950	S = 0,5344	S = 0,3450
	F = 1,5419	F = 1,6177	F = 1,4003	F = 0,8908
	J = 0,9915	J = 0,6390	J = 0,7484	J = 0,3073
TSC	S = 0,7106	S = 0,5831	S = 0,5571	S = 0,4930
	F =	F = 1,8379	F = 1,9686	F = 1,6421
	J =	J = 1,0717	J = 1,0967	J = 0,8095
VAS	S =	S = 0,5724	S = 0,5446	S = 0,4946
	F = 1,8561	F = 1,6510	F = 1,5773	F = 1,5500
	J =	J = 0,9451	J = 0,8590	J = 0,7666
Média	S = 0,6810	S = 0,5378	S = 0,5825	S = 0,4317
	F = 1,9188	F = 2,1884	F = 1,4679	F = 1,3850
	J = 1,2220	J = 1,1649	J = 0,8526	J = 0,6371
Erro Padrão	S = 0,0100	S = 0,0290	S = 0,0383	S = 0,0264
	F = 0,1428	F = 0,4547	F = 0,1132	F = 0,2935
	J = 0,2305	J = 0,3112	J = 0,0815	J = 0,1721
SUM	S = 0,8735	S = 0,5972	S = 0,5628	S = 0,4393
	F = 3,1003	F = 1,9834	F = 1,5403	F = 1,2755
	J = 2,7081	J = 1,1845	J = 0,8669	J = 0,5604

**Tabela 4.** Resultados para o “Sujeito SUM” (“sujeito médio”), a partir dos dados experimentais dos 7 sujeitos testados, para entropia no domínio das frequências espaciais (F) e no domínio do espaço (S). A partir de F e S foi calculada a entropia conjunta (J) usando-se a Equação 29. Observe-se que em algumas condições de estimulação visual, a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para funções de Gábor processadas em sistemas lineares, 0,0796.

Frequência Espacial (ciclos por grau)	Contraste			
	2%	5%	10%	100%
0,4	S = 0,9290	S = 0,5343	S = 0,4663	S = 0,3714
	F = 0,4035	F = 0,2202	F = 0,1079	F = 0,0531
	J = 0,3749	J = 0,1177	<b>J = 0,0503</b>	<b>J = 0,0197</b>
2	S = 0,4316	S = 0,3892	S = 0,3753	S = 0,3683
	F = 0,2488	F = 0,1765	F = 0,1620	F = 0,1526
	J = 0,1074	<b>J = 0,0687</b>	<b>J = 0,0608</b>	<b>J = 0,0562</b>
10	S = 0,8735	S = 0,5972	S = 0,5628	S = 0,4393
	F = 3,1003	F = 1,9834	F = 1,5403	F = 1,2755
	J = 2,7081	J = 1,1845	J = 0,8669	J = 0,5604

As Tabelas 1-3 mostram resumidamente os valores de entropia estimados dos desvios padrões das funções psicométricas para as diversas condições estudadas. Nelas são apresentados os resultados dos 7 sujeitos testados, as médias e os erros padrões para a amostra e os resultados para o Sujeito SUM. Os dados numéricos são referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para as frequências espaciais 0,4 cpg (Tabela 1), 2 cpg (Tabela 2) e 10 cpg (Tabela 3).

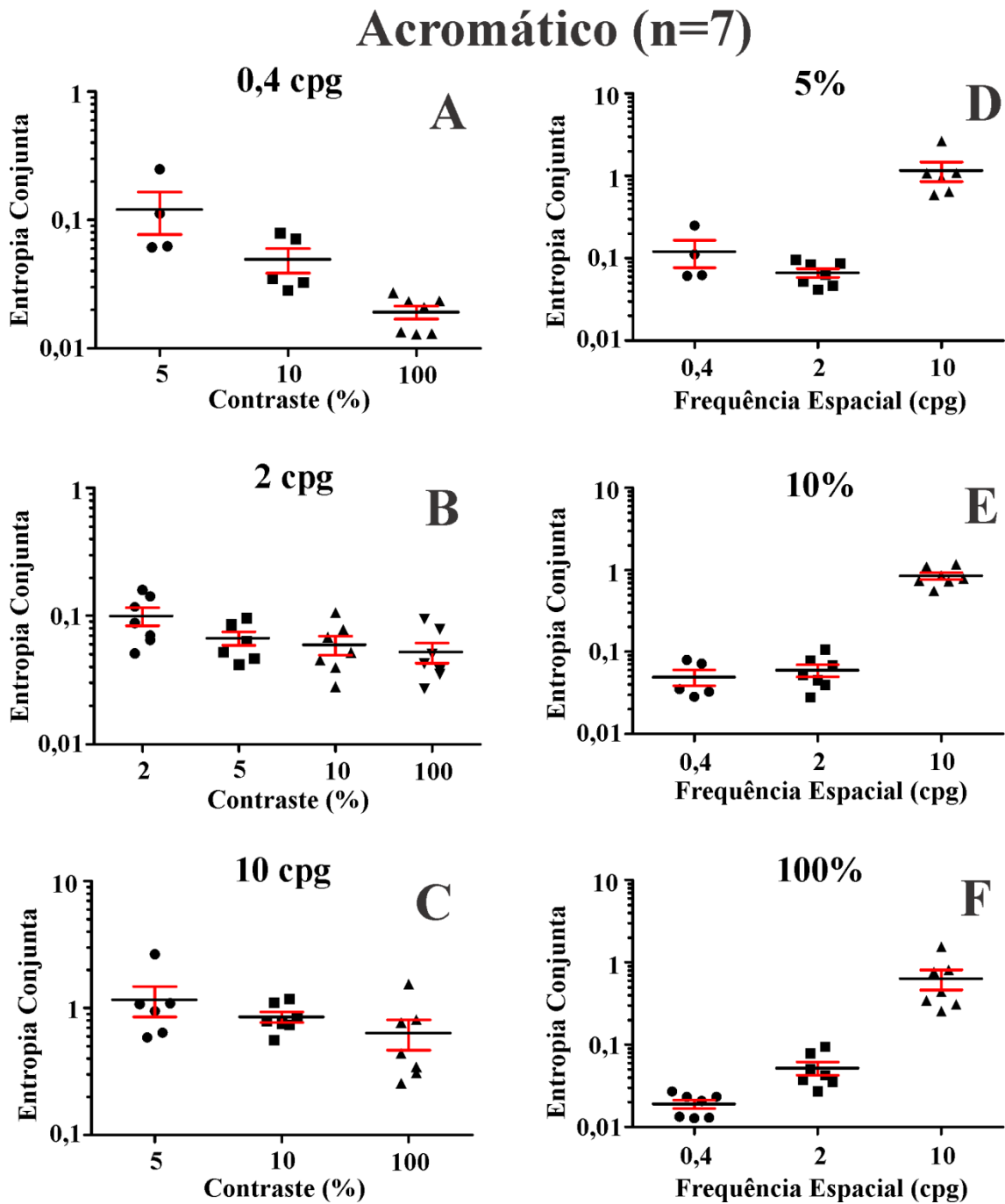
Como já descrito, os sujeitos foram testados com estímulos cujo perfil de luminância seguia a de funções Gábor em quatro níveis diferentes de contraste de Michelson. Para estimar a entropia no domínio do espaço, a frequência espacial da senóide da função Gábor foi mantida constante em 0,4 cpd, enquanto o desvio padrão da gaussiana da função Gábor foi variado em torno de 1 grau. Para estimar a entropia no domínio da frequência espacial, a frequência espacial da senóide da função Gábor foi variada em torno de 0,4 cpg, enquanto o desvio padrão da gaussiana da função Gábor foi mantida constante em 1 grau. Para algumas condições em alguns sujeitos não foi possível obter um ajuste

adequado das funções gaussianas aos resultados experimentais (células vazias das tabelas). Contudo, para a estimativa das entropias do Sujeito SUM, todos os dados experimentais foram levados em consideração.

As seguintes comparações estatísticas foram realizadas, usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey, para a entropia conjunta nas várias condições usando-se os dados obtidos dos sete sujeitos (Figura 23). Em todas as três frequências espaciais estudadas, foi verificado que a entropia conjunta diminuía com o aumento do contraste acromático (Figura 23A-C). Essa diferença entre os contrastes foi significativa estatisticamente ( $P < 0,05$ ) em 0,4 cpg entre 5% e 100% de contraste (nessa frequência espacial a entropia conjunta só foi estimada em um sujeito para 2% de contraste e, portanto, não foi possível incluir a comparação estatística entre esse contraste e os contrastes mais altos) e em 2 cpg entre 2% e 100% ( $P < 0,05$ ); em 10 cpg não houve significância estatística entre as comparações realizadas (nessa frequência espacial a entropia conjunta só foi estimada em dois sujeitos para 2% de contraste e, portanto, não foi possível realizar a comparação estatística entre esse contraste e os contrastes mais altos).

Para os contrastes 5%, 10% e 100% (Figura 23D-F) foi verificado que a entropia conjunta foi sempre maior em 10 cpg do que em 0,4 cpg e 2 cpg, atingindo significância estatística ( $P < 0,05$ ). Embora em 5% de contraste a entropia conjunta tenha sido menor em 2 cpg que em 0,4 cpg, e em 10% e 100% de contraste ela tenha sido maior em 2 cpg que em 0,4 cpg, essas diferenças não atingiram o nível estipulado de significância estatística. Pelas razões declaradas no parágrafo anterior, não foi possível fazer comparações estatísticas para 2% de contraste.





**Figura 23.** Comparações estatísticas realizadas usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey, para a entropia conjunta nas várias condições usando-se os dados obtidos dos sete sujeitos (símbolos cheios). A barra preta representa a média e as barras vermelhas representam o erro padrão em torno da média. **A-C.** Em todas as três frequências espaciais estudadas, foi verificado que a entropia conjunta diminuía com o aumento do contraste acromático. Essa diferença entre os contrastes foi significativa estatisticamente ( $P < 0,05$ ) em 0,4 cpv entre 5% e 100% de contraste e em 2 cpv entre 2% e 100% ( $P < 0,05$ ); em 10 cpv não houve significância estatística entre as comparações realizadas. **D-E.** Para os contrastes 5%, 10% e 100% foi verificado que a entropia conjunta

foi sempre maior em 10 cpg do que em 0,4 cpg e 2 cpg, atingindo significância estatística ( $P < 0,05$ ). Embora em 5% de contraste a entropia conjunta tenha sido menor em 2 cpg que em 0,4 cpg, e em 10% e 100% de contraste ela tenha sido maior em 2 cpg que em 0,4 cpg, essas diferenças não atingiram o nível estipulado de significância estatística.

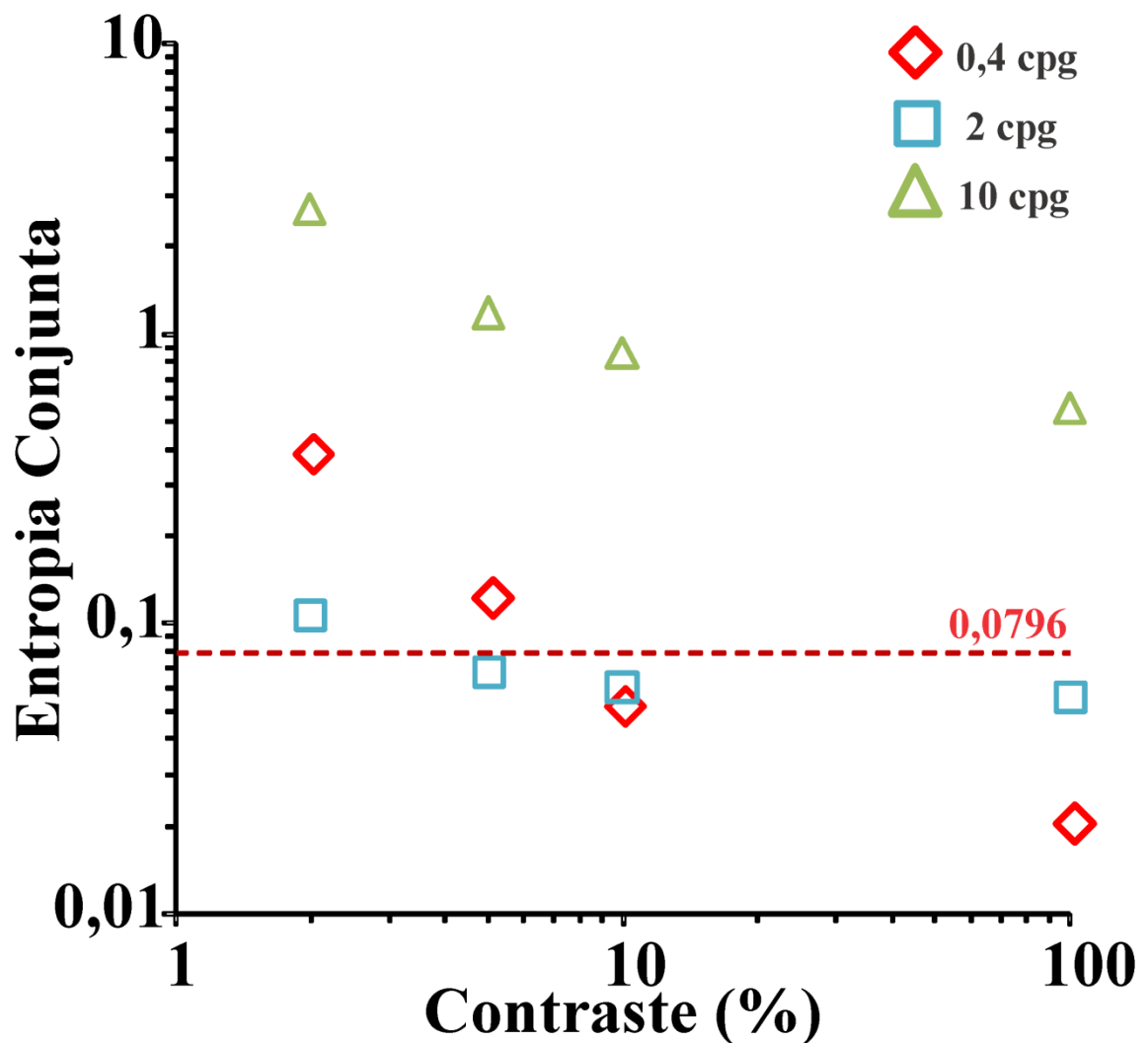
Assim, é interessante comparar os valores de entropia conjunta obtida desses dois conjuntos, uma vez que eles se originaram de análises diferentes: valores correspondentes às médias dos sete sujeitos; valores obtidos do “sujeito médio”. Para a maioria das condições de estimulação, os valores médios foram semelhantes aos valores do Sujeito SUM (Teste t de Student bicaudal,  $P > 0,05$ ). Dessa forma, para simplificação das afirmações feitas na Discussão do trabalho, foram considerados apenas os valores do Sujeito SUM, os quais são apresentados condensadamente na Tabela 4.

A Figura 24 mostra como a entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais variou em função do contraste de Michelson para o Sujeito SUM. Neste experimento, embora a frequência espacial da senoíde constitutiva do estímulo Gábor tenha sido testada em três valores, 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg (losangos vermelhos, quadrados azuis e triângulos verdes, respectivamente), a extensão espacial foi testada nas três séries de frequência espacial com um único valor da gaussiana constitutiva do estímulo Gábor, 1 grau. Na Figura 25, a linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas,  $1/4\pi$  ou 0,0796 quando a medida de dispersão é o desvio padrão e a frequência é dada em ciclos/grau (Daugman, 1985).

Vários aspectos precisam ser considerados na análise da Figura 23. Em primeiro lugar, para todas as frequências espaciais, a entropia conjunta foi maior para contrastes baixos e diminuiu quando o contraste foi aumentado. Em segundo lugar, a entropia conjunta para as frequências espaciais baixa e intermediária – 0,4 cpg e 2 cpg – foi sempre

menor do que a entropia conjunta para a frequência espacial alta – 10 cpg – em todos os níveis de contraste. Além disso, a comparação entre os valores de entropia conjunta para as duas frequências mais baixas – 0,4 cpg e 2 cpg – forneceu um resultado complexo: em contraste baixo, a entropia conjunta para a frequência espacial intermediária, 2 cpg, foi menor do que a entropia conjunta para a frequência espacial baixa, 0,4 cpg; com o aumento do contraste, a entropia conjunta para 0,4 cpg diminuiu acentuadamente e tornou-se menor do que a entropia conjunta para 2 cpg. É nas regiões de frequências espaciais intermediárias (~2-4 cpd), correspondente ao pico da curva de sensibilidade ao contraste espacial de luminância, que estão as frequências espaciais mais importantes para determinadas tarefas comportamentais visuais como o reconhecimento de faces (WATT, 1991). Essa região seria o equivalente visual em importância à região de frequências temporais do reconhecimento da fala no sistema auditivo (~200-5000 Hz; EVANS, 1982). Além disso, é também nessa região de frequências espaciais que é mais claramente demonstrável a interação entre duas ou mais vias visuais nos níveis altos de contraste e em certas condições de estimulação (SOUZA *et al.*, 2007: redes senoidais, apresentadas em reversão de fase quadrada com frequência de 1 Hz, registro do VECF transiente; HAMER *et al.*, 2012: redes senoidais, apresentadas em reversão de fase senoidal com frequência de 10 Hz, registro do VECF de estado estacionário).

Finalmente, a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico nos níveis mais altos de contraste para as frequências espaciais baixa e intermediária – 0,4 cpg e 2 cpg: esse resultado é sugestivo de que nas frequências espaciais baixas e médias, nos contrastes altos, dois ou mais mecanismos interagem de forma não linear para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais (SILVEIRA, 2004a; SOUZA *et al.*, 2007).

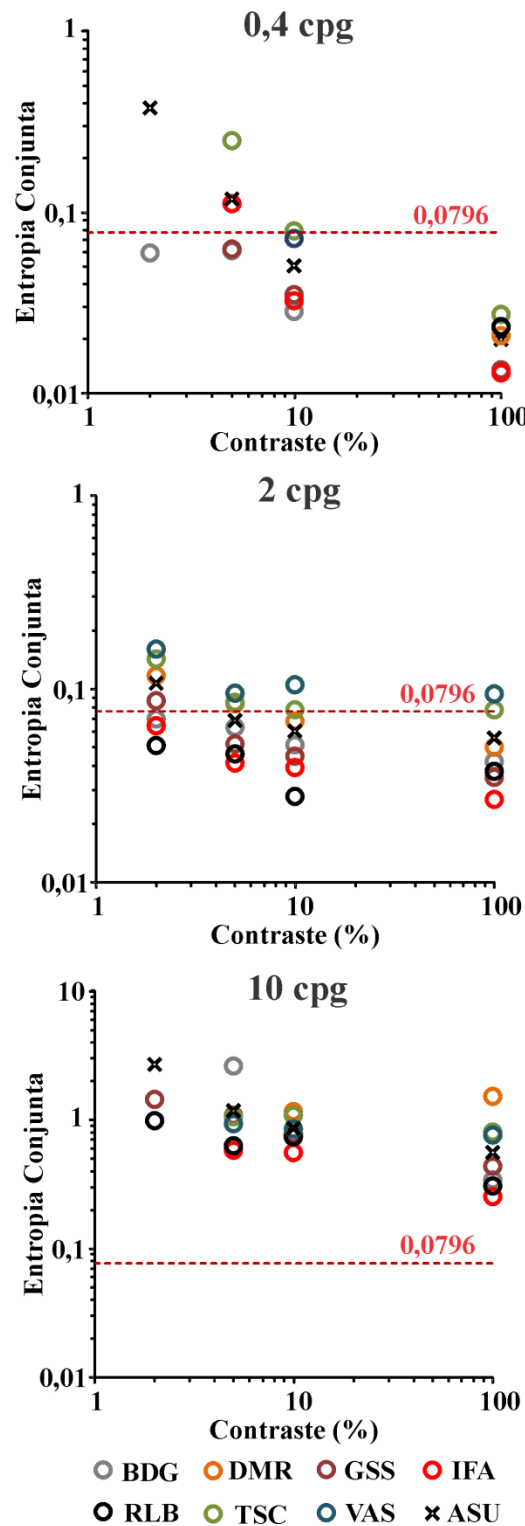


**Figura 24.** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais em função do contraste de Michelson. Resultados para o Sujeito SUM. Foram utilizados estímulos com perfil de luminância de funções de Gábor. Foram estudadas três frequências espaciais das senóides constitutivas das funções de Gábor utilizadas: 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg (losangos vermelhos, quadrados azuis e triângulos verdes, respectivamente). Foi estudada apenas uma extensão espacial definida pelo desvio padrão das gaussianas constitutivas das funções de Gábor utilizadas: 1 grau para as três séries de dados. A linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0.0796 (Daugman, 1985). Para todas as frequências espaciais, a entropia conjunta foi maior para contrastes baixos e diminuiu quando o contraste foi aumentado. A entropia conjunta para as duas frequências espaciais mais baixas – 0,4 cpg e 2 cpg – foi sempre menor do que a entropia conjunta para 10 cpg em todos os níveis de contraste. A entropia conjunta para 2 cpg foi menor do que a entropia conjunta para 0,4 cpg em contraste baixo. Com o aumento do contraste, a entropia conjunta para 0,4 cpg diminuiu acentuadamente e tornou-se menor do que a entropia conjunta para 2 cpg. Finalmente, a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para 0,4 cpg e 2 cpg nos níveis mais altos de contraste. Esse resultado é sugestivo de que nas frequências espaciais baixas

e médias, nos contrastes altos, dois ou mais mecanismos interagem de forma não linear para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais.

Na Figura 25 são mostrados os resultados de entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais em função do contraste de Michelson, tanto para o Sujeito SUM (cruzes), como para cada um dos sete sujeitos testados (círculos de cores diferentes, uma para cada sujeito). Em relação a esses resultados individuais, são mostrados apenas aqueles para as condições em que foi possível ajustar os dados experimentais tanto para frequências espaciais quanto para extensão espacial com funções gaussianas. Para a maioria dos casos, 10 das 12 condições, os resultados do Sujeito SUM ficaram dentro da faixa de resultados dos sujeitos individuais. As duas exceções são condições onde apenas os resultados de um ou dois indivíduos foram obtidos pelo ajuste de funções gaussianas.

Observe-se que os resultados do Sujeito SUM foram obtidos usando-se todos os dados experimentais. Para analisar a Figura 25, as mesmas observações já apresentadas para a Figura 24 devem ser levadas em consideração: foram utilizados estímulos com perfil de luminância de funções de Gábor; foram estudadas três frequências espaciais das senóides constitutivas das funções de Gábor utilizadas, 0,4 cp, 2 cpg e 10 cpg, de cima para baixo, respectivamente; foi estudada apenas uma extensão espacial definida pelo desvio padrão das gaussianas constitutivas das funções de Gábor utilizadas, 1 grau para as três séries de dados; a linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0.0796 (Daugman, 1985). Para todas as frequências espaciais, os resultados obtidos com os sujeitos individuais seguiram a mesma tendência dos resultados do Sujeito SUM, tornando válido o uso destes últimos na interpretação e discussão do experimento.



**Figura 25.** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das freqüências espaciais em função do contraste de Michelson. Resultados para o Sujeito SUM (cruzes) e para cada um dos sete sujeitos testados (círculos de cores diferentes, uma para cada sujeito; somente as condições em que foi possível ajustar os dados experimentais tanto para freqüências espaciais quanto para extensão espacial com funções gaussianas são mostrados). Para a

maioria dos casos, 10 das 12 condições, os resultados do Sujeito SUM ficaram dentro da faixa de resultados dos sujeitos individuais. As duas exceções são condições onde apenas os resultados de um ou dois indivíduos foram obtidos pelo ajuste de funções gaussianas. Foram utilizados estímulos com perfil de luminância de funções de Gábor. Foram estudadas três frequências espaciais das senóides constitutivas das funções de Gábor utilizadas: 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg, de cima para baixo, respectivamente. Foi estudada apenas uma extensão espacial definida pelo desvio padrão das gaussianas constitutivas das funções de Gábor utilizadas: 1 grau para as três séries de dados. A linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0.0796 (Daugman, 1985). Para todas as frequências espaciais, os resultados obtidos com os sujeitos individuais seguiram a mesma tendência dos resultados do Sujeito SUM. Assim, as conclusões são aquelas já descritas na legenda da Figura 24 (ver texto para mais detalhes).

## 6 ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS: COMPARAÇÃO ENTRE ESTÍMULOS CROMÁTICOS E ACROMÁTICOS

### 6.1 INTRODUÇÃO

As hipóteses sobre a “divisão de trabalho” entre as vias M e P no processamento da informação visual têm sido geralmente centradas em dois aspectos: i) as vias M e P têm ambas um papel importante na visão acromática (KAPLAN & SHAPLEY, 1986); ii) as vias M e P complementam-se, estendendo a faixa de sensibilidade visual em diversas dimensões acromáticas como a rapidez e sustentação da resposta (GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975), a resposta às frequências temporais (KAPLAN & SHAPLEY, 1986; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1994, 2000, 2007; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; SOLOMON *et al.*, 1999, 2002), a visão de detalhes (DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; LEE *et al.*, 1993b, 1995; CRONER & KAPLAN, 1995), a resposta às frequências espaciais (HICKS *et al.*, 1983; DERRINGTON & LENNIE, 1984; CRONER & KAPLAN, 1995) e a detecção de contrastes espaciais e temporais (HICKS *et al.*, 1983; DERRINGTON & LENNIE, 1984; KAPLAN & SHAPLEY, 1986; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1994, 2000, 2007; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; CRONER & KAPLAN, 1995; SOLOMON *et al.*, 1999, 2002). Assim, em muitos trabalhos realizados por diversos grupos de pesquisa, tem sido explorada a resposta do sistema visual nos extremos das faixas de contraste, frequência espacial, frequência temporal, e assim por diante, na tentativa de isolar as contribuições das vias M e P, utilizando-se estímulos acromáticos (e.g.: SOUZA *et al.*, 2007).

No Capítulo 5, no experimento que avaliou a entropia conjunta para a visão acromática, foi essa estratégia que norteou a escolha das frequências espaciais a serem testadas e também a decisão de investigar desde contrastes espaciais baixos até contrastes



espaciais altos. Entretanto, a ênfase deste trabalho foi identificar que ganho o sistema visual tem quando duas ou mais vias trabalham simultaneamente. Nesta abordagem, mais do que quantificar a extensão dos diversos domínios pela adição de vias diferentes no processamento da informação desses domínios, pretendeu-se verificar o ganho do sistema visual na região do domínio onde as sensibilidades das diversas vias sobrepõe-se.

No Experimento 1 somente a dimensão acromática do sistema visual foi investigada (Capítulo 5). No entanto, a visão humana e de outros primatas é tridimensional no que diz respeito ao processamento da informação sobre a reflectância espectral dos objetos, ou seja, são necessários três parâmetros para especificar um estímulo visual sem ambigüidade. Isso deve-se à existência de três classes cones com espectros de absorção eletromagnética diferentes entre si e cujos *outputs* são processados separadamente nos circuitos neurais subseqüentes à fototransdução. Assim, um estímulo visual pode ser especificado anotando-se as fotoisomerizações que ele provoca em cada classe de cones, ou seja, o quanto ele excita cada uma das três classes de cones; o Espaço de Cores DKL está baseado nesse processo (KRAUSKOPF *et al.*, 1982; DERRINGTON *et al.*, 1984). Outra maneira de especificação do estímulo é pelas intensidades de três cores primárias que são capazes de reproduzi-lo; o Espaço de Cores RGB e o Espaço de Cores CIE1931 são construídos dessa maneira (HUNT, 1987). Outra forma de especificação de um estímulo visual é feita usando-se parâmetros como matiz, saturação ou croma, e brilho ou luminosidade (claridade) ou valor; o Espaço de Cores de Munsell, por exemplo, é especificado dessa maneira através das grandezas matiz, croma e valor (HUNT, 1987).

Assim, o sistema visual representa as cores do meio ambiente num espaço tridimensional onde duas dimensões correspondem ao matiz e à saturação dessas cores (ou outras duas dimensões equivalentes), constituindo um plano equiluminante, onde as cores todas têm o mesmo valor na terceira dimensão. Essa terceira dimensão corresponde ao

brilho (ou outra dimensão equivalente), onde os estímulos que variam apenas ao longo dela têm o mesmo valor de matiz e saturação e são, por conseguinte, acromáticos. O Experimento 1 foi realizado com estímulos desse tipo – variação de luminância seguindo funções de Gábor, porém com matiz e saturação constante (Capítulo 5).

As bases morfofuncionais para a visão de cores repousam na existência de diversas vias retino-genículo-corticais que transmitem aspectos diferentes da informação visual contida no espaço tridimensional mencionado acima. A dimensão acromática é especificada, segundo a maioria dos autores, pela atividade combinada das vias M, P e uma ou mais vias K. As outras duas dimensões, as quais definem a gama de cores visíveis que têm o mesmo brilho, são especificadas na atividade das células P e na atividade de outras classes de células K. A via P transmite informação sobre contraste equiluminante verde-vermelho, a partir de sinais oponentes provenientes dos cones M e L, existindo células P com resposta M-L e outras com resposta L-M (DE VALOIS *et al.*, 1958, 1964, 1966; DE VALOIS, 1960; WIESEL & HUBEL, 1966; GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DE MONASTERIO *et al.*, 1975a, 1975b; DERRINGTON *et al.*, 1984; LEE *et al.*, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 2008, 2011, 2012; MARTIN *et al.*, 2001; DILLER *et al.*, 2004; CROOK *et al.*, 2011). Por outro lado, a via K transmite informação sobre contraste equiluminante azul-amarelo, a partir de sinais oponentes entre os cones S e os outros dois cones, ou seja, existem células K que recebem sinais S-(M+L) e (M+L)-S (DACEY & LEE, 1994; WHITE *et al.*, 1998; SILVEIRA *et al.*, 1999; DACEY & PACKER, 2003; DACEY *et al.*, 2003, 2005; HASHEMI-NEZHAD *et al.*, 2008; TAILBY *et al.*, 2008; CROOK *et al.*, 2009).

Essa hipótese, embora fartamente documentada em resultados experimentais obtidos de registros *in vivo* em primatas não humanos (realizados na retina, no núcleo geniculado lateral e córtex visual primário), e registros *in vitro* realizados na retina isolada

do homem e de outros primatas, há diversos pontos obscuros que necessitam uma abordagem experimental ainda por ser desenvolvida. Dentre esses pontos, existem objeções teóricas sobre a capacidade da via P de sinalizar simultaneamente informação sobre contraste acromático e contraste verde-vermelho (KINGDOM & MULLEN, 1995). Assim, uma das hipóteses alternativas é de que a via P sinalize apenas o contraste verde-vermelho, pelo menos em primatas tricromatas (LEE *et al.*, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 2008, 2011, 2012).

Outro fator complicante, é o achado experimental que as células M também respondem ao contraste verde-vermelho porém com o dobro da frequência de estimulação (LEE *et al.*, 1989c). Essa resposta é originada de subunidades no campo receptivo das células M que recebem *input* oponente de cones M e L. Assim sendo, a via M tem o potencial para contribuir para a detecção de contraste verde-vermelho, embora não possa sinalizar a direção desse contraste (KREMERS, 1999; KREMERS *et al.*, 2004a).

O objetivo do Experimento 2 do presente trabalho foi medir as funções psicométricas para discriminação de espaço e discriminação de frequências espaciais com estímulos definidos com contraste verde-vermelho. Como no primeiro experimento, as funções psicométricas foram usadas para estimar a entropia conjunta para os dois domínios mencionados e verificar se as informações fornecidas por vias paralelas podem ser combinadas nos níveis mais altos do sistema visual humano para tornar mais eficiente o desempenho visual em diferentes tarefas comportamentais que dependem do contraste cromático verde-vermelho.

Como no primeiro experimento, utilizou-se estímulos configurados por funções de Gábor e optou-se por um paradigma de discriminação de extensão espacial, definida como o desvio padrão do envelope gaussiano da função de Gábor, para a medida da entropia no domínio do espaço, e discriminação de frequência espacial da senóide constitutiva da

função de Gábor para a medida da entropia no domínio do espaço. As medidas foram feitas numa faixa de frequências espaciais e contrastes onde existe evidência de que é possível isolar uma única via visual ou, ao contrário, de estimular mais de uma via simultaneamente (SOUZA *et al.*, 2007). Diferentemente do primeiro experimento, as funções de Gábor foram definidas pelo perfil de crominância do estímulo na dimensão verde-vermelha e não pelo perfil de luminância.

Como no Experimento 1 foram estudadas três frequências espaciais e uma extensão espacial, para cada frequência espacial realizando-se dois conjuntos de medidas. No primeiro conjunto de medidas, a entropia no domínio do espaço foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam apenas na sua extensão espacial, ou seja, no desvio padrão do envelope gaussiano. No segundo conjunto de medidas, a entropia no domínio da frequência espacial foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam somente quanto a sua frequência espacial. Além disso, foram usados duas combinações de cores verde-vermelhas como estímulos visuais.

Os pontos experimentais obtidos, representando a proporção de respostas corretas para cada condição de testagem, foram ajustados por funções gaussianas e as entropias para espaço e frequências espaciais foram estimadas pelo desvio padrão dessas funções gaussianas. A entropia conjunta conjunta foi então estimada pela multiplicação da entropia nas frequências espaciais pela raiz quadrada da entropia no espaço, para levar em conta que o estímulo era formado por frequências espaciais unidimensionais e envelopes espaciais bidimensionais (Equação 29).

Os resultados foram usados para verificar o efeito da frequência espacial sobre a entropia conjunta de estímulos verde-vermelhos, observando-se que de uma forma geral ela tende a aumentar com a frequência. Os resultados também foram usados para comparar nos níveis de contraste utilizados a entropia conjunta para estímulos verde-vermelhos com

a entropia conjunta para estímulos acromáticos, esta última obtida no primeiro experimento. Nesse caso, uma entropia mais alta para estímulos verde-vermelhos pode ser interpretada como devido ao processamento de estímulos verde-vermelhos por uma única via visual, como a via P, e uma entropia baixa, abaixo do mínimo teórico, pode ser interpretada como devido ao processamento de estímulos verde-vermelhos por mais de uma via visual. Os resultados obtidos com estímulos verde-vermelhos foram muito semelhantes aos obtidos com estímulos acromáticos, indicando que a precisão simultânea nos dois domínios é obtida de forma semelhante com os dois tipos de estímulos, com as mesmas particularidades nas três frequências espaciais testadas. Os resultados sugerem que pelo menos duas vias visuais diferentes interagem não linearmente nos níveis altos de contraste espacial acromático e nos níveis utilizados de contraste espacial verde-vermelho, nas frequências espaciais baixas e intermediárias, para processar informação com valores de entropia conjunta para espaço e frequência espacial abaixo do mínimo teórico. Esses resultados já foram apresentados em evento científico internacional e um resumo dos mesmos publicado nos anais desse evento (SILVEIRA VA *et al.*, 2012).

Neste segundo experimento foram usados dois tipos de estímulos verde-vermelhos. Num deles, as duas cromaticidades foram definidas ao longo do eixo verde-vermelho do Espaço de Cores DKL. Assim, esses estímulos verde-vermelhos correspondem a cores que são processadas especificamente por vias retino-genículo-corticais que fazem a oposição entre os sinais fornecidos pelos cones M e os cones L (Seção 6.1.1).

No outro tipo de estimulação foram usadas cromaticidades definidas ao longo de um eixo verde-vermelho ligando as regiões verde-vermelhas do Espaço de Cores CIE, onde residem o verde puro e vermelho puro, dessa forma mais relacionadas ao processamento cortical de cores (Seção 6.1.2).

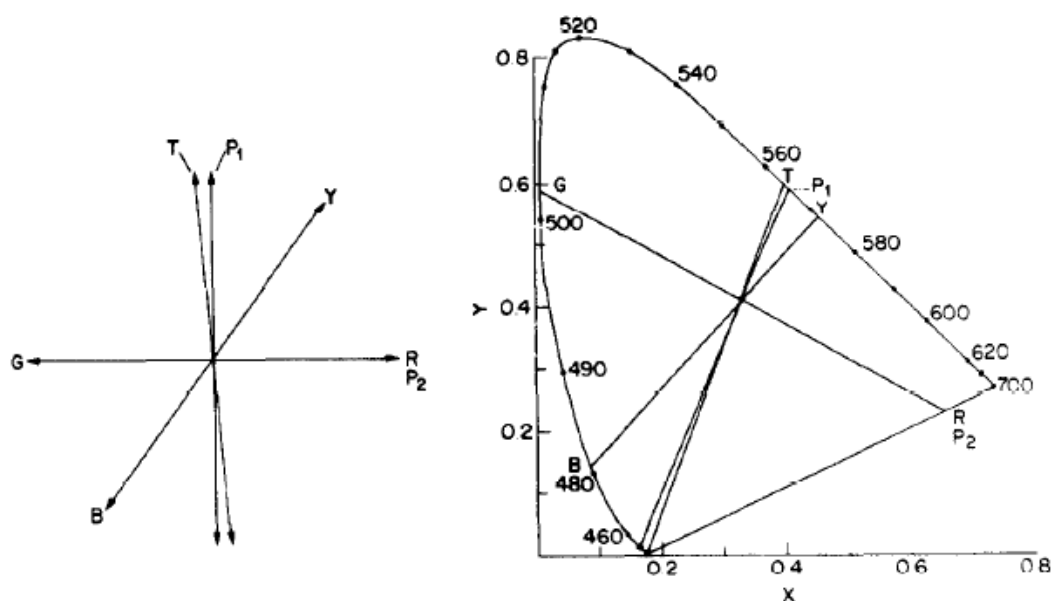
### 6.1.1 Espaço de Cores DKL

Existem várias formas de abordar essa relação entre a atividade neuronal e o comportamento visual. Por exemplo, pode-se usar como referência a distribuição de informação visual no Espaço de Cores DKL, constituído por três eixos cardeais ortogonais (KRAUSKOPF *et al.*, 1982; DERRINGTON *et al.*, 1984). Dois desses eixos são cromáticos e podem ser estudados mantendo-se a luminância constante: um eixo de cores esverdeadas e avermelhadas onde as atividades dos cones M e L se opõem e a atividade dos cones S está equilibrada; um eixo de cores azuladas e amareladas onde a atividade dos cones S e o somatório das atividades dos cones M e L se opõem, mantendo-se essas atividades dos cones M e L balanceadas. O terceiro eixo corresponde a variações de luminância obtida pelo somatório das atividades dos cones M e L, porém mantendo-se as atividades desses cones equilibradas.

O Espaço de Cores DKL originou-se do sistema de coordenadas cartesianas, proposto inicialmente por MacLeod e Boynton (1979) para representar as excitações das três classes de cones produzidas por estímulos visuais de uma forma convenientemente direta sem coordenadas oblíquas, e de tal forma que num plano equiluminante a excitação de cada classe de cone é representada numa escala linear em duas dimensões e na qual a regra do centro de gravidade pode ser aplicada com pesos proporcionais à luminância.

A validade desse tipo de representação recebeu suporte considerável de resultados obtidos em experimentos psicofísicos (KRAUSKOPF *et al.*, 1982), eletrofisiológicos (DERRINGTON *et al.*, 1984) e matemáticos e espectrofotométricos (BUCHSBAUM & GOTTSCHALK, 1983; ZAIDI, 1997; RUDERMAN *et al.*, 1998). Nos experimentos psicofísicos e Krauskopf *et al.* (1982), foi observado que os limiares para detectar mudanças na cor de um estímulo eram elevados pela adaptação prévia a um estímulo cuja cor era modulada senoidalmente no tempo obedecendo especificamente à ortogonalidade

de três eixos cardeais específicos: os limiares para a detecção de mudanças esverdeadas e avermelhadas num branco eram elevados quando a adaptação prévia era feita segundo o eixo cardinal verde-vermelho, mas não segundo o eixo cardinal azul-amarelo ou o eixo de luminância, e assim por diante (Figuras 26-27).



**Figura 26.** Espaço de Cores DKL (KRAUSKOPF *et al.*, 1982). Krauskopf *et al.* (1982) definiram psicofisicamente esse espaço de cores em termos dos eixos cardeais cromáticos P1 e P2, além de um terceiro eixo cardinal onde apenas a luminância varia (não ilustrado) (ver texto para detalhes desse experimento psicofísico). Esses eixos são mostrados em coordenadas cartesianas bidimensionais no gráfico da esquerda e no Espaço de Cores CIE1931 no gráfico da direita. O eixo P1 (cores esverdeadas e avermelhadas) coincidiu dentro do erro experimental com o eixo ligando as cores puras verde e vermelha. O eixo P2 (cores azuladas e amareladas) coincidiu dentro do erro experimental com o eixo de confusão tritanópico. Também está ilustrado na figura o eixo que liga as cores puras azul e amarela, notando-se que ele está bastante distante de P2. Fonte da ilustração: Krauskopf *et al.* (1982).

Nos experimentos eletrofisiológicos de Derrington *et al.* (1984), foram estudadas as respostas dos neurônios talâmicos do NGL à estimulação visual cromática. Esses experimentos basearam-se na premissa de que para qualquer neurônio visual que combinasse linearmente os sinais dos cones, existiria um plano no Espaço de Cores DKL, passando através da origem  $W$  e especificado pelo seu azimute  $\phi$  e elevação  $\theta$ , que conteria

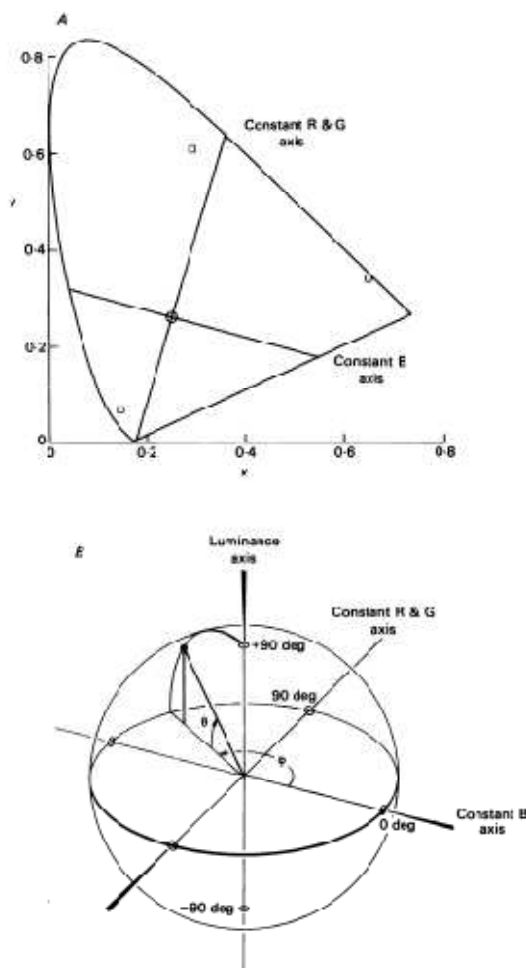
todas as cores que poderiam ser permutadas sem alterar a resposta da célula (Figura 32). Derrington *et al.* (1984) observaram que existiam dois grupos de neurônios nas camadas parvocelulares do NGL (e nas camadas intercaladas, que eles não distinguiram na ocasião) que podiam ser diferenciados pela localização desses planos de nulo. O grupo mais numeroso era composto por células com  $\phi$  em torno de 90 graus e o grupo menos numeroso era composto por células com  $\phi$  em torno de 180 graus. Esses neurônios foram chamados por eles de células R-G e B-(R+G) e correspondem respectivamente aos grupos hoje mais bem caracterizados de células P, situadas nas camadas parvocelulares, e células K, situadas nas camadas koniocelulares ou intercaladas do NGL. Ambos os grupos apresentavam certa dispersão dos valores de  $\theta$ , sugerindo que a oposição entre os *inputs* das três classes de cones não estava sempre bem balanceada na atividade desses neurônios.

O Espaço de Cores DKL também encontra ressonância numa série de considerações matemáticas e medidas experimentais sobre como a reflectância espectral das superfícies dos objetos presentes no meio ambiente pode ser eficientemente codificada na atividade das células do sistema visual (GEGENFURTNER & KIPER, 2003). Os sinais provenientes das três classes de cones, especialmente dos cones M e L, são altamente correlacionados em virtude da grande superposição dos seus espectros de absorção e a eficiência da codificação de reflectância espectral da superfície dos objetos pode ser melhorada pela combinação dos sinais dos cones de tal forma a minimizar essa correlação (GEGENFURTNER & KIPER, 2003).

A análise de componentes principais pode ser usada para calcular quantas e quais dimensões ortogonais precisam ser usadas num espaço de cores para representar eficientemente a reflectância espectral da superfície dos objetos. Esse procedimento foi usado para as funções de absorção dos cones (BUCHSBAUM & GOTTSCHALK, 1983) e



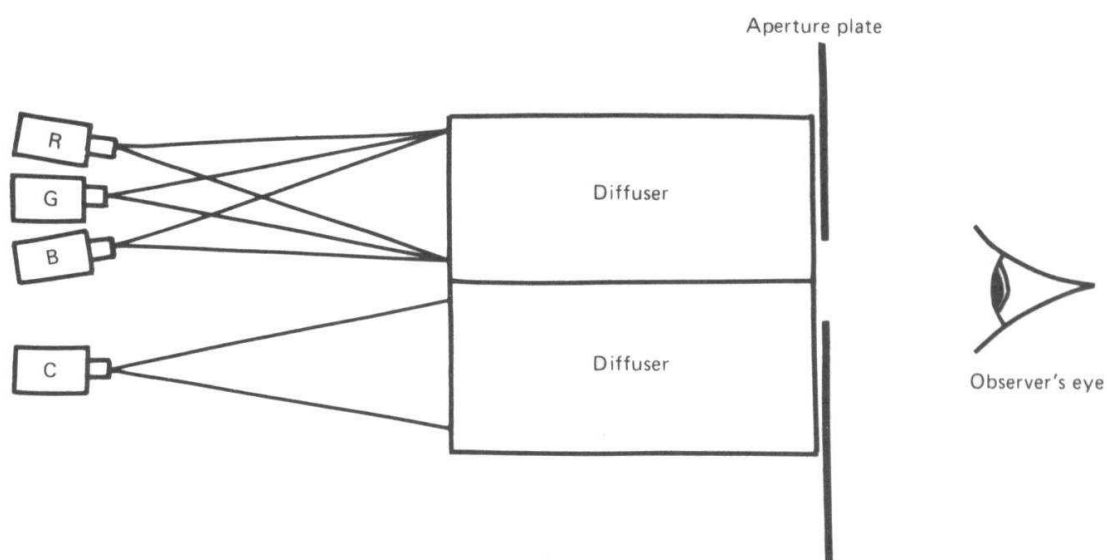
para espectros naturais (ZAIDI, 1997; RUDERMAN *et al.*, 1998), encontrando os mesmos eixos cardiais já descritos psicofisicamente e eletrofisiologicamente.



**Figura 27.** Eixos do Espaço de Cores DKL representados no Espaço de Cores CIE1931 (gráfico superior) e em coordenadas cartesianas (gráfico inferior) (DERRINGTON *et al.*, 1984). Derrington *et al.* (1984) estenderam para eletrofisiologia unitária da resposta de neurônios visuais a aplicabilidade do Espaço de Cores DKL. No Espaço de Cores DKL, dois eixos cromáticos ortogonais, um de cores azuladas e amareladas de constante RG (constante verde-vermelho), outro de cores esverdeadas e avermelhadas de constante B (constante azul) definem um plano equiluminante centrado no ponto W (branco). Quando se move ao longo desse plano, as cores mudam mas o brilho permanece o mesmo. O terceiro eixo é ortogonal aos outros dois, cruza o plano equiluminante em W e representa variações de luminância com RG balanceados. A direção de qualquer linha que passa através do ponto W é especificada por seu azimute (ângulo  $\phi$ ) entre 0 e 360 graus e sua elevação (ângulo  $\theta$ ) entre -90 e +90 graus. O Espaço de Cores DKL é uma esfera com W no seu centro,  $\phi$  e  $\theta$  sendo sua longitude e latitude, respectivamente. Fonte da ilustração: Derrington *et al.* (1984).

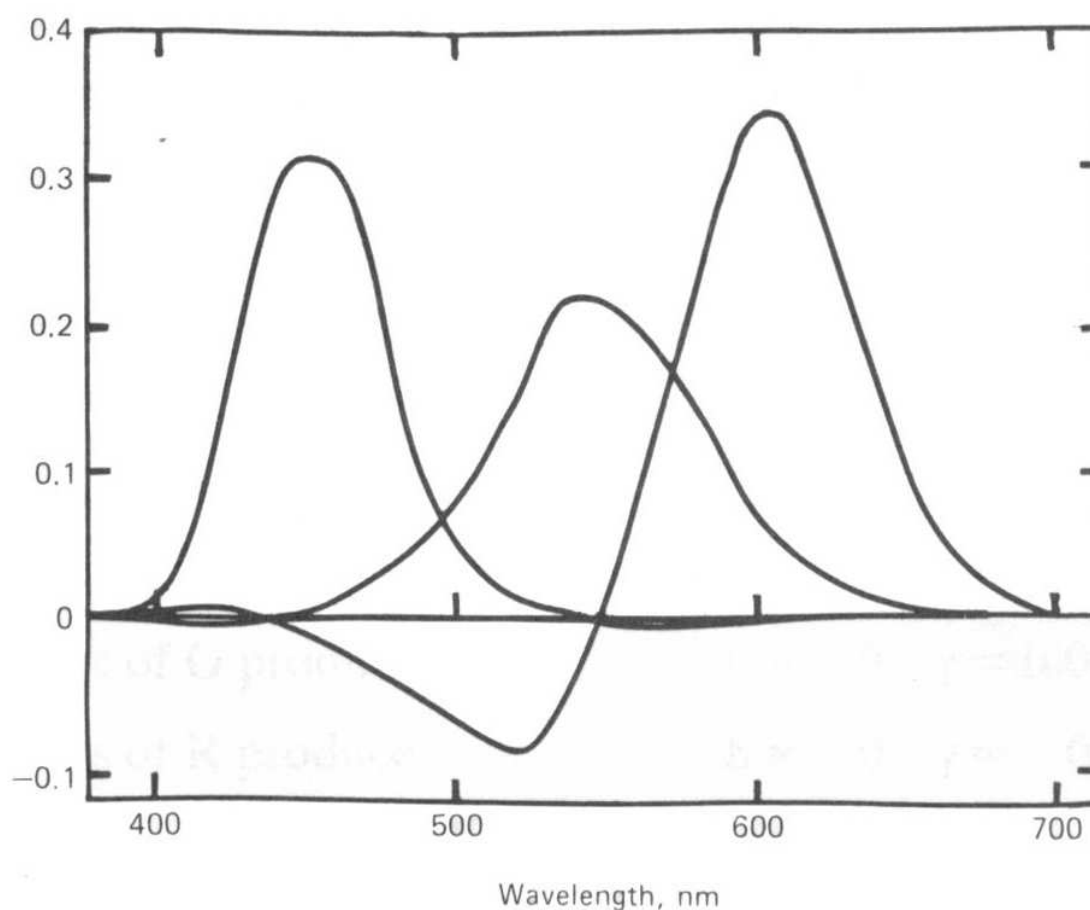
### 6.1.2 Espaço de Cores CIE

O Espaço de Cores criado pela Comissão Internationale de L'Éclairage (CIE) ou Comissão Internacional sobre Iluminação, foi criado visando a definição precisa das cores para uma infinidade de aplicações comerciais, técnicas e científicas (CIE, 1932). Ele é construído a partir do experimento de igualização de cores (HUNT, 1987) (Figura 28). Nesse experimento, é apresentado ao observador um campo circular dividido ao meio, iluminado por fontes diferentes em cada metade. Na metade superior é apresentada uma mistura de três cores chamadas cores primárias, neste caso as cores vermelha, verde e azul. Na metade inferior é apresentada a cor de teste, a qual é variada para cobrir todo o espectro luminoso. O observador ajusta a intensidade relativa das três cores primárias para que o campo superior fique igual ao campo inferior.



**Figura 28.** Diagrama ilustrando o experimento de igualização de cores. Um campo circular dividido ao meio apresentava na metade superior uma mistura de três cores chamadas cores primárias, neste caso as cores vermelha, verde e azul. Na metade inferior apresentava a cor de teste, a qual era variada para cobrir todo o espectro luminoso. O observador ajustava a intensidade relativa das três cores primárias para que o campo superior ficasse igual ao campo inferior. Fonte da ilustração: Hunt (1987).

No experimento que originou o Espaço de Cores CIE1931, um grupo de sujeitos foi testado por John Guild (1932) no National Physical Laboratory (London) e outro grupo de sujeitos foi testado por William David Wright (1928) no Imperial College (London). Nos dois experimentos foram usadas cores primárias diferentes, mas os resultados foram convertidos por transformações lineares para as cores primárias vermelha de 700 nm, verde de 546,1 nm e azul de 435,8 nm.



**Figura 29.** Resultado do experimento de igualização de cores. Foram geradas três funções de igualização de cores, cada uma delas correspondendo à intensidade de uma das cores primárias que foi necessária para compor a mistura de igualização em função do comprimento de onda. As cores primárias para essas três funções foram: R = 700 nm; G = 546,1 nm; B = 435,8 nm. Fonte da ilustração: Hunt (1987).

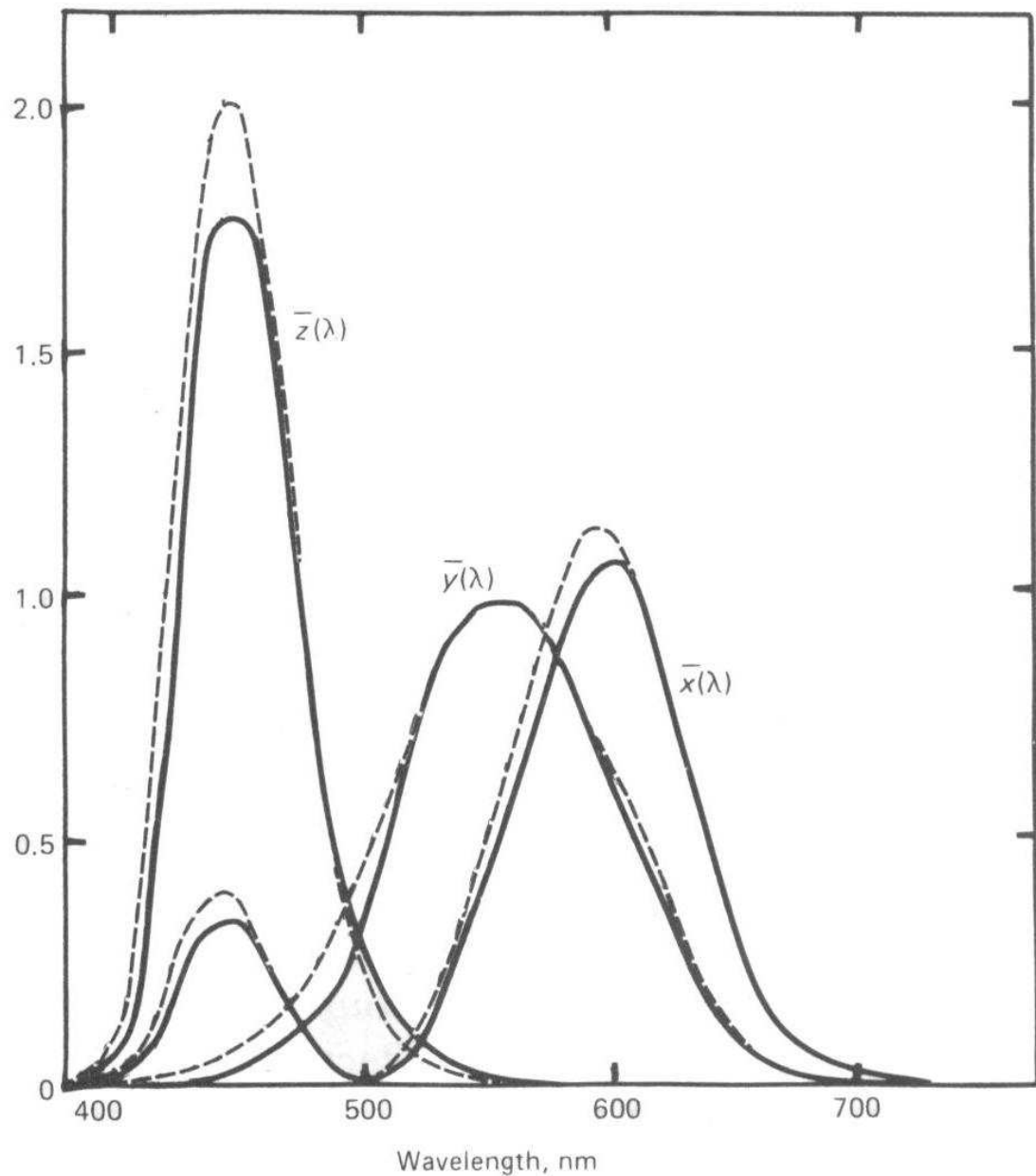
Os resultados desses experimentos foram três funções de igualização de cores, cada uma delas correspondendo à intensidade de uma das cores primárias que foi necessária para compor a mistura de igualização em função do comprimento de onda (Figura 29). Essas Funções de Igualização de Cores RGB,  $r(\lambda)$ ,  $g(\lambda)$  e  $b(\lambda)$ , têm sido usadas para construir um Espaço de Cores RGB e têm grande utilidade numa série de campos de estudo, mas apresentam dificuldades no seu uso rotineiro por terem lóbulos de valores negativos. No experimento isso ocorre quando a primária precisa ser transferida para iluminar a metade inferior do campo visto pelo sujeito por ser a única forma de se conseguir a igualização para aquela cor de teste específica.

Para evitar essa dificuldade, as três funções de igualização de cores que resultaram do experimento,  $r(\lambda)$ ,  $g(\lambda)$  e  $b(\lambda)$  (Figura 29), foram convertidas por transformações lineares nas funções  $x(\lambda)$ ,  $y(\lambda)$  e  $z(\lambda)$ , chamadas de Funções de Igualização de Cores CIE (Figura 30) (HUNT, 1987). Essa conversão, embora trabalhando com primárias imaginárias, tem a vantagem de eliminar os lóbulos negativos das funções de igualização de cores:

$$\begin{aligned}x(\lambda) &= 0,49 \cdot r(\lambda) + 0,31 \cdot g(\lambda) + 0,2 \cdot b(\lambda) \\y(\lambda) &= 0,17697 \cdot r(\lambda) + 0,81240 \cdot g(\lambda) + 0,01063 \cdot b(\lambda) \\z(\lambda) &= 0,00 \cdot r(\lambda) + 0,01 \cdot g(\lambda) + 0,99 \cdot b(\lambda)\end{aligned}\tag{30}$$

Dois séries de funções são apresentadas na Figura 30. A primeira série representa o Observador Colorimétrico Padrão CIE1931, e foi fruto dos experimentos de igualização de cores realizados com estímulos cobrindo os 2 graus centrais do campo visual ( $x(\lambda)$ ,  $y(\lambda)$  e  $z(\lambda)$ : linhas contínuas). A segunda série, feita décadas depois, representa o Observador Colorimétrico Padrão Suplementar CIE1964, e foi fruto de experimentos realizados com estímulos cobrindo os 10 graus centrais do campo visual ( $x_{10}(\lambda)$ ,  $y_{10}(\lambda)$  e  $z_{10}(\lambda)$ : linhas

tracejadas). Essa segunda série de funções são úteis para estudos que usam estímulos cobrindo áreas maiores do campo visual.



**Figura 30.** Funções de igualização de cores. As três funções de igualização de cores que resultaram do experimento ilustrado nas Figuras 28-29,  $r(\lambda)$ ,  $g(\lambda)$  e  $b(\lambda)$ , foram convertidas por transformações lineares nas funções  $x(\lambda)$ ,  $y(\lambda)$  e  $z(\lambda)$ . Essa conversão, embora trabalhando com primárias imaginárias, tem a vantagem de eliminar os lobos negativos das funções de igualização de cores. Duas séries de funções são apresentadas na figura, uma que representa o Observador Colorimétrico Padrão CIE1931, fruto dos experimentos realizados com estímulos cobrindo os 2 graus centrais do campo visual ( $x(\lambda)$ ,  $y(\lambda)$  e  $z(\lambda)$ ): linhas contínuas), e outra que representa o Observador Colorimétrico Padrão Suplementar CIE1964, fruto dos experimentos realizados com estímulos cobrindo os 10 graus centrais do campo visual ( $x_{10}(\lambda)$ ,  $y_{10}(\lambda)$  e  $z_{10}(\lambda)$ ): linhas tracejadas). Fonte da ilustração: Hunt (1987).

As funções de igualização de cores são usadas para calcular os chamados valores triestímulos para cada estímulo visual. Isso é obtido pela convolução da função de emissão espectral de uma fonte luminosa ou função de refletância espectral de uma superfície com cada uma das funções de igualização de cores (HUNT, 1987). As áreas das funções resultantes resultam em três valores que representam a quantidade de cada primária a ser usada para igualizar a cor da fonte ou da superfície em estudo. Usando-se as Funções de Igualização de Cores RGB, obtém-se os valores triestímulos R, G e B, os quais podem ser convertidos nos valores triestímulos X, Y e Z pelas relações (HUNT, 1987):

$$X = 0,49 \cdot R + 0,31 \cdot G + 0,2 \cdot B$$

$$Y = 0,17697 \cdot R + 0,81240 \cdot G + 0,01063 \cdot B$$

$$Z = 0,00 \cdot R + 0,01 \cdot G + 0,99 \cdot B$$

(31)

Alternativamente, os valores triestímulos X, Y e Z podem ser obtidos diretamente pela convolução dos espectros do estímulo com as Funções de Igualização de Cores CIE.

O Espaço de Cores CIE1931 (Figura 31) é construído a partir das chamadas coordenadas de cromaticidade x, y e z, as quais derivam dos valores triestímulos X, Y e Z pelas relações:

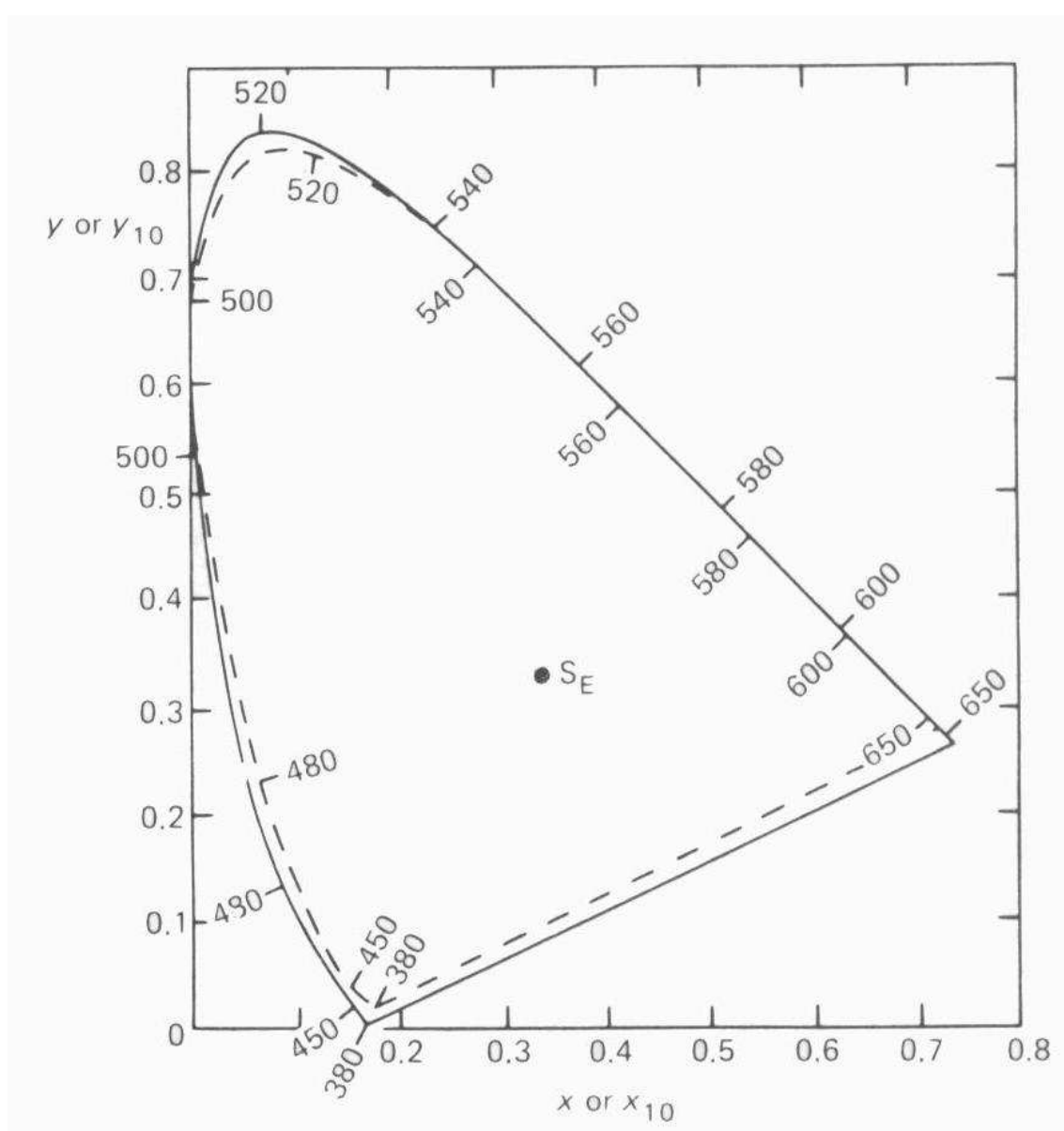
$$x = \frac{X}{(X + Y + Z)}$$

$$y = \frac{Y}{(X + Y + Z)}$$

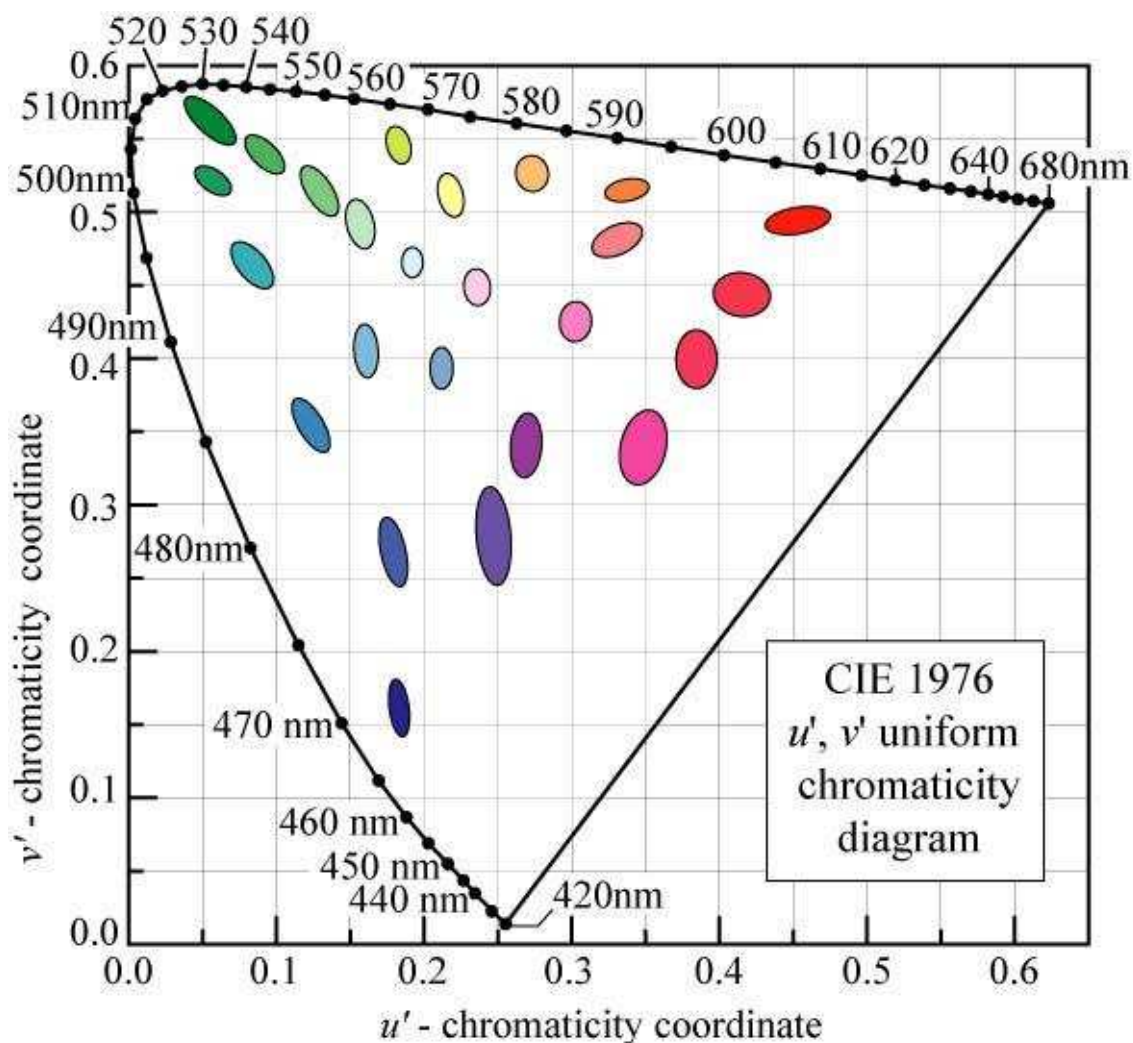
$$z = \frac{Z}{(X + Y + Z)}$$

(32)

Um conjunto semelhante de relações pode ser derivado para o Espaço de Cores CIE1964, utilizado para caracterização de estímulos extensos. Na Figura 31 são comparados o Espaço de Cores CIE1931 (linhas contínuas), obtido com estímulos cobrindo os 2 graus centrais do campo visual, e o Espaço de Cores CIE1964, obtido com estímulos cobrindo 10 graus centrais do campo visual.



**Figura 31.** Espaço de Cores CIE1931. Na figura, o Espaço de Cores CIE1931 (linhas contínuas), obtido com estímulos cobrindo os 2 graus centrais do campo visual, é comparado com o Espaço de Cores CIE1964, obtido com estímulos cobrindo 10 graus centrais do campo visual. Fonte da ilustração: Hunt (1987).



**Figura 32.** Espaço de Cores CIE1976. Esse espaço é obtido por transformações lineares das dimensões usadas no Espaço de Cores CIE1931,  $x$  e  $y$ , em duas novas dimensões,  $u'$  e  $v'$ . Essas transformações geram um novo espaço no qual as regiões que definem as cores não discrimináveis são mais uniformes em área – as chamadas elipses de MacAdam (na figura, linearmente ampliada em dez vezes para melhor visualização). Fonte da ilustração: Schubert (2006).

O Espaço de Cores CIE1931 e o Espaço de Cores CIE1964 são usados para diversas formas de especificação de estímulos, visualização de dados, e outras aplicações (HUNT, 1987). Entretanto, nas suas projeções para os planos  $xy$  ou  $x_{10}y_{10}$ , ocorre uma anamorfose significativa, a qual pode prejudicar a visualização de determinados resultados



experimentais ou especificação de estímulos para certos experimentos. Por exemplo, quando são colocadas nesse diagrama as chamadas Elipses de Discriminação de Cores de MacAdam (MACADAM, 1942), as quais delimitam regiões onde as cores não são diferenciadas, essas elipses têm áreas muito diferentes dependendo da região do espaço de cores que está sendo estudada, diferença essa que não corresponde a diferenças perceptuais, mas se origina da distorção da projeção bidimensional desse espaço.

Assim, foi criado um espaço mais uniforme, com melhor correlação perceptual, chamado Espaço de Cores CIE1976, o qual foi obtido por transformações lineares do Espaço de Cores CIE1931:

$$u' = \frac{4x}{(-2x + 12y + 3)}$$

$$v' = \frac{9y}{(-2x + 12y + 3)}$$
(33)

O Espaço de Cores CIE1976 está ilustrado na Figura 32, com uma série de Elipses de MacAdam delimitadas no plano  $u'v'$  (observar que essas elipses foram ampliadas linearmente dez vezes para facilitar sua visualização).

## 6.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 6.2.1 Sujeitos

Foram testados 6 sujeitos adultos com idade entre 20 e 35 anos, todos participantes do primeiro experimento. Isso permitiu a comparação direta dos resultados dos dois experimentos, por contarem com os mesmos sujeito. Como já mencionado, os sujeitos não tinham história de doenças infecciosas, tóxicas, traumáticas, degenerativas e congênitas

que pudessem comprometer o desempenho do seu sistema visual. Os aspectos éticos e os procedimentos iniciais de avaliação do sistema visual dos sujeitos já foram descritos no Capítulo 5.

### 6.2.2 Equipamento

O *software* usado neste segundo experimento para testar a discriminação de extensão espacial e frequência espacial com estímulos cromáticos foi o mesmo usado no primeiro experimento. Em resumo, ele foi desenvolvido em linguagem de programação Pascal, ambiente de desenvolvimento Delphi 7 Enterprise (Borland) para uso em plataformas IBM-PC. O *hardware* também foi o mesmo, consistindo de plataforma Dell Precision Workstation 390 e acessórios (Dell). O *software* controlava um gerador de estímulo VSG Visage (Cambridge Research Systems). Os estímulos foram exibidos num monitor colorido CRT Mitsubishi Diamond Pro 2070SB de 20", resolução espacial de 800 x 600 pixels e resolução temporal de 120 Hz (Mitsubishi). A luminância e a cromaticidade foram medidas com um colorímetro ColorCal (Cambridge Research System) e software vsgDesktop (Cambridge Research System).

Nos experimentos cromáticos, a luminância média foi mantida em 15 cd/m<sup>2</sup>, e foram usados dois tipos de estímulos formados por cores verde-vermelhos. Os estímulos de um tipo foram formados por duas cromaticidades definidas no eixo M-L do Espaço de Cores DKL (CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ ). Os estímulos do outro tipo foram formados por duas cromaticidades definidas ao longo de um eixo horizontal verde-vermelho definido no Espaço de Cores CIE1976 (verde,  $u'=0,150$ ,  $v'=0,480$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,480$ ).

### 6.2.3 Procedimentos

Os sujeitos foram testados binocularmente e, quando necessário, lentes corretivas apropriadas foram usadas para compensar os erros dióptricos constitucionais. Os estímulos consistiram de redes senoidais horizontais, estacionárias, verde-vermelhas, envolvidas em funções gaussianas circulares bidimensionais. Funções desse tipo são chamadas funções de Gábor (Equação 26). Neste experimento, as duas variáveis que foram alteradas de uma condição para outra foram seja a frequência espacial da senóide, seja o desvio padrão da gaussiana. Os estímulos foram exibidos num campo de  $10,8^\circ \times 8,3^\circ$ , definida na tela do monitor, colocada a 1 m do indivíduo e embebidos num contorno de mesma luminância média e cromaticidade média.

A seqüência do Experimento 2 foi a mesma utilizada para o Experimento 1 (Figura 16). A tarefa do sujeito foi de escolha forçada de dois intervalos e a seqüência de apresentação dos estímulos usou o método dos estímulos constantes (KINGDOM & PRINS, 2010). Foram apresentados um estímulo de referência e um estímulo de teste ao sujeito, intercalados com telas uniformes de mesma luminância média e cromaticidade média, cada apresentação durando 1 s, e o sujeito respondia se os estímulos eram iguais ou diferentes. O primeiro estímulo apresentado foi o estímulo de referência, o qual sempre tinha o mesmo desvio padrão do envelope gaussiano (1 grau) e a mesma frequência espacial da senóide (0,4, 2 ou 10 cpg). Em seguida, uma tela uniforme de mesma luminância média e mesma cromaticidade média que o estímulo de referência foi apresentada para mascarar o estímulo anterior. Em seguida, foi apresentado o estímulo de teste, o qual era semelhante ao estímulo de referência diferindo apenas quanto ao desvio padrão, quando o sujeito precisava discriminar diferença de extensão espacial, ou quanto à frequência espacial, quando o sujeito tinha que discriminar diferença de frequência espacial. Após a apresentação do estímulo de teste, este foi substituído por outra tela uniforme, semelhante à primeira, e o sujeito foi forçado a responder se os estímulos eram

iguais, pressionando um botão preto, ou diferentes, pressionando um botão vermelho, ambos disponíveis numa caixa de controle CB6 (Cambridge Research System). O experimento prosseguiu mudando-se o estímulo de teste até um total de 300 tentativas e até que cada estímulo de teste fosse apresentado pelo menos 10 vezes. As respostas do sujeito foram armazenadas como corretas ou incorretas para posterior análise.

Como já mencionado, o conjunto completo do Experimento 2 compreendeu doze condições de testagem: dois tipos de estímulos verde-vermelhos vezes três frequências espaciais diferentes vezes duas medidas diferentes (frequência espacial e extensão espacial). Os testes foram realizadas no nível mais alto de contraste permitido pelo gamut do monitor, 17% de contraste para todos os estímulos verde-vermelhos utilizados. O contraste foi calculado como contraste agrupado de cones: os contrastes para os cones S, M e L para cada cromaticidade componente da rede verde-vermelha foram estimados usando as equações fundamentais para cones de Smith e Pokorny (1975) e o contraste agrupado de cones foi calculado a partir desses valores individuais de contraste usando o procedimento de Brainard (1996).

Para esse cálculo, foram usados os valores de Judd modificados ( $x'$ ,  $y'$ ,  $z'$ ) (VOS, 1978) para obter valores triestímulos e os espectros de absorção de cones de Smith e Pokorny (1975) para calcular o contraste dos cones. O contraste dos cones foi expresso como uma única medida, calculando-se o seu valor agregado de acordo com a seguinte equação:

$$C = \sqrt{\frac{C_L^2 + C_M^2 + C_S^2}{3}}$$

(34)

Onde  $C$  é o contraste agregado dos cones e  $C_L$ ,  $C_M$  e  $C_S$  são os contrastes para os cones L, M e S, respectivamente. O uso do contraste agregado dos cones está relacionado ao primeiro estágio da visão de cores, leva em conta a absorção de fótons em função do comprimento de onda e apresenta diversas vantagens para especificar estímulos cromáticos de uma maneira que possa ser comparável entre situações experimentais diversas (COLE & HINE, 1992; BARBONI *et al.*, 2013).

#### 6.2.4 Estimativa de entropia

Os dados experimentais, representando a proporção de respostas corretas para cada condição testada, foram ajustados por funções gaussianas e as entropias para o domínio do espaço ou para o domínio das frequências espaciais foram estimadas tomando-se os desvios padrões dessas funções gaussianas. A entropia conjunta foi então estimada multiplicando-se a raiz quadrada da entropia para espaço pela entropia para frequências espaciais – uma vez que a primeira representava uma medida bidimensional e a segunda uma medida unidimensional (Equação 29).

Os resultados foram então analisados para verificar como a entropia conjunta era afetada pelo contraste espacial do estímulo, seja contraste verde-vermelho definido no Espaço de Cores DKL, seja contraste verde-vermelho definido no Espaço de Cores CIE1976, seja contraste acromático. Em particular, foi analisado com atenção se a entropia conjunta permanecia igual ou maior que o mínimo teórico,  $1/4\pi$  ou 0,0796 (Equação 25) (DAUGMAN, 1985).

Os ajustes de funções aos dados experimentais, os cálculos de médias e erros padrões foram feitos utilizando-se o software Excel 2007 do Microsoft Office 2007 (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, EUA). A análise estatística foi feita utilizando o software GraphPad Prism 5.03 for Windows (GraphPad Software, San Diego,

California, EUA). Ela foi realizada sobre os valores de entropia conjunta dos sujeitos testados e compreendeu o teste *One-way ANOVA* para identificar se havia ou não diferença significativa na amostra seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey como pós-teste para identificar em que comparação os grupos diferiam.

### 6.3 RESULTADOS

Doze funções psicométricas foram obtidas para cada um dos 6 sujeitos testados, seis para cada configuração de cores verde-vermelhas de estímulos visuais (abreviadamente chamadas daqui para frente DKL e CIE1976; ver Seção 6.2.2 para ver como esses estímulos foram definidos). Além disso, doze outras funções psicométricas foram obtidas a partir da média dos resultados obtidos dos 6 sujeitos, constituindo os resultados para o “sujeito médio” ou Sujeito SUM.

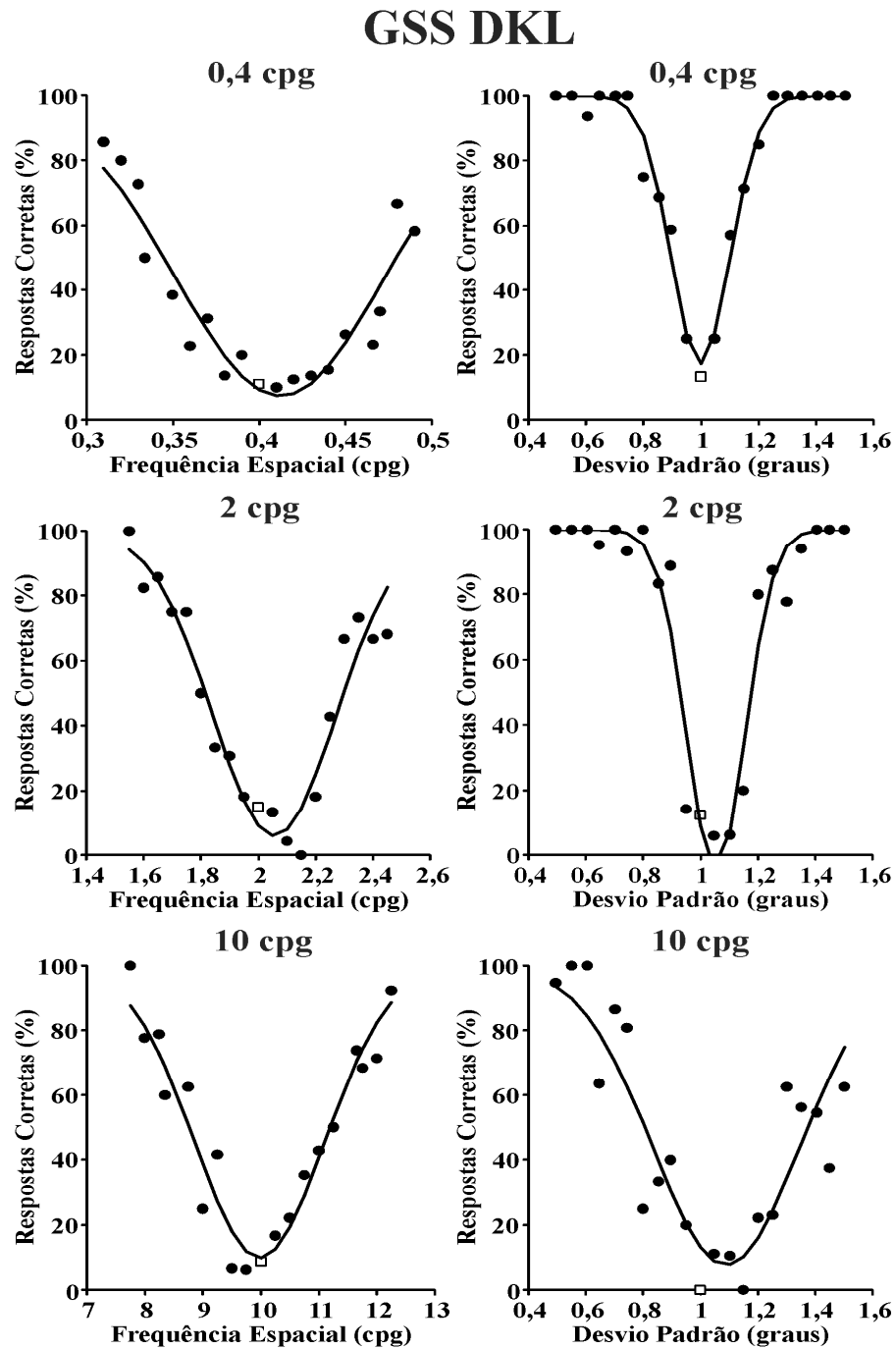
As Figuras 33-34 mostram as funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de estímulos cromáticos verde-vermelhos diferindo seja em frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura), seja em extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura). Na Figura 33 são apresentados os resultados referentes aos estímulos DKL, enquanto na Figura 34 são apresentados os resultados referentes aos estímulos CIE1976, com os seguintes estímulos de referência: senóide com frequência espacial de 0,4 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis superiores em cada figura); senóide com frequência espacial de 2 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis intermediários em cada figura); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis inferiores em cada figura).

Nas Figuras 33-34, os pontos experimentais representam valores percentuais de respostas corretas (círculos cheios) e incorretas (quadrados vazios) do Sujeito GSS para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, este último diferindo

do primeiro seja em frequência espacial, seja em extensão espacial. As curvas são ajustes de funções gaussianas aos pontos experimentais através do método dos mínimos quadrados (Equação 28). Os desvios padrões dessas funções gaussianas ajustadas aos dados experimentais foram tomados como medidas de entropia para cada condição de estimulação visual, seja entropia para o domínio das frequências espaciais, seja entropia para o domínio do espaço, para estímulos DKL (Figura 33) ou estímulos CIE1976 (Figura 34). Finalmente, dispondo-se das entropias para os dois domínios, a entropia conjunta ( $J$ ) foi estimada utilizando-se a Equação 29.

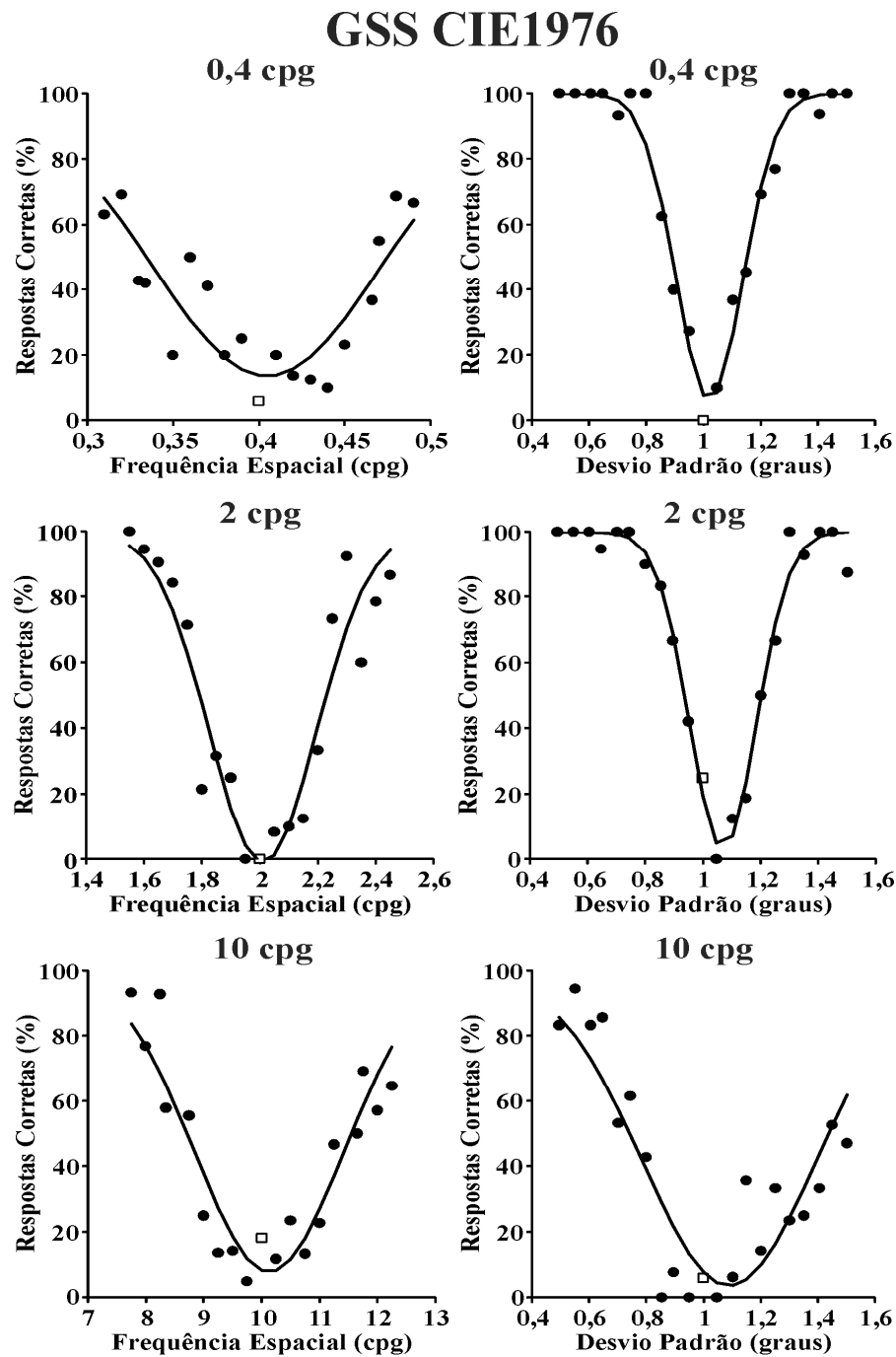
Funções psicométricas semelhantes foram obtidas dos 6 sujeitos testados. Os resultados numéricos para os valores de entropia obtidos dos seis sujeitos, incluindo médias e erros padrões são apresentados nas Tabelas 5-8. Nessas tabelas são apresentados também os resultados obtidos com os mesmos sujeitos usando-se estímulos acromáticos, obtidos no primeiro experimento (Capítulo 5), permitindo a comparação entre resultados com estímulos acromáticos e verde-vermelhos.

As Figuras 35-36 mostram as funções psicométricas médias correspondentes ao Sujeito SUM para discriminação de frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura) e discriminação de extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura), usando-se estímulos verde-vermelhos DKL (Figura 35) e CIE1976 (Figura 36). Essas funções foram obtidas com os mesmos estímulos de referência já mencionados: senóide com frequência espacial de 0,4 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis superiores em cada figura); senóide com frequência espacial de 2 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis do meio em cada figura); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis inferiores em cada figura).

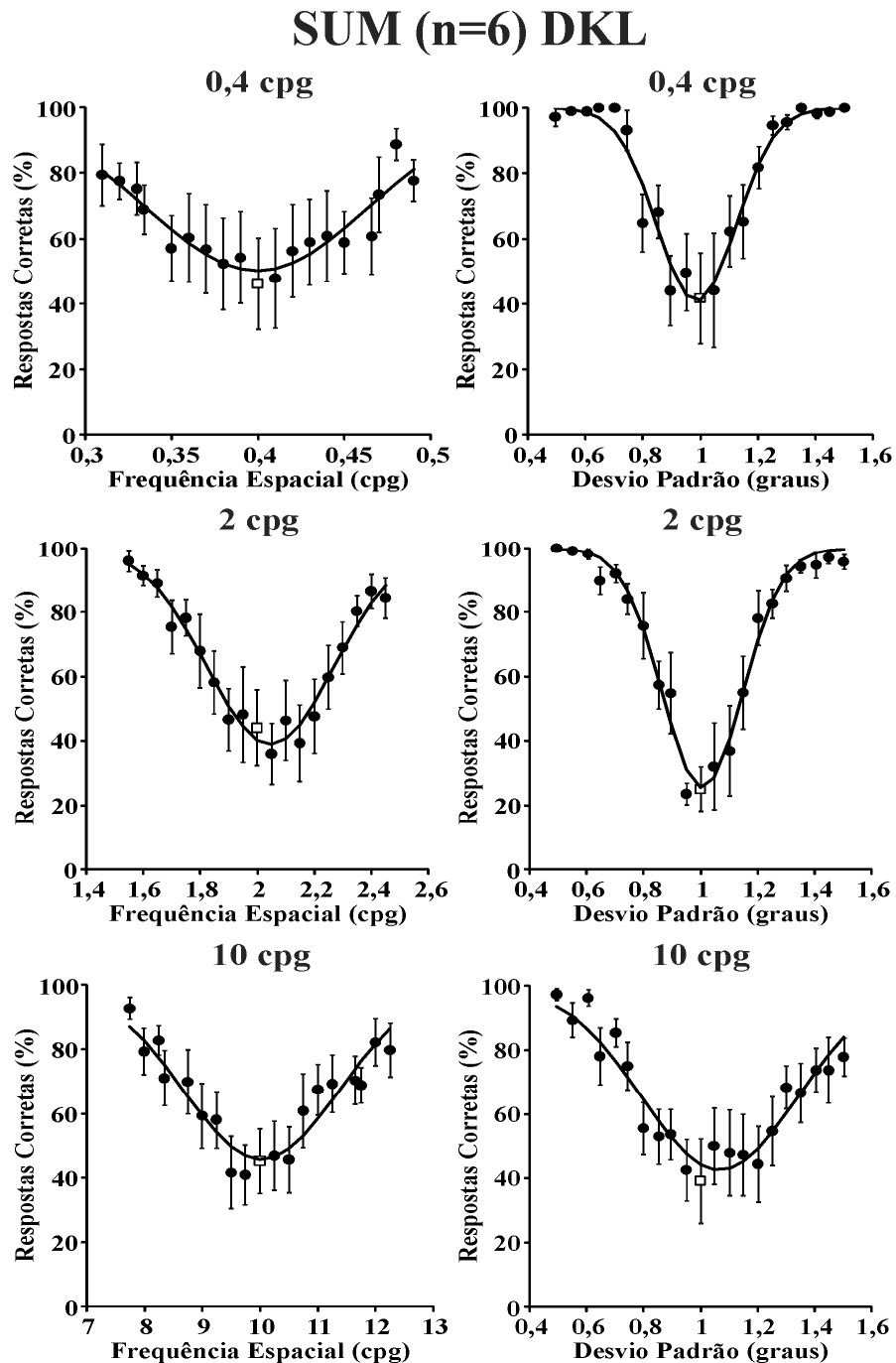


**Figura 33.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL e modelados por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.

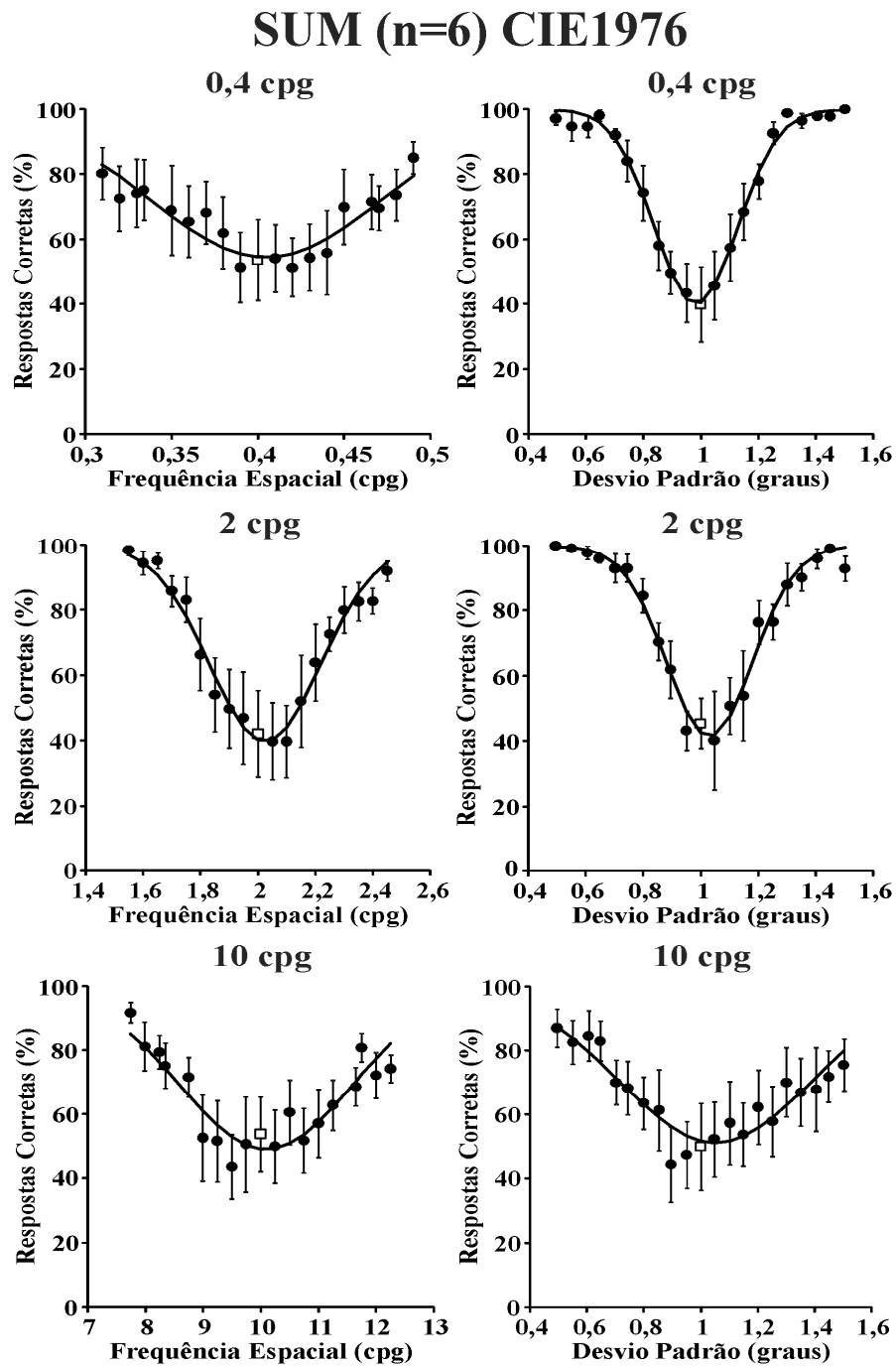




**Figura 34.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 e modelados por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.



**Figure 35.** Funções psicométricas para o Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 6$ ) para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL e modelados por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.



**Figure 36.** Funções psicométricas para o Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 6$ ) para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 e modelados por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.

**Tabela 5.** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e dados o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 0,4 cpg. A tabela apresenta resultados com três tipos de estímulos: verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 e acromáticos. O contraste agregado de cones é indicado entre parênteses para cada caso.

Sujeitos (n = 6)	Condições do Teste (0,4 cpg)		
	DKL (17%)	CIE (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,3208	S = 0,4148	S = 0,2864
	F = 0,3921	F = 0,0828	F = 0,0727
	J = 0,1258	J = 0,0343	J = 0,0208
GSS	S = 0,3189	S = 0,3411	S = 0,3157
	F = 0,0605	F = 0,0670	F = 0,0424
	J = 0,0193	J = 0,0229	J = 0,0134
IFA	S = 0,1335	S = 0,3005	S = 0,3267
	F = 0,0379	F = 0,0301	F = 0,0394
	J = 0,0051	J = 0,0090	J = 0,0129
RLB	S = 0,4024	S = 0,4118	S = 0,4399
	F = 0,6857	F = 0,0485	F = 0,0531
	J = 0,2759	J = 0,0200	J = 0,0234
TSC	S = 0,3536	S = 0,3895	S = 0,3797
	F = 0,0721	F = 0,0847	F = 0,0712
	J = 0,0255	J = 0,0330	J = 0,0271
VAS	S = 0,3914	S = 0,3660	S = 0,4121
	F = 0,0574	F = 0,0648	F = 0,0564
	J = 0,0225	J = 0,0237	J = 0,0232
Média	S = 0,3201	S = 0,3706	S = 0,3601
	F = 0,2176	F = 0,0630	F = 0,0559
	J = 0,0790	J = 0,0238	J = 0,0201
EP	S = 0,0399	S = 0,0181	S = 0,0245
	F = 0,1085	F = 0,0085	F = 0,0057
	J = 0,0432	J = 0,0038	J = 0,0024
SUM	S = 0,3710	S = 0,3798	S = 0,3831
	F = 0,0650	F = 0,0673	F = 0,0571
	J = 0,0241	J = 0,0256	J = 0,0219

**Tabela 6.** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e dados o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 2 cpg. A tabela apresenta resultados com três tipos de estímulos: verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 e acromáticos. O contraste agregado de cones é indicado entre parênteses para cada caso.

Sujeitos (n = 6)	Condições do Teste (2 cpg)		
	DKL (17%)	CIE (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,3809	S = 0,4830	S = 0,3362
	F = 0,2101	F = 0,1725	F = 0,1494
	J = 0,0800	J = 0,0833	J = 0,0502
GSS	S = 0,3179	S = 0,3399	S = 0,3003
	F = 0,2140	F = 0,1839	F = 0,1169
	J = 0,0680	J = 0,0625	J = 0,0351
IFA	S = 0,2939	S = 0,1740	S = 0,3152
	F = 0,1031	F = 0,0857	F = 0,0857
	J = 0,0303	J = 0,0149	J = 0,0270
RLB	S = 0,4343	S = 0,4205	S = 0,3512
	F = 0,2399	F = 0,2492	F = 0,1068
	J = 0,1042	J = 0,1048	J = 0,0375
TSC	S = 0,3629	S = 0,3899	S = 0,3878
	F = 0,2074	F = 0,2276	F = 0,2023
	J = 0,0753	J = 0,0887	J = 0,0784
VAS	S = 0,4106	S = 0,3535	S = 0,4735
	F = 0,2728	F = 0,1974	F = 0,1992
	J = 0,1120	J = 0,0698	J = 0,0943
Média	S = 0,3668	S = 0,3601	S = 0,3607
	F = 0,2079	F = 0,1860	F = 0,1434
	J = 0,0783	J = 0,0707	J = 0,0538
EP	S=0,0219	S=0,0427	S=0,0257
	F=0,0233	F=0,0232	F=0,0200
	J=0,0119	J=0,0127	J=0,0109
SUM	S = 0,3758	S = 0,3879	S = 0,3888
	F = 0,2290	F = 0,1943	F = 0,1764
	J = 0,0860	J = 0,0754	J = 0,0686

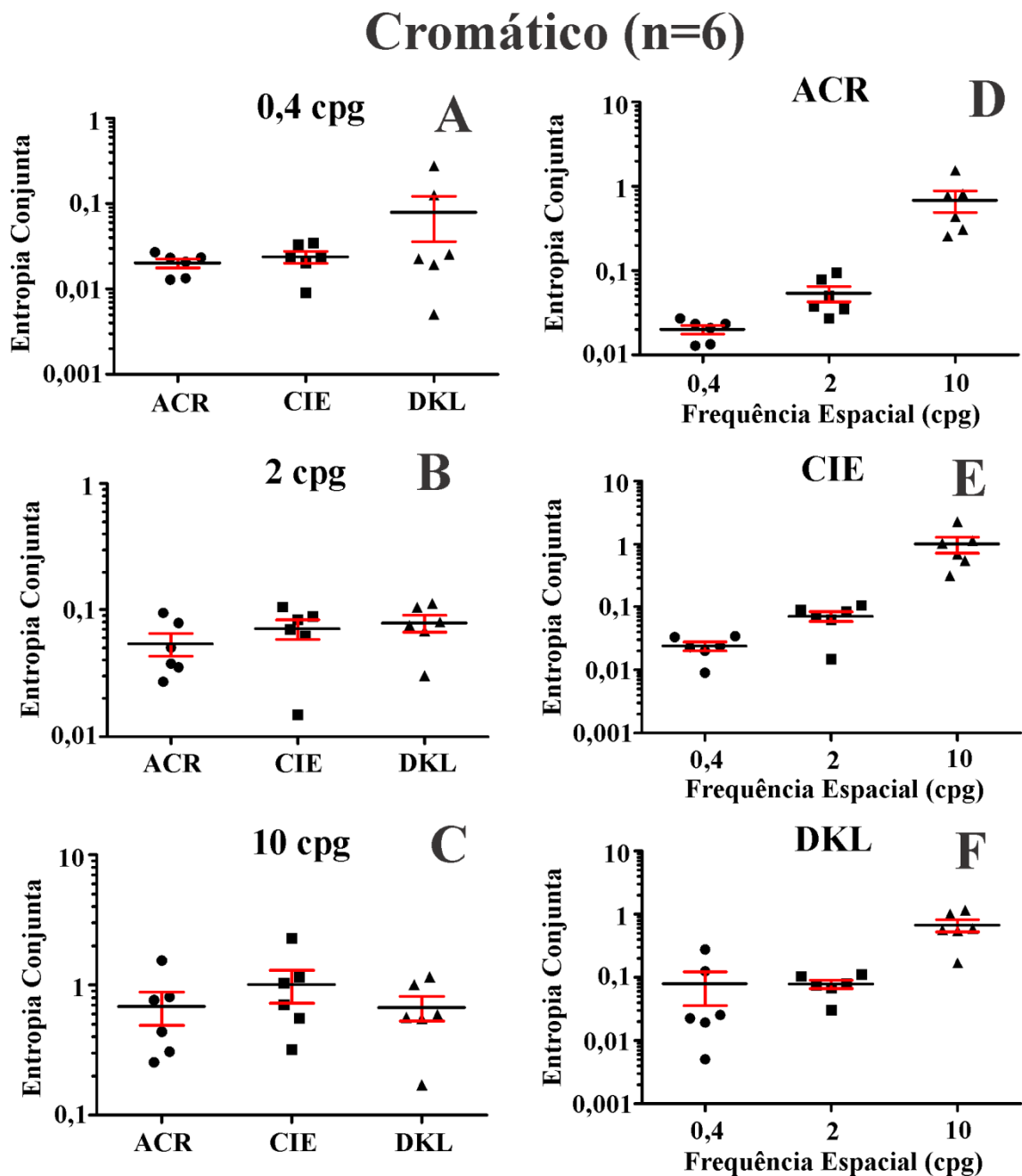
**Tabela 7.** Resultados para os 6 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e dados o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 10 cpg. A tabela apresenta resultados com três tipos de estímulos: verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976 e acromáticos. O contraste agregado de cones é indicado entre parênteses para cada caso.

Sujeitos (n = 6)	Condições do Teste (10 cpg)		
	DKL (17%)	CIE (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,6171	S = 0,9961	S = 0,5237
	F = 1,6272	F = 2,2938	F = 2,9417
	J = 1,0042	J = 2,2848	J = 1,5407
GSS	S = 0,5061	S = 0,5506	S = 0,3825
	F = 1,1140	F = 1,2765	F = 1,1455
	J = 0,5638	J = 0,7028	J = 0,4381
IFA	S = 0,3625	S = 0,2956	S = 0,3894
	F = 0,4711	F = 1,0825	F = 0,6533
	J = 0,1708	J = 0,3199	J = 0,2544
RLB	S = 0,4646	S = 0,5551	S = 0,3450
	F = 1,1916	F = 1,8673	F = 0,8908
	J = 0,5536	J = 1,0366	J = 0,3073
TSC	S = 0,6681	S = 0,7657	S = 0,4930
	F = 1,7259	F = 1,5110	F = 1,6421
	J = 1,1530	J = 1,1570	J = 0,8095
VAS	S = 0,4628	S = 0,4519	S = 0,4946
	F = 1,2811	F = 1,2268	F = 1,5500
	J = 0,5929	J = 0,5544	J = 0,7666
Média	S = 0,5136	S = 0,6025	S = 0,4380
	F = 1,2352	F = 1,5430	F = 1,4706
	J = 0,6731	J = 1,0093	J = 0,6861
EP	S = 0,0456	S = 0,1006	S = 0,0304
	F = 0,1823	F = 0,1873	F = 0,3322
	J = 0,1443	J = 0,2843	J = 0,1952
SUM	S = 0,5384	S = 0,5939	S = 0,4794
	F = 1,4072	F = 1,4570	F = 1,6046
	J = 0,7576	J = 0,8653	J = 0,7692

**Tabela 8.** Resultados estimados para um “sujeito médio” (Sujeito SUM), a partir dos dados experimentais dos 6 sujeitos testados, para entropia no domínio das frequências espaciais (F) e no domínio do espaço (S). A partir de F e S foi calculada a entropia conjunta (J) usando-se a Equação 29. Observe-se que em algumas condições de estimulação visual, a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para funções de Gábor processadas em sistemas lineares, 0,0796 (indicadas em vermelho). O contraste agregado de cones é indicado entre parênteses em cada caso.

Frequência Espacial (ciclos por grau)	Condições do Teste		
	Verde-Vermelho DKL (17%)	Verde-Vermelho CIE1976 (17%)	Acromático (100%)
0,4	S = 0,3710	S = 0,3798	S = 0,3831
	F = 0,0650	F = 0,0673	F = 0,0571
	<b>J = 0,0241</b>	<b>J = 0,0256</b>	<b>J = 0,0219</b>
2	S = 0,3758	S = 0,3879	S = 0,3888
	F = 0,2290	F = 0,1943	F = 0,1764
	<b>J = 0,0860</b>	<b>J = 0,0754</b>	<b>J = 0,0686</b>
10	S = 0,5384	S = 0,5939	S = 0,4794
	F = 1,4072	F = 1,4570	F = 1,6046
	<b>J = 0,7576</b>	<b>J = 0,8653</b>	<b>J = 0,7692</b>

Nos gráficos das Figuras 35-36, os círculos e os quadrados representam as médias dos valores percentuais das respostas corretas (círculos cheios) e incorretas (quadrados vazios), enquanto as barras verticais representam os erros padrões em torno das médias para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, diferindo seja em frequência espacial, seja em extensão espacial. Essas médias e erros padrões foram estimados dos dados experimentais correspondentes obtidos dos seis indivíduos testados. As curvas são ajustes de funções gaussianas aos pontos experimentais através do método dos mínimos quadrados, sendo os seus desvios padrões tomados como as entropias para as diversas condições. Os valores de entropia do Sujeito SUM são também apresentados nas Tabelas 5-8 para comparação com as médias dos valores de entropia obtidos separadamente dos 6 indivíduos.



**Figura 37.** Comparações estatísticas realizadas usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey, para a entropia conjunta nas várias condições, usando-se os dados obtidos dos seis sujeitos testados (símbolos cheios). A barra preta representa a média e as barras vermelhas representam o erro padrão em torno da média. **A-C.** Em todas as três frequências espaciais estudadas, não houve diferença significativa entre estímulos acromáticos, verde-vermelhos CIE e verde-vermelhos DKL nos níveis de contraste usados (100%, 17% e 17%, respectivamente) ( $P > 0,05$ ). **D-E.** Para cada tipo de estímulo usado não houve diferença significativa entre 0,4 cpG e 2 cpG ( $P > 0,05$ ), porém houve diferença significativa entre 0,4 cpG e 10 cpG e entre 2 cpG e 10 cpG, a entropia conjunta sendo maior em 10 cpG do que nas duas outras frequências espaciais ( $P < 0,05$ ).

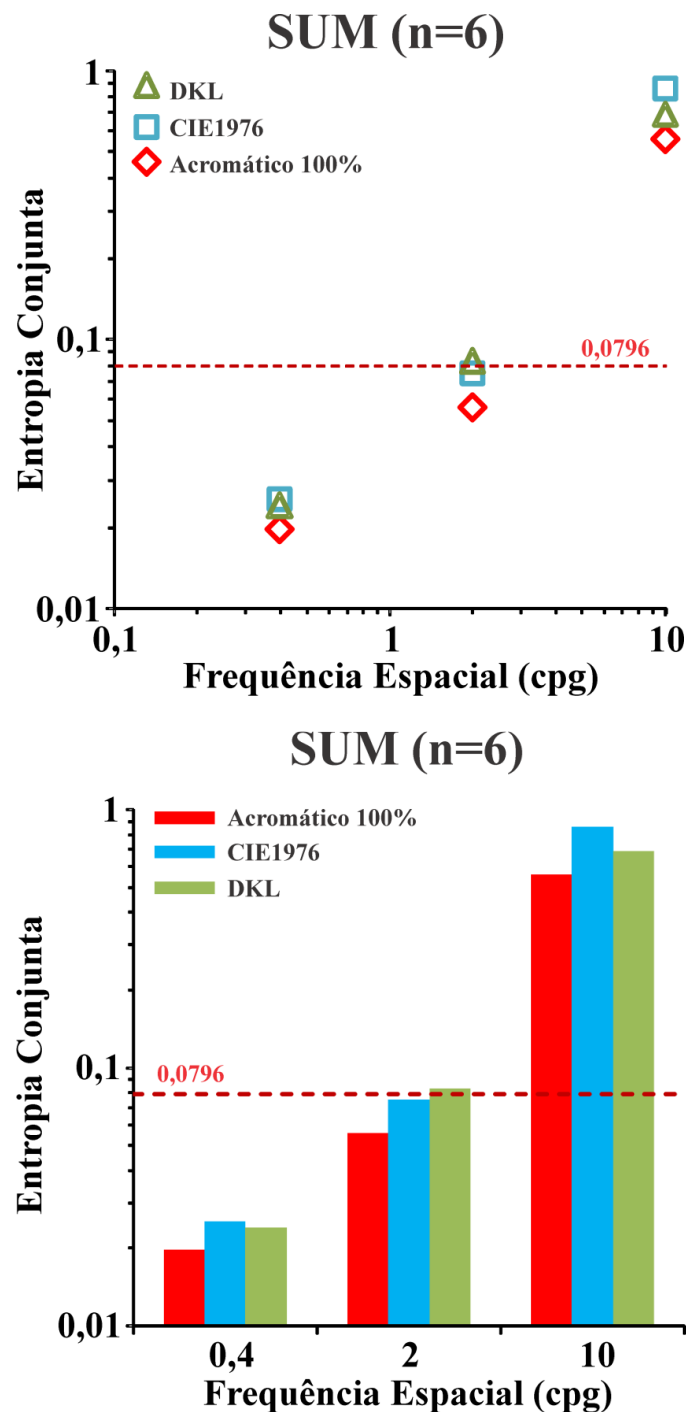


As Tabelas 5-7 mostram resumidamente os valores de entropia estimados dos desvios padrões das funções psicométricas para as diversas condições estudadas. Nelas são apresentados os resultados dos 6 sujeitos testados, as médias e os erros padrões para essa amostra e os resultados para o Sujeito SUM. Os valores de entropia são referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para as frequências espaciais 0,4 cpg (Tabela 5), 2 cpg (Tabela 6) e 10 cpg (Tabela 7). Em cada tabela, os resultados obtidos para estímulos verde-vermelhos DKL e CIE1976 são comparados entre si e com resultados obtidos com estímulos acromáticos com os mesmos sujeitos, estes correspondendo a resultados do primeiro experimento, apresentados no Capítulo 5.

Os resultados obtidos com os seis sujeitos individualmente nas diferentes condições foram comparados usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey (Figura 37). Em todas as três frequências espaciais estudadas, não houve diferença significativa entre estímulos acromáticos, verde-vermelhos CIE e verde-vermelhos DKL nos níveis de contraste usados (100%, 17% e 17%, respectivamente) ( $P > 0,05$ ). Para cada tipo de estímulo usado não houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 2 cpg ( $P > 0,05$ ), porém houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 10 cpg ( $P < 0,05$ ), assim como entre 2 cpg e 10 cpg ( $P < 0,05$ ), a entropia conjunta sendo maior em 10 cpg do que nas duas outras frequências espaciais.

Para a maioria das condições de estimulação, os valores médios foram semelhantes aos valores do Sujeito SUM, não havendo diferença estatisticamente significativa entre os dois grupos de resultados (Teste t de Student bicaudal,  $P > 0,05$ ). Dessa forma, os cálculos subsequentes e a discussão dos resultados foram feitos usando-se apenas os valores do Sujeito SUM, os quais são apresentados condensadamente na Tabela 8.

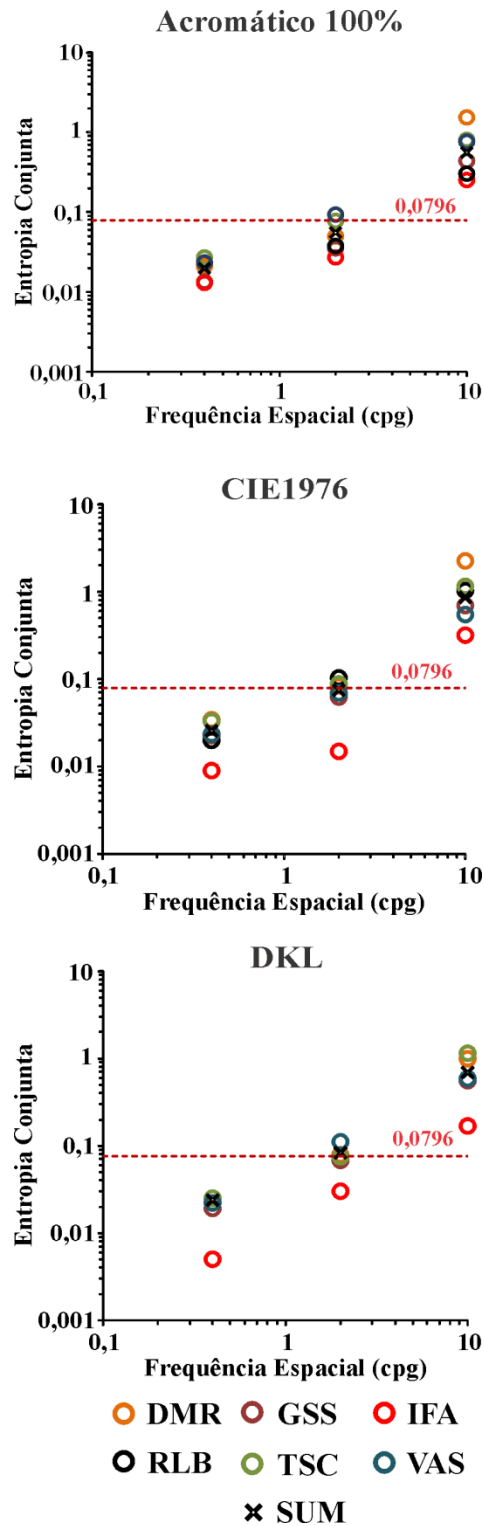
Na Figura 38 são apresentados em dois formatos diferentes os resultados das estimativas de entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais para o Sujeito SUM (“sujeito médio”). Como mencionado anteriormente, os resultados foram obtidos estimulando-se o sistema visual com estímulos modelados por funções de Gábor. Nos gráficos da Figura 38, os resultados foram agrupados em cada frequência espacial da senoíde constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual: 0,4 cpg, 2 cpg e 10 cpg. Para cada frequência espacial são apresentados os resultados obtidos com estímulos acromáticos, contraste agregado de cones 100%; estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976, contraste agregado de cones 17%; estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, contraste agregado de cones 17%. A entropia conjunta nesses níveis de contraste aumenta consistentemente em função da frequência espacial, sendo menor em 0,4 cpg, intermediária em 2 cpg e maior em 10 cpg para todas as condições de estimulação. Em cada frequência espacial, os valores de entropia conjunta foram semelhantes nas três condições de contraste espacial testadas. Especialmente na frequência espacial baixa, 0,4 cpg, a entropia conjunta ficou abaixo do mínimo teórico para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0,0796 (Daugman, 1985). Esse resultado é sugestivo de que nessas frequências espaciais e nesses níveis de contraste espacial acromático e cromático, existem interações não lineares entre dois ou mais mecanismos para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais.



**Figura 38.** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais estimada para o Sujeito SUM (“sujeito médio”). Duas visualizações dos resultados são apresentadas acima para facilitar a comparação dos resultados. Esses resultados são apresentados em função da frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual. Três condições diferentes de estimulação visual foram investigadas nos mesmos 6 sujeitos cujos resultados foram usados para compor o “sujeito médio”: estímulos acromáticos, contraste de Michelson 100%; estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976, contraste agregado dos cones 17%; estímulos

verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, contraste agregado dos cones 17%. A entropia conjunta nesses níveis de contraste espacial aumenta consistentemente em função da frequência espacial, sendo menor em 0,4 cpg, intermediária em 2 cpg e maior em 10 cpg para todas as condições de estimulação. Em cada frequência espacial, os valores de entropia conjunta foram semelhantes nas três condições de contraste espacial testadas. A linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0,0796 (Daugman, 1985). Especialmente na frequência espacial baixa, 0,4 cpg, a entropia conjunta ficou abaixo desse mínimo, resultado sugestivo de que nessas frequências espaciais e nesses contrastes cromáticos e acromáticos, dois ou mais mecanismos interagem de forma não linear para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais.

Na Figura 39 é apresentada uma terceira forma de visualização dos resultados já apresentados na Figura 38. São mostrados separadamente os resultados de entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais estimada para cada um dos seis sujeitos testados (círculos coloridos) e também para o sujeito médio (SUM, cruces). Como anteriormente, os resultados são apresentados em função da frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual, e eles dizem respeito às três condições diferentes de estimulação visual já mencionadas: estímulos acromáticos, estímulos verde-vermelhos CIE1976, contraste 17% e estímulos verde-vermelhos DKL. Para todas as frequências espaciais, os resultados obtidos com os sujeitos individuais seguiram a mesma tendência dos resultados do “sujeito médio”, tornando válido o uso destes últimos na interpretação e discussão do experimento.



**Figura 39.** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais estimada para os seis sujeitos testados (círculos coloridos) e para o Sujeito SUM (cruzes). Os resultados são apresentados em função da frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual. Três condições diferentes de estimulação visual foram investigadas: estímulos acromáticos, contraste de Michelson 100%; estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores CIE1976, contraste agregado dos cones 17%; estímulos verde-vermelhos definidos no Espaço de Cores DKL, contraste agregado

de cones 17%. Para todas as frequências espaciais, os resultados obtidos com os sujeitos individuais seguiram a mesma tendência dos resultados do “sujeito médio” (porém os níveis de significância estatística para os sujeitos individuais não foi atingido para a comparação entre 0,4 cpg e 2 cpg – ver os detalhes no texto).

## **7 ESTIMATIVA DA ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS: COMPARAÇÃO ENTRE ESTÍMULOS CROMÁTICOS EQUILUMINANTES E ESTÍMULOS ACROMÁTICOS**

### **7.1 INTRODUÇÃO**

No Experimento 1 (Capítulo 5), foi avaliada a entropia conjunta da visão acromática, em três pontos diferentes da gama de frequências espaciais a que o sistema visual humano é sensível e verificado o efeito do contraste espacial acromático em cada uma dessas regiões de frequências espaciais – baixas, intermediárias e altas. Procurou-se identificar que ganho o sistema visual pode ter na discriminação de estímulos quando duas ou mais vias trabalham simultaneamente, comparando-se o desempenho visual em baixos contrastes com o desempenho visual em altos contrastes. Essa comparação foi motivada pelos trabalhos de registro unitário de células ganglionares retinianas, neurônios talâmicos do NGL e neurônios corticais da camada 4C de V1, mostrando que em baixos contrastes apenas a via M responde a estímulos acromáticos, enquanto em altos contrastes tanto a via M quanto a via P respondem (embora a resposta da via M esteja grandemente saturada, ou seja, ela não aumenta com o aumento do contraste) (KAPLAN & SHAPLEY, 1986; PURPURA *et al.*, 1990; LEE *et al.*, 1989a, 1990, 1993a, 1994; KREMERS *et al.*, 1992, 1993). Os resultados descritos no Capítulo 5 mostram que a entropia conjunta diminui com o aumento do contraste espacial acromático. Como será apresentado na Discussão, uma interpretação possível para esses resultados é a participação de uma única via muito sensível ao contraste em baixos níveis de contraste espacial acromático, enquanto que com o aumento do contraste uma ou mais vias pouco sensíveis ao contraste espacial acromático passam a contribuir para a visão do estímulo (SOUZA *et al.*, 2007).

No Experimento 2 (Capítulo 6) foi estudado o efeito da cor sobre a entropia conjunta. Nesse caso, está bem estabelecido experimentalmente, a partir de registros de células ganglionares retinianas, neurônios talâmicos do NGL e neurônios corticais da camada 4A e 4C de V1, que as bases fisiológicas para a visão de cores humana repousam na existência de pelo menos três canais retino-genículo-corticais de processamento da informação distribuída no espaço de cores (DE VALOIS *et al.*, 1958, 1964, 1966; DEVALOIS, 1960; WIESEL & HUBEL, 1966; GOURAS, 1968; DE MONASTERIO & GOURAS, 1975; DERRINGTON *et al.*, 1984; LIVINGSTONE & HUBEL, 1984; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c; DACEY & LEE, 1994; CHATTERJEE & CALLAWAY, 2004).

Existem várias formas de abordar essa relação entre a atividade neuronal e o comportamento visual. Por exemplo, pode-se usar como referência a distribuição de informação visual no Espaço de Cores DKL, constituído por três eixos cardeais ortogonais (KRAUSKOPF *et al.*, 1982; DERRINGTON *et al.*, 1984). Ou pode-se usar como referência a distribuição de informação visual no Espaço de Cores CIE1931 ou sua transformação perceptualmente mais uniforme, o Espaço de Cores CIE1976.

No Experimento 2 estudamos apenas a dimensão verde-vermelha da visão de cores, comparando os resultados com aqueles obtidos para a dimensão acromática no Experimento 1, nos mesmos sujeitos. Os estímulos verde-vermelhos foram escolhidos em duas direções do espaço de cores: uma direção alinhada com o eixo verde-vermelho de B constante do Espaço de Cores DKL; e uma direção mais elevada no Espaço de Cores CIE1976, com  $u'$  constante (Capítulo 6, Materiais e Métodos). Os resultados foram bastante semelhantes para os contrastes usados 17% (DKL) e 17% (CIE1976) para os estímulos verde-vermelhos e 100% para os estímulos acromáticos.



No Experimento 3, estendemos essa comparação em dois aspectos. Em primeiro lugar, foi feito um ajuste da condição equiluminante para cada sujeito testado utilizando Fotometria com Flicker Heterocromático (ver Materiais e Métodos). Esse ajuste foi feito para afastar-se possível intrusão de sinal de luminância nos estímulos cromáticos. Embora o estímulo cromático tenha sido calculado para que as cores verde e vermelha fossem equiluminantes de acordo com a função de luminosidade fotópica ( $V_\lambda$ ) humana, a qual faz parte do Espaço de Cores CIE1931, diversos fatores podem fazer com que um determinado indivíduo afaste-se consideravelmente desses valores médios. Dentre esses fatores, tem sido mostrado, inclusive diretamente através de oftalmoscopia com óptica adaptativa, que a razão entre cones M e L varia consideravelmente entre indivíduos (ROORDA & WILLIAMS, 1999).

Em segundo lugar, os resultados foram comparados com os resultados obtidos usando estímulos acromáticos, tanto para estímulos com contrastes espaciais acromáticos acima (100%) como abaixo (10%) dos contrastes espaciais dos estímulos espaciais cromáticos usados (17%), para verificar se existia algum efeito sistemático do contraste sobre os resultados.

Como nos dois primeiros experimentos, utilizou-se estímulos configurados por funções de Gábor e optou-se por um paradigma de discriminação de área do estímulo, definida como o desvio padrão do envelope gaussiano da função de Gábor, para a medida da entropia no domínio do espaço, e pela discriminação de frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor para a medida da entropia no domínio das frequências espaciais. As medidas foram feitas numa faixa de frequências espaciais onde existe evidência de que é possível isolar uma única via visual ou, ao contrário, de estimular mais de uma via simultaneamente (SOUZA *et al.*, 2007). Diferentemente do primeiro experimento (Capítulo 5) e semelhantemente ao segundo experimento (Capítulo 6), as

funções de Gábor foram definidas pelo perfil de crominância do estímulo na dimensão verde-vermelha e não pelo perfil de luminância. Num conjunto de medidas, a entropia no domínio do espaço foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam apenas na sua extensão espacial, ou seja, no desvio padrão do envelope gaussiano. Noutro conjunto de medidas, a entropia no domínio da frequência espacial foi avaliada testando-se a capacidade do sujeito de discriminar estímulos que diferiam somente quanto a sua frequência espacial. Os pontos experimentais obtidos, representando a proporção de respostas corretas para cada condição de testagem, foram ajustados por funções gaussianas e as entropias para espaço e frequências espaciais foram estimadas pelo desvio padrão dessas funções gaussianas. A entropia conjunta conjunta foi então estimada pela multiplicação da entropia nas frequências espaciais pela raiz quadrada da entropia no espaço, para levar em conta que o estímulo era formado por frequências espaciais unidimensionais e envelopes espaciais bidimensionais (Equação 29).

Os resultados foram então usados para comparar a entropia conjunta para estímulos verde-vermelhos com a entropia conjunta para estímulos acromáticos, esta última obtida no primeiro experimento, e verificar se mais de uma via contribuem para o processamento de estímulos verde-vermelhos. Os resultados também foram comparados com aqueles obtidos com estímulos verde-vermelhos sem correção do estado de equiluminância. Os resultados obtidos nas três séries de experimentos foram muito semelhantes entre si e indicam que a precisão simultânea nos dois domínios é obtida de forma semelhante com estímulos verde-vermelhos e acromáticos, com as mesmas particularidades nas três frequências espaciais testadas. Os resultados sugerem que pelo menos duas vias visuais diferentes interagem não linearmente nos níveis altos de contraste espacial acromático e nos níveis testados de contraste espacial verde-vermelho, pelo menos nas frequências espaciais baixas e intermediárias, para processar informação com valores de entropia conjunta para espaço e

freqüência espacial abaixo do mínimo teórico. Os resultados desse terceiro experimento ainda não foram publicados.

## **7.2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **7.2.1 Sujeitos**

Foram testados 4 sujeitos adultos com idade entre 20 e 35 anos, todos participantes do primeiro e do segundo experimentos, permitindo a comparação direta dos resultados dos três experimentos com a variabilidade individual significativamente controlada. Como já mencionado, os sujeitos não tinham história de doenças infecciosas, tóxicas, traumáticas, degenerativas e congênitas que pudessem comprometer o desempenho do seu sistema visual. Os aspectos éticos e os procedimentos iniciais de avaliação do sistema visual dos sujeitos já foram descritos no Capítulo 5.

### **7.2.2 Equipamento**

O *software* usado neste terceiro experimento para testar a discriminação de extensão espacial e freqüência espacial com estímulos cromáticos foi o mesmo usado nos dois primeiros experimentos. Em resumo, ele foi desenvolvido em linguagem de programação Pascal, ambiente de desenvolvimento Delphi 7 Enterprise (Borland) para uso em plataformas IBM-PC. O *hardware* também foi o mesmo, consistindo de plataforma Dell Precision Workstation 390 e acessórios (Dell). O *software* controlava um gerador de estímulo VSG Visage (Cambridge Research Systems). Os estímulos foram exibidos num monitor colorido CRT Mitsubishi Diamond Pro 2070SB de 20", resolução espacial de 800 x 600 pixels e resolução temporal de 120 Hz (Mitsubishi). A luminância e a cromaticidade foram medidas com um colorímetro ColorCal (Cambridge Research System) e software vsgDesktop (Cambridge Research System).

Nos experimentos cromáticos, a luminância média foi mantida em  $15 \text{ cd/m}^2$ , e foram usadas duas series de estímulos verde-vermelhos. Os estímulos de uma série foram formados por duas cromaticidades definidas no eixo M-L do Espaço de Cores DKL (CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ ). Os estímulos da outra série foram formados por duas cromaticidades definidas ao longo de um eixo horizontal verde-vermelho definido no Espaço de Cores CIE1976 (verde,  $u'=0,150$ ,  $v'=0,480$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,480$ ). Para simplificar, chamaremos daqui para diante esses estímulos de DKL e CIE1976.

Para minimizar a variabilidade individual da Função de Luminosidade Fotópica devida à distribuição de densidade das diferentes classes de cones, entre outros fatores, foi utilizada a Fotometria de Flicker Heterocromático (*Heterochromatic Flicker Photometry*, HFP) (KAISER, 1988; LEE *et al.*, 1988; POKORNY *et al.*, 1989) com estímulos modulados em forma de onda quadrada, com reversão de fase de 20 Hz, tendo a mesma configuração espacial e cromática dos estímulos a serem usados no experimento. Para todos os sujeitos, os pares de cores e as frequências espaciais, foram realizadas seis medidas independentes, utilizando-se o método do ajuste, da proporção das intensidades das duas cores do estímulo que resultava em flicker mínimo. Essa proporção assim determinada foi considerada a condição de equiluminância ideal e as intensidades dos estímulos usados subsequentemente foram ajustadas de acordo com ela em cada caso.

### 7.2.3 Procedimentos

Os sujeitos foram testados binocularmente e, quando necessário, lentes corretivas apropriadas foram usadas para compensar os erros dióptricos constitucionais. Os estímulos consistiram de redes senoidais horizontais, estacionárias, verde-vermelhas, envolvidas em funções gaussianas circulares bidimensionais (Equação 26). Neste experimento, as duas

variáveis que foram alteradas de uma condição para outra foram seja a frequência espacial da senóide, seja o desvio padrão da gaussiana. Os estímulos foram exibidos num campo de  $10,8^\circ \times 8,3^\circ$ , definido na tela do monitor, colocada a 1 m do indivíduo e embebidos num contorno de mesma luminância média e cromaticidade média.

A seqüência deste experimento foi a mesma utilizada para os dois primeiros experimentos (Figura 16), consistindo numa tarefa de escolha forçada de dois intervalos (2IFC) (KINGDOM & PRINZ, 2010). Dois estímulos eram apresentados ao sujeito, intercalados com telas uniformes de mesma luminância média e cromaticidade média, cada apresentação durando 1 s, e o sujeito era responder se os estímulos eram iguais ou diferentes. O primeiro estímulo apresentado era o estímulo de referência, o qual sempre tinha o mesmo desvio padrão do envelope gaussiano (1 grau) e a mesma frequência espacial da senóide (0,4, 2 ou 10 cpg). Em seguida, uma tela uniforme de mesma luminância média e mesma cromaticidade média que o estímulo de referência era apresentada para mascarar o estímulo anterior. Em seguida, era apresentado o estímulo de teste, o qual era semelhante ao estímulo de referência diferindo apenas quanto ao desvio padrão ou à frequência espacial. Após a apresentação do estímulo de teste, este era substituído por outra tela uniforme, semelhante à primeira, e o sujeito era forçado a responder se os estímulos eram iguais, pressionando um botão preto, ou diferentes, pressionando um botão vermelho, ambos disponíveis numa caixa de controle CB6 (Cambridge Research System). Ao longo de uma seqüência de medidas, os estímulos de teste foram variados seguindo o método dos estímulos constantes (KINGDOM & PRINS, 2010). Para cada estímulo de teste, a proporção de respostas corretas ou incorretas foi guardada para análise posterior. O experimento compreendeu doze seqüências de medidas diferentes: foram usados dois tipos de estímulos verde-vermelhos, para cada um três frequências espaciais diferentes e para cada uma dessas variou-se ou a extensão espacial ou

a frequência espacial. Os testes foram realizadas no nível mais alto de contraste espacial permitido pelo gamut do monitor, contraste agregado de cones 17% (Equação 34).

#### 7.2.4 Estimativa de entropia

Os dados experimentais, representando a proporção de respostas corretas para cada condição testada, foram ajustados por funções gaussianas e as entropias para o domínio do espaço ou para o domínio das frequências espaciais foi estimada tomando-se o desvio padrão dessas funções gaussianas. A entropia conjunta foi então estimada usando-se a Equação 29.

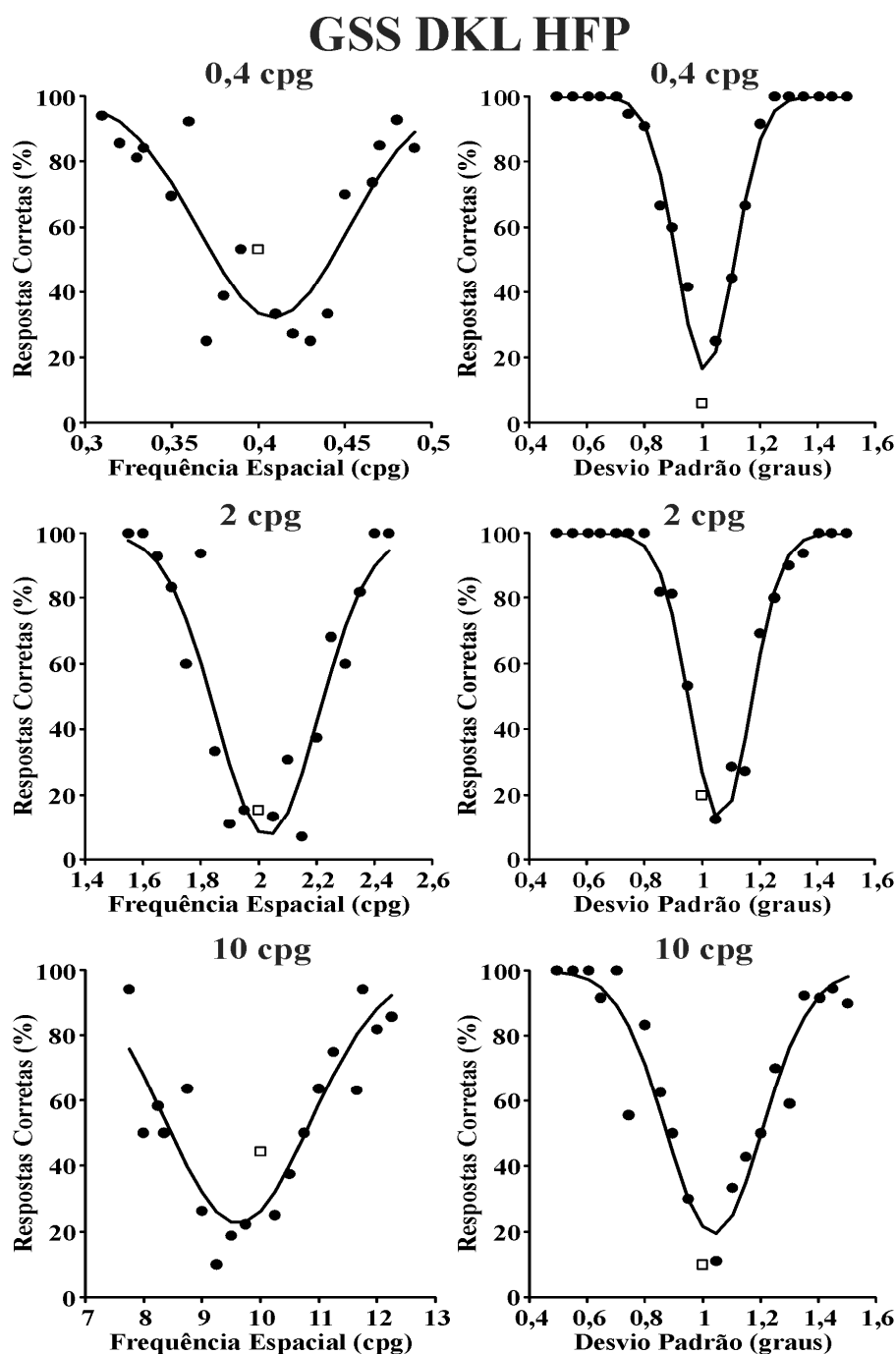
Os resultados foram então analisados para verificar como a entropia conjunta era afetada pela frequência espacial (baixa, intermediária ou alta) no nível de contraste espacial usado, 17% de contraste agregado dos cones para os dois tipos de estímulos verde-vermelhos usados. Os resultados foram comparados com as medidas semelhantes realizadas sem ajuste com HFP e também com as medidas realizadas com estímulos acromáticos com 10% e 100% de contraste. Em particular, foi analisado com atenção se a entropia conjunta permanecia igual ou maior que o mínimo teórico,  $1/4\pi$  ou 0,0796 (Equação 25) (DAUGMAN, 1985).

Os ajustes de funções aos dados experimentais, os cálculos de médias e erros padrões foram feitos utilizando o software Excel 2007 do Microsoft Office 2007 (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, EUA). A análise estatística foi feita utilizando o software GraphPad Prism 5.03 for Windows (GraphPad Software, San Diego, California, EUA). Ela foi realizada sobre os valores de entropia conjunta dos sujeitos testados e compreendeu o teste *One-way ANOVA* para identificar se havia ou não diferença significativa na amostra seguida do pós-teste *Tukey's Multiple Comparison Test* para identificar em que comparação os grupos diferiam.

### 7.3 RESULTADOS

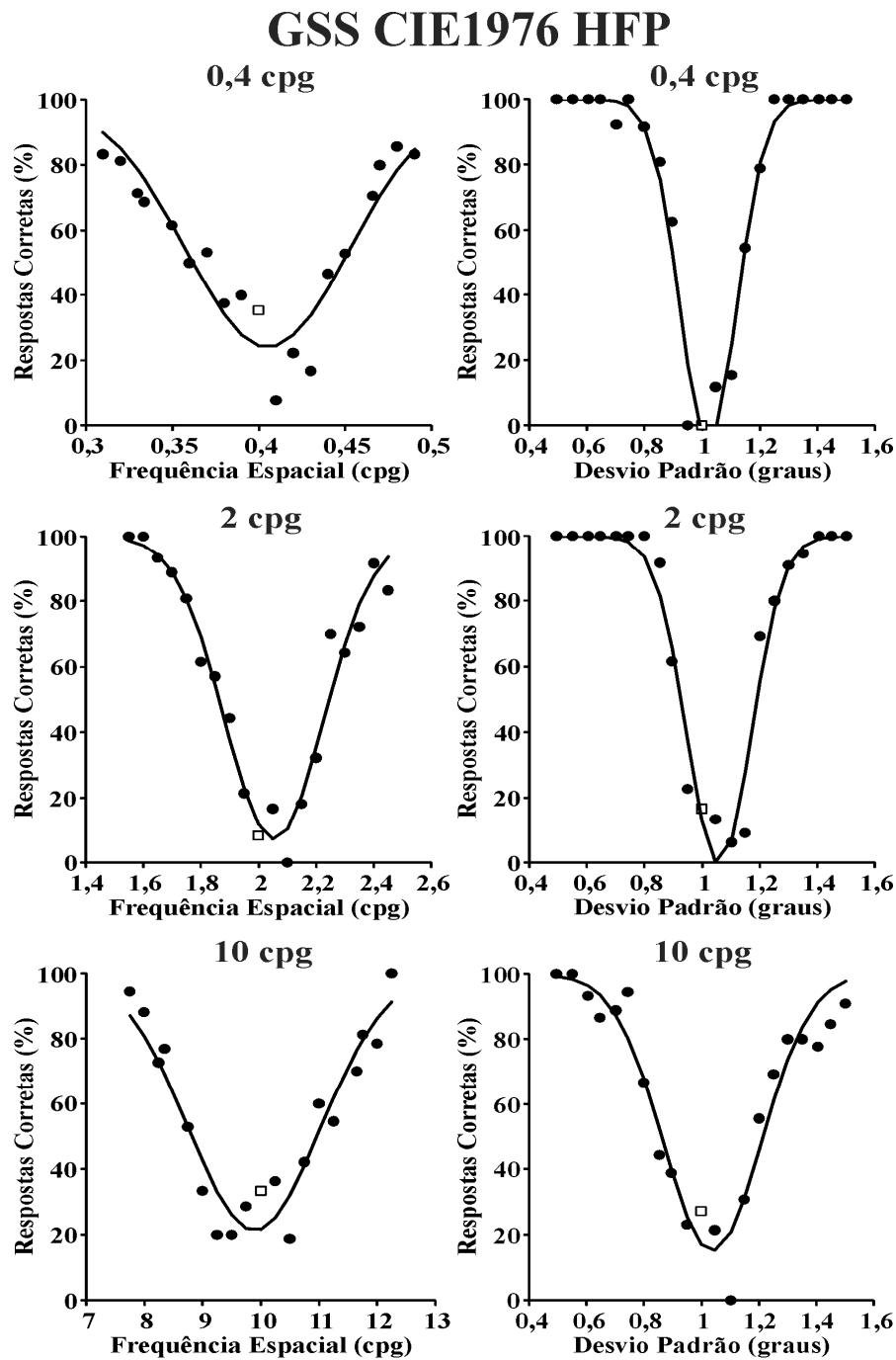
Para cada um dos 4 sujeitos testados foram feitas doze medidas, seis medidas para cada tipo de estímulo verde-vermelho: DKL e CIE1976. As Figuras 40-41 mostram essas medidas para o Sujeito GSS, ilustrando a discriminação de estímulos cromáticos verde-vermelhos diferindo seja em frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura), seja em extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura). O experimento foi realizado com os seguintes estímulos de referência: senóide com frequência espacial de 0,4 cp/g e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis superiores em cada figura); senóide com frequência espacial de 2 cp/g e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis intermediários em cada figura); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis inferiores em cada figura).

Nas Figuras 40-41, os pontos experimentais representam valores percentuais de respostas corretas (círculos cheios) ou incorretas (quadrados vazios) do Sujeito GSS para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, este último diferindo do primeiro seja em frequência espacial, seja em extensão espacial. As curvas são ajustes de funções gaussianas aos pontos experimentais através do método dos mínimos quadrados (Equação 28). Os desvios padrões dessas funções gaussianas foram tomados como medidas de entropia para cada condição de estimulação visual, seja entropia para o domínio das frequências espaciais, seja entropia para o domínio do espaço. Finalmente, dispendo-se das entropias para os dois domínios, a entropia conjunta ( $J$ ) foi estimada utilizando-se a Equação 29.

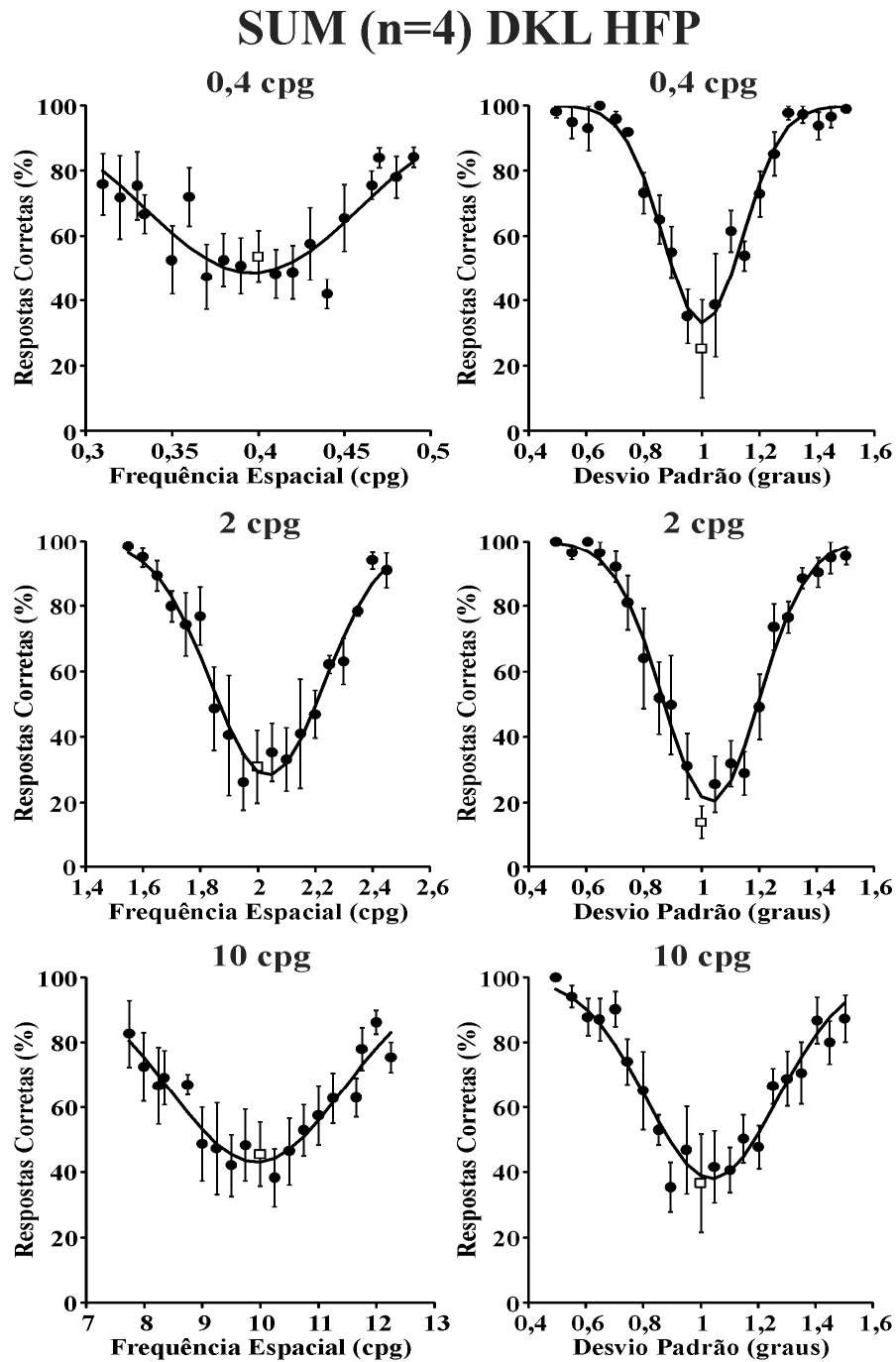


**Figura 40.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos DKL definidos por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.

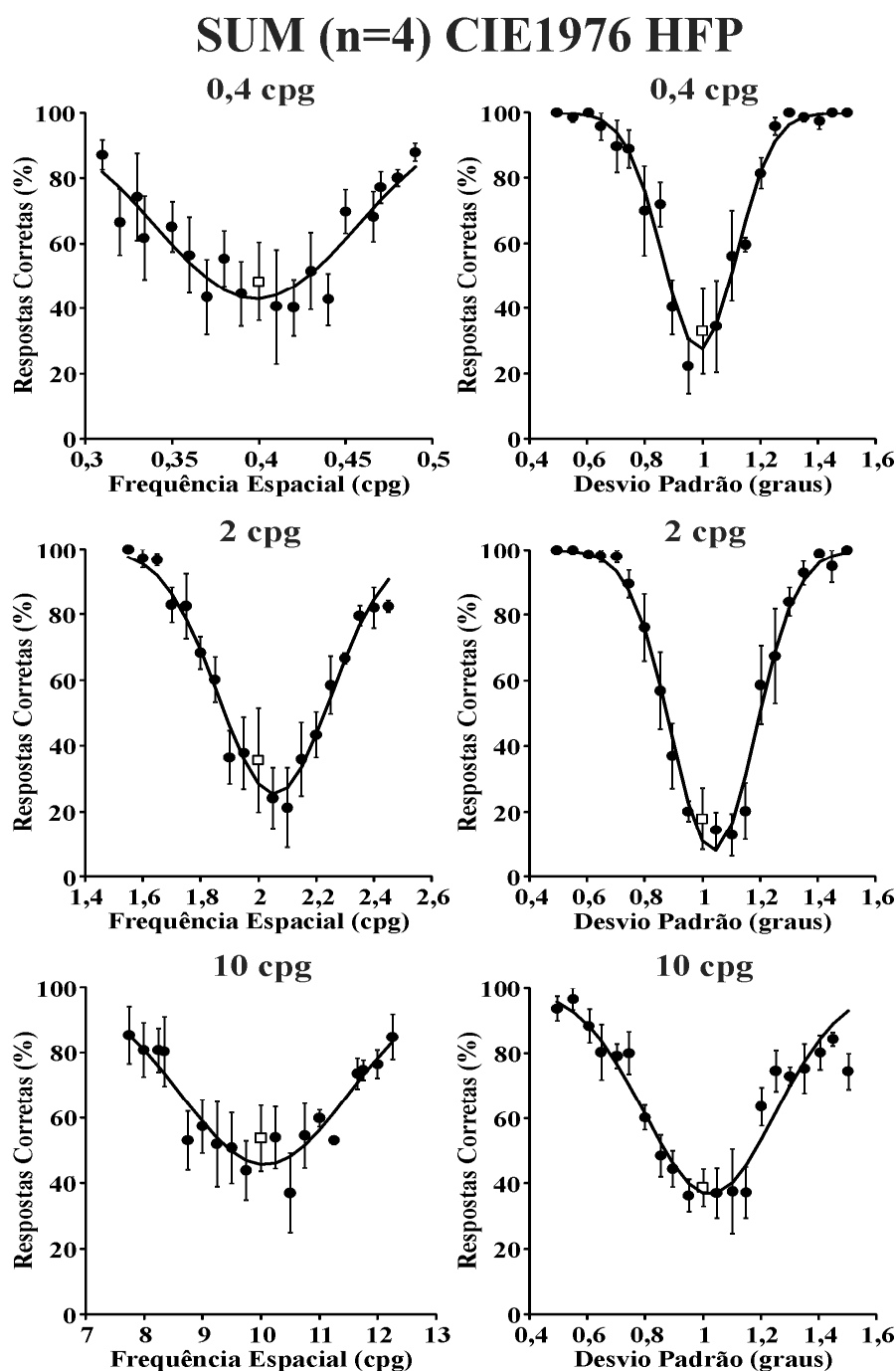




**Figura 41.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito GSS para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos CIE1976 definidos por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.



**Figure 42.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 4$ ) para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos DKL definidos por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.



**Figure 43.** Funções psicométricas obtidas do Sujeito SUM (“sujeito médio”,  $n = 4$ ) para discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e discriminação de extensão espacial (gráficos à direita). Foram usados estímulos verde-vermelhos CIE1976 definidos por funções de Gábor, com 1 grau de desvio padrão e três frequências espaciais diferentes – 0,4, 2 e 10 cpg. Contraste agregado de cones 17% em todas as condições acima. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas) e seus desvios padrões usados para estimar a entropia em cada caso.

Nas Figuras 42-43 são mostradas as funções psicométricas médias para o grupo de 4 sujeitos testados. Esses resultados serão referidos, como nos capítulos anteriores, como

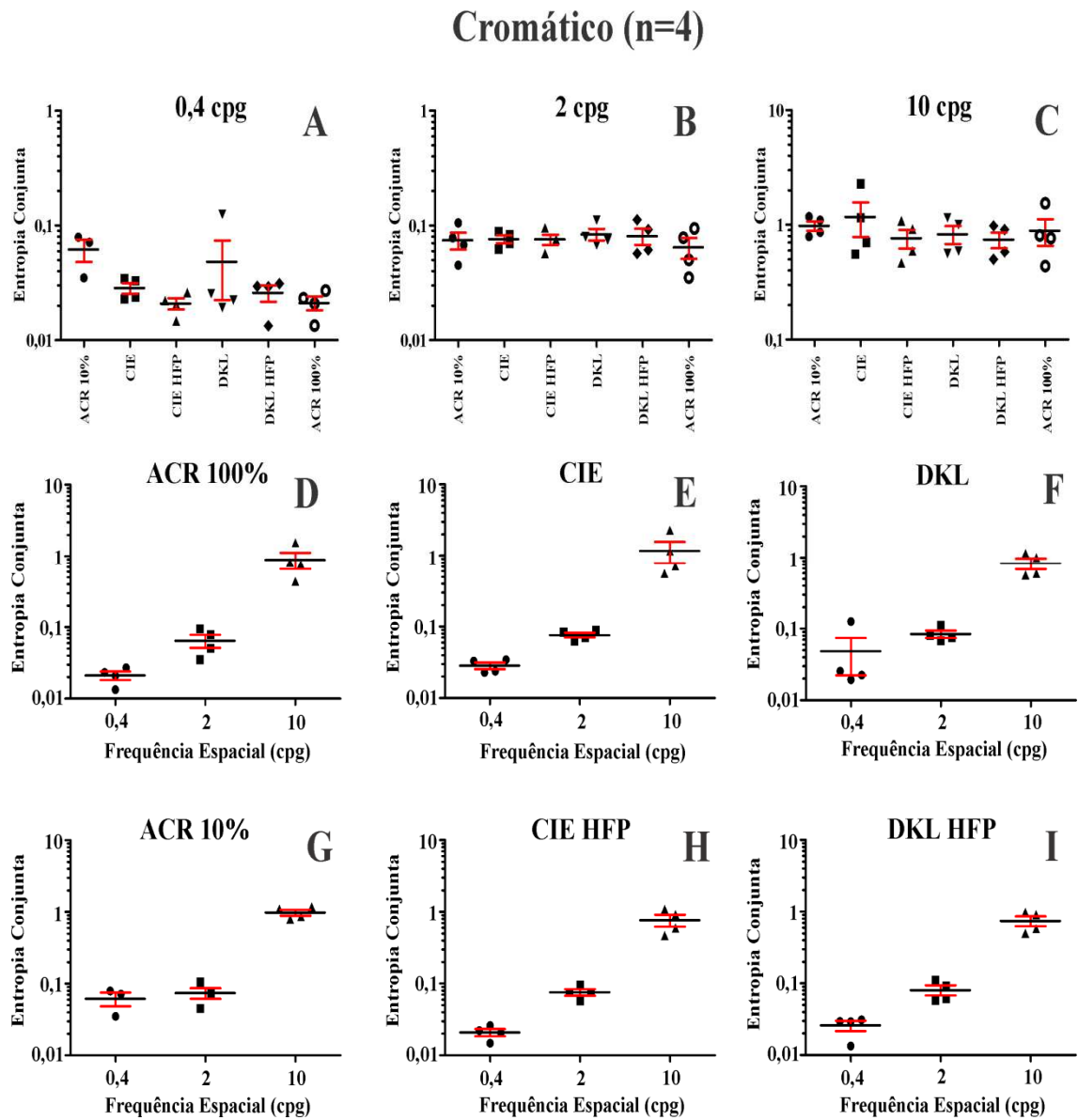
relativos a um “sujeito médio” (Sujeito SUM). Como nos capítulos anteriores, as conclusões do experimento foram na sua maior parte derivadas da análise detalhada dos resultados desse “sujeito médio. As Figuras 42-43 mostram as funções psicométricas obtidas do Sujeito SUM para discriminação de frequência espacial (gráficos da coluna esquerda em cada figura) e discriminação de extensão espacial (gráficos da coluna direita em cada figura). Essas funções foram obtidas com os mesmos estímulos de referência já mencionados: senóide com frequência espacial de 0,4 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis superiores em cada figura); senóide com frequência espacial de 2 cpg e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis do meio em cada figura); senóide com frequência espacial de 10 cpd e gaussiana com desvio padrão de 1 grau (painéis inferiores em cada figura).

Nos gráficos das Figuras 42-43, os círculos e as barras verticais representam as médias e os erros padrões das respostas corretas (círculos cheios) ou incorretas (quadrados vazios) para cada comparação entre o estímulo de referência e o estímulo de teste, este diferindo do primeiro seja em frequência espacial, seja em extensão espacial. Essas médias e erros padrões foram estimados dos dados experimentais correspondentes obtidos dos quatro indivíduos testados. Como nas figuras anteriores, as curvas das Figuras 42-43 são ajustes de funções gaussianas aos valores médios através do método dos mínimos quadrados, sendo os seus desvios padrões tomados como as entropias para as diversas condições. Os valores de entropia obtidos do Sujeito SUM foram também comparados com as médias dos valores de entropia obtidos separadamente dos 6 indivíduos (Tabelas 9-12).

Os resultados numéricos para os valores de entropia obtidos dos 4 sujeitos testados, incluindo médias e erros padrões, assim como para o “sujeito médio”, são apresentados nas Tabelas 9-11. Nessas tabelas são apresentados também os resultados obtidos com os mesmos sujeitos sem correção equiluminante, obtidos no segundo experimento (Capítulo

6), e também os resultados obtidos usando-se estímulos acromáticos com 10% e 100% de contraste, obtidos no primeiro experimento (Capítulo 5). Os valores de entropia são referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para as frequências espaciais 0,4 cpg (Tabela 9), 2 cpg (Tabela 10) e 10 cpg (Tabela 11). Em cada tabela, os resultados obtidos para estímulos verde-vermelhos DKL e CIE1976 equiluminantes para cada sujeito são comparados entre si e com os resultados obtidos nos experimentos anteriores com estímulos acromáticos e estímulos verde-vermelhos DKL e CIE1976 sem correção individual para equiluminância.

Os resultados obtidos com os seis sujeitos individualmente nas diferentes condições foram comparados usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey (Figura 44). Em todas as três frequências espaciais estudadas, não houve diferença significativa entre estímulos acromáticos, verde-vermelhos CIE e verde-vermelhos DKL nos níveis de contraste usados (10% e 100% para os estímulos acromáticos, 17% e 17% para os estímulos cromáticos, respectivamente) ( $P > 0,05$ ). Para cada tipo de estímulo usado não houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 2 cpg ( $P > 0,05$ ), porém houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 10 cpg ( $P < 0,05$ ), assim como entre 2 cpg e 10 cpg ( $P < 0,05$ ), a entropia conjunta sendo maior em 10 cpg do que nas duas outras frequências espaciais.



**Figura 44.** Comparações estatísticas realizadas usando-se *One-way ANOVA*, seguida do Teste de Comparações Múltiplas de Tukey, para a entropia conjunta nas várias condições, usando-se os dados obtidos dos quatro sujeitos testados (símbolos cheios). A barra preta representa a média e as barras vermelhas representam o erro padrão em torno da média. **A-C.** Em todas as três frequências espaciais estudadas, não houve diferença significativa entre estímulos acromáticos (10%), verde-vermelhos CIE (17%), verde-vermelhos CIE1976 equiluminantes (17%), verde-vermelhos DKL, verde-vermelhos DKL equiluminantes (17%) e acromáticos (100%), nos níveis de contraste usados como indicado entre parênteses ( $P > 0,05$ ). **D-I.** Para cada tipo de estímulo usado não houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 2 cpg ( $P > 0,05$ ), porém houve diferença significativa entre 0,4 cpg e 10 cpg e entre 2 cpg e 10 cpg, a entropia conjunta sendo maior em 10 cpg do que nas duas outras frequências espaciais ( $P < 0,05$ ).

**Tabela 9.** Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 0,4 cpg. A tabela apresenta resultados com os seguintes tipos de estímulos: verde-vermelhos DKL (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, verde-vermelhos CIE1976 (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, e acromáticos, 10% e 100% de contraste de Michelson.

Sujeitos (n = 4)	Condição do Teste (0,4 cpg)					
	Acromático (10%)	DKL (17%)	DKL-HFP (17%)	CIE (17%)	CIE-HFP (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,4018	S = 0,3207	S = 0,5081	S = 0,4148	S = 0,4081	S = 0,2864
	F =	F = 0,3921	F = 0,0612	F = 0,0828	F = 0,0637	F = 0,0726
	J =	J = 0,1258	J = 0,0312	J = 0,0342	J = 0,0259	J = 0,0207
GSS	S = 0,4993	S = 0,3188	S = 0,3142	S = 0,3410	S = 0,3129	S = 0,3157
	F = 0,0701	F = 0,0605	F = 0,0426	F = 0,0670	F = 0,0471	F = 0,0423
	J = 0,0350	J = 0,0193	J = 0,0134	J = 0,0229	J = 0,0146	J = 0,0134
TSC	S = 0,4703	S = 0,3536	S = 0,3729	S = 0,3894	S = 0,3291	S = 0,3796
	F = 0,1682	F = 0,0721	F = 0,0792	F = 0,0847	F = 0,0626	F = 0,0711
	J = 0,0791	J = 0,0255	J = 0,0296	J = 0,0330	J = 0,0207	J = 0,0271
VAS	S = 0,4697	S = 0,3913	S = 0,3679	S = 0,3659	S = 0,3725	S = 0,4121
	F = 0,1518	F = 0,0574	F = 0,0797	F = 0,0647	F = 0,0591	F = 0,0564
	J = 0,0712	J = 0,0225	J = 0,0292	J = 0,0236	J = 0,0221	J = 0,0231
Média	S = 0,4603	S = 0,3462	S = 0,3909	S = 0,3779	S = 0,3557	S = 0,3485
	F = 0,1300	F = 0,1454	F = 0,0656	F = 0,0747	F = 0,0581	F = 0,0607
	J = 0,0618	J = 0,0483	J = 0,0259	J = 0,0285	J = 0,0209	J = 0,0210
EP	S = 0,0207	S = 0,0171	S = 0,0412	S = 0,0158	S = 0,0214	S = 0,0287
	F = 0,0303	F = 0,0821	F = 0,0087	F = 0,0052	F = 0,0037	F = 0,0070
	J = 0,0136	J = 0,0259	J = 0,0042	J = 0,0029	J = 0,0022	J = 0,0029
SUM	S = 0,4777	S = 0,3645	S = 0,3705	S = 0,3746	S = 0,3568	S = 0,3831
	F = 0,1196	F = 0,0670	F = 0,0627	F = 0,0732	F = 0,0579	F = 0,0570
	J = 0,0572	J = 0,0243	J = 0,0233	J = 0,0273	J = 0,0206	J = 0,0219

**Tabela 10.** Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 2 cpg. A tabela apresenta resultados com os seguintes tipos de estímulos: verde-vermelhos DKL (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, verde-vermelhos CIE1976 (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, e acromáticos, 10% e 100% de contraste de Michelson.

Sujeito (n = 4)	Condições do Teste (2 cpg)					
	Acromático (10%)	DKL (17%)	DKL-HFP (17%)	CIE (17%)	CIE-HFP (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,4690	S = 0,3808	S = 0,4568	S = 0,4830	S = 0,3959	S = 0,3361
	F = 0,1452	F = 0,2101	F = 0,2451	F = 0,1725	F = 0,2402	F = 0,1493
	J = 0,0681	J = 0,0799	J = 0,1119	J = 0,0832	J = 0,0952	J = 0,0501
GSS	S = 0,3211	S = 0,3178	S = 0,3251	S = 0,3398	S = 0,3335	S = 0,3002
	F = 0,1404	F = 0,2139	F = 0,1761	F = 0,1838	F = 0,1711	F = 0,1169
	J = 0,0451	J = 0,0679	J = 0,0573	J = 0,0624	J = 0,0571	J = 0,0350
TSC	S = 0,3821	S = 0,3628	S = 0,3761	S = 0,3899	S = 0,4023	S = 0,3878
	F = 0,2045	F = 0,2073	F = 0,1633	F = 0,2276	F = 0,1875	F = 0,2023
	J = 0,0781	J = 0,0753	J = 0,0613	J = 0,0886	J = 0,0755	J = 0,0783
VAS	S = 0,4748	S = 0,4106	S = 0,4183	S = 0,3534	S = 0,3775	S = 0,4735
	F = 0,2220	F = 0,2727	F = 0,2201	F = 0,1973	F = 0,1979	F = 0,1992
	J = 0,1053	J = 0,1119	J = 0,0921	J = 0,0698	J = 0,0746	J = 0,0942
Média	S = 0,4118	S = 0,3681	S = 0,3942	S = 0,3916	S = 0,3772	S = 0,3743
	F = 0,1780	F = 0,2261	F = 0,2012	F = 0,1954	F = 0,1991	F = 0,1668
	J = 0,0742	J = 0,0837	J = 0,0807	J = 0,0761	J = 0,0755	J = 0,0644
EP	S = 0,0369	S = 0,0194	S = 0,0283	S = 0,0321	S = 0,0154	S = 0,0376
	F = 0,0207	F = 0,0155	F = 0,0191	F = 0,0119	F = 0,0148	F = 0,0205
	J = 0,0125	J = 0,0096	J = 0,0129	J = 0,0059	J = 0,0078	J = 0,0134
SUM	S = 0,3752	S = 0,3757	S = 0,4094	S = 0,3856	S = 0,3819	S = 0,3888
	F = 0,1619	F = 0,2290	F = 0,1974	F = 0,1953	F = 0,1927	F = 0,1763
	J = 0,0607	J = 0,0859	J = 0,0807	J = 0,0752	J = 0,0735	J = 0,0686



**Tabela 11.** Resultados para os 4 sujeitos testados, médias e erros padrões para a amostra e resultados para o Sujeito SUM ou “sujeito médio”, referentes à entropia no domínio do espaço (S), entropia no domínio das frequências espaciais (F) e entropia conjunta (J) para a frequência espacial 10 cpg. A tabela apresenta resultados com os seguintes tipos de estímulos: verde-vermelhos DKL (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, verde-vermelhos CIE1976 (com e sem correção equiluminante com HFP), 17% de contraste agregado dos cones, e acromáticos, 10% e 100% de contraste de Michelson.

Sujeitos	Condições do Teste (10 cpg)					
	Acromático (10%)	DKL (17%)	DKL-HFP (17%)	CIE (17%)	CIE-HFP (17%)	Acromático (100%)
DMR	S = 0,8057	S = 0,6170	S = 0,5017	S = 0,9961	S = 0,5048	S = 0,5236
	F = 0,4608	F = 1,6272	F = 1,8106	F = 2,2938	F = 1,8239	F = 2,9416
	J = 1,1769	J = 1,0041	J = 0,9086	J = 2,2848	J = 0,9206	J = 1,5406
GSS	S = 0,5372	S = 0,5060	S = 0,4087	S = 0,5505	S = 0,4141	S = 0,3825
	F = 0,4722	F = 1,1139	F = 1,2242	F = 1,2765	F = 1,1247	F = 1,1455
	J = 0,7909	J = 0,5637	J = 0,5004	J = 0,7027	J = 0,4658	J = 0,4380
TSC	S = 0,5571	S = 0,6681	S = 0,4811	S = 0,7656	S = 0,4841	S = 0,4930
	F = 1,9686	F = 1,7259	F = 2,0330	F = 1,5110	F = 2,2361	F = 1,6420
	J = 1,0967	J = 1,1529	J = 0,9779	J = 1,1570	J = 1,0825	J = 0,8094
VAS	S = 0,5446	S = 0,4627	S = 0,5153	S = 0,4518	S = 0,5238	S = 0,4946
	F = 1,5773	F = 1,2810	F = 1,1280	F = 1,2267	F = 1,1319	F = 1,549
	J = 0,8590	J = 0,5928	J = 0,5813	J = 0,5543	J = 0,5930	J = 0,7666
Média	S = 0,6112	S = 0,5634	S = 0,4768	S = 0,6911	S = 0,4816	S = 0,4733
	F = 1,6197	F = 1,4371	F = 1,5490	F = 1,5769	F = 1,5793	F = 1,8197
	J = 0,9809	J = 0,8284	J = 0,7421	J = 1,1748	J = 0,7654	J = 0,8886
EP	S = 0,0650	S = 0,0477	S = 0,0238	S = 0,1208	S = 0,0240	S = 0,0310
	F = 0,1192	F = 0,1437	F = 0,2209	F = 0,2467	F = 0,2736	F = 0,3891
	J = 0,0925	J = 0,1477	J = 0,1182	J = 0,3916	J = 0,1425	J = 0,2325
SUM	S = 0,5628	S = 0,5384	S = 0,4768	S = 0,5939	S = 0,4764	S = 0,4794
	F = 1,5403	F = 1,4072	F = 1,4848	F = 1,4569	F = 1,4200	F = 1,6046
	J = 0,8669	J = 0,7576	J = 0,7080	J = 0,8652	J = 0,6763	J = 0,7691

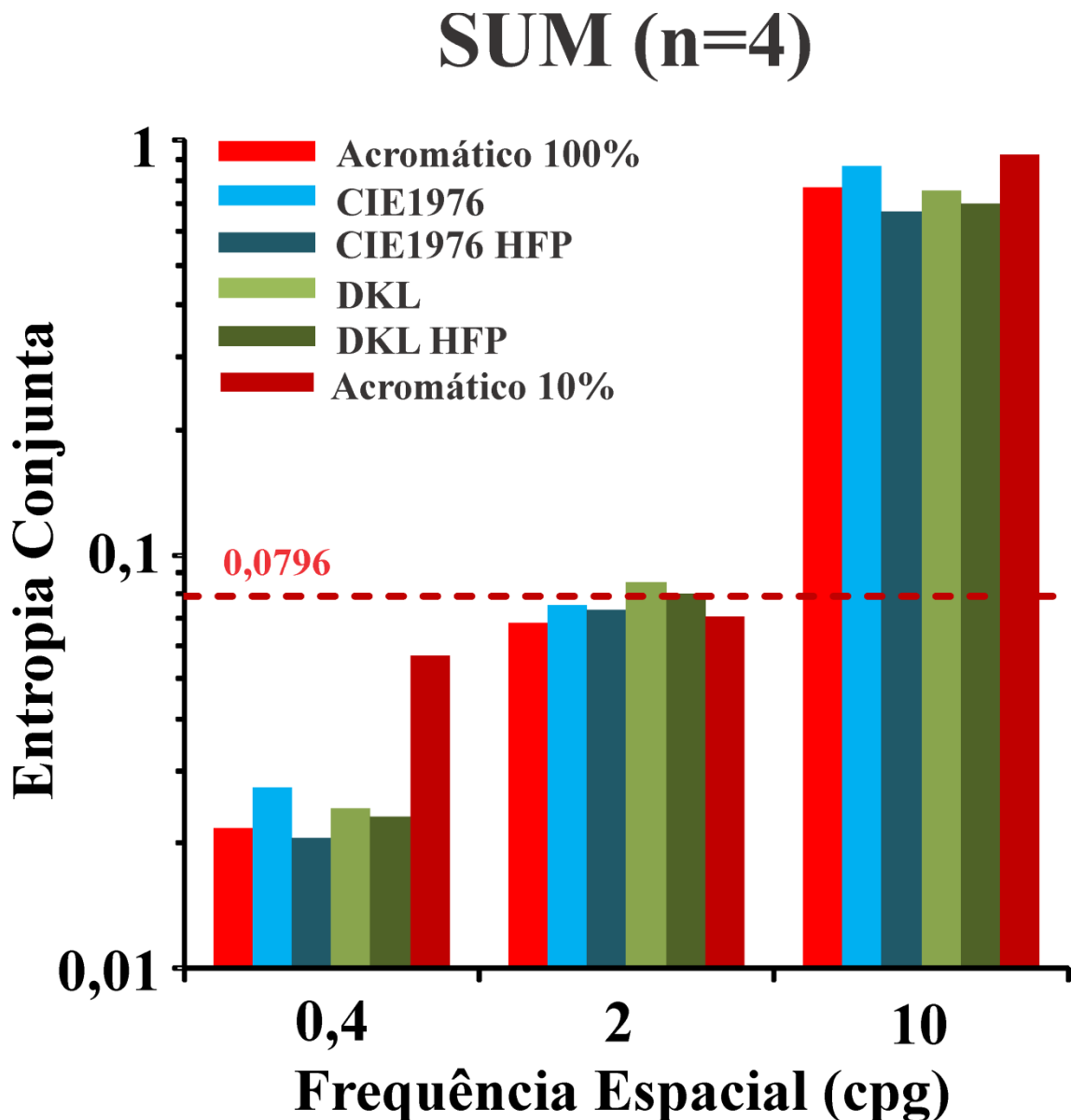
**Tabela 12.** Resultados estimados para o Sujeito SUM (“sujeito médio”), a partir dos dados experimentais dos 4 sujeitos testados, para entropia no domínio das frequências espaciais (F) e no domínio do espaço (S). A partir de F e S foi calculada a entropia conjunta (J) usando-se a Equação 29. Observe-se que em algumas condições de estimulação visual, a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para funções de Gábor processadas em sistemas lineares, 0,0796 (indicadas em vermelho). O contraste agregado dos cones é indicado entre parênteses em cada caso.

Frequência Espacial (cpg)	Condições do Teste					
	Acromático (10%)	DKL (17%)	DKL-HFP (17%)	CIE (17%)	CIE-HFP (17%)	Acromático (100%)
0,4	S = 0,4777	S = 0,3645	S = 0,3705	S = 0,3746	S = 0,3568	S = 0,3831
	F = 0,1196	F = 0,0670	F = 0,0627	F = 0,0732	F = 0,0579	F = 0,0570
	J = 0,0572	J = 0,0243	J = 0,0233	J = 0,0273	J = 0,0206	J = 0,0219
2	S = 0,3752	S = 0,3757	S = 0,4094	S = 0,3856	S = 0,3819	S = 0,3888
	F = 0,1619	F = 0,2290	F = 0,1974	F = 0,1953	F = 0,1927	F = 0,1763
	J = 0,0607	J = 0,0859	J = 0,0807	J = 0,0752	J = 0,0735	J = 0,0686
10	S = 0,5628	S = 0,5384	S = 0,4768	S = 0,5939	S = 0,4764	S = 0,4794
	F = 1,5403	F = 1,4072	F = 1,4848	F = 1,4569	F = 1,4200	F = 1,6046
	J = 0,8669	J = 0,7576	J = 0,7080	J = 0,8652	J = 0,6763	J = 0,7691

Para a maioria das condições de estimulação, os valores médios foram semelhantes aos valores do Sujeito SUM, não havendo diferença estatisticamente significativa entre os dois grupos de resultados (Teste t de Student bicaudal,  $P > 0,05$ ). Dessa forma, os cálculos subsequentes e a discussão dos resultados foram feitos usando-se apenas os valores do Sujeito SUM, os quais são apresentados condensadamente na Tabela 12.

Na Figura 45 são apresentados em dois formatos os resultados das estimativas de entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais para o Sujeito SUM. Como mencionado anteriormente, os resultados foram obtidos estimulando-se o sistema visual com estímulos modelados por funções de Gábor. Na Figura 45, os resultados são apresentados em função da frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual. Os resultados foram obtidos usando-se seis tipos diferentes de estímulos visuais em cada um dos 4 sujeitos, cujos dados foram usados para compor o Sujeito SUM: estímulos acromáticos, contraste espacial de cones 100%;

estímulos verde-vermelhos CIE1976, contraste agregado espacial de cones 17%, com e sem correção equiluminante com HFP; estímulos verde-vermelhos definidos DKL, contraste agregado espacial de cones 17%, com e sem correção equiluminante com HFP; estímulos acromáticos, contraste espacial de cones 10%.



**Figura 45.** Entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais para o Sujeito SUM (“sujeito médio”). Esses resultados são apresentados em função da frequência espacial da senóide constitutiva da função de Gábor usada como estímulo visual. Seis condições diferentes de estimulação visual foram investigadas nos mesmos 4 sujeitos cujos resultados foram usados para compor o Sujeito SUM: estímulos acromáticos, contraste 100% e 10%; estímulos verde-vermelhos CIE1976, contraste 17%, com e sem

correção equiluminante com HFP; estímulos verde-vermelhos DKL, contraste 17%, com e sem correção equiluminante com HFP. A entropia conjunta nesses níveis de contraste espacial aumenta consistentemente em função da frequência espacial, sendo menor em 0,4 cpg, intermediária em 2 cpg e maior em 10 cpg para todas as condições de estimulação. Em cada frequência espacial, os valores de entropia conjunta foram semelhantes nas condições de contraste espacial testadas, com exceção da condição acromática com 10% de contraste, na qual para 0,4 cpg a entropia conjunta foi maior do que nas demais condições para essa frequência espacial. A linha tracejada corresponde ao mínimo teórico da entropia conjunta para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0,0796 (Daugman, 1985). Especialmente na frequência espacial baixa, 0,4 cpg, a entropia conjunta ficou abaixo desse mínimo, resultado sugestivo de que nessas frequências espaciais e nesses contrastes cromáticos e acromáticos, dois ou mais mecanismos interagem de forma não linear para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais.

A entropia conjunta nesses níveis de contraste aumenta consistentemente em função da frequência espacial, sendo menor em 0,4 cpg, intermediária em 2 cpg e maior em 10 cpg para todas as condições de estimulação. Em cada frequência espacial, os valores de entropia conjunta foram semelhantes em cinco das seis condições de contraste espacial testadas. A exceção foi a condição acromática com contraste 10%, na qual a entropia conjunta foi significativamente maior em 0,4 cpg do que nas demais condições para essa frequência espacial. Especialmente na frequência espacial baixa, 0,4 cpg, a entropia conjunta ficou abaixo do mínimo teórico para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas, 0,0796 (Daugman, 1985). Esse resultado é sugestivo de que nessas frequências espaciais e nesses níveis de contraste espacial acromático e cromático, existem interações não lineares entre dois ou mais mecanismos para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais.

## **8 DISCUSSÃO**

### **8.1 ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES FREQUÊNCIAS ESPACIAIS E CONTRASTES ESPACIAIS ACROMÁTICOS**

A entropia conjunta pode ser usada no estudo do sistema visual para medir a capacidade do sujeito de fazer discriminações entre estímulos definidos simultaneamente em pares de domínios relacionados pela transformada de Fourier. Neste trabalho, foram usados métodos psicofísicos para avaliar a entropia conjunta do sistema visual nos domínios do espaço e das frequências espaciais – dois domínios que atendem aquela condição por serem relacionados pela transformada de Fourier – numa gama de níveis de contraste espacial acromático. A tarefa psicofísica consistiu na discriminação entre dois estímulos cuja luminância variava de acordo com funções de Gábor compostas por uma senóide unidimensional horizontal envolvida por uma função gaussiana bidimensional. Esses estímulos diferiam seja na frequência espacial da senóide, a qual variava em torno de 0,4 cpg, 2cpg ou 10 cpg, seja na extensão espacial da gaussiana, a qual variava em torno de 1 grau de desvio padrão. Assim, foram feitas doze medidas de entropia conjunta em experimentos nos quais os sujeitos discriminavam estímulos em quatro níveis de contraste espacial acromático com as seguintes características: a) frequências espaciais em torno de 0,4 cpg e extensões espaciais próximas de 1 grau; b) frequências espaciais em torno de 2 cpg e extensões espaciais próximas de 1 grau; c) frequências espaciais em torno de 10 cpg e extensões espaciais próximas de 1 grau.

Nas três frequências espaciais, a entropia conjunta diminuiu acentuadamente com o aumento do contraste acromático. A diminuição da entropia conjunta com o aumento do contraste acromático nas frequências espaciais alta (10 cpg) e intermediária (2 cpg) ocorreu de forma paralela, porém os valores para 2 cpg foram sempre menores que os valores para

10 cpg. Entretanto, a diminuição da entropia conjunta na frequência espacial baixa (0,4 cpg) foi muito mais acentuada que nas duas outras frequências espaciais, de tal forma que se em contraste baixo (2%) a entropia conjunta para 0,4 cpg / 1 grau foi cerca de 3,5 vezes **maior** do que para 2 cpg / 1 grau, em contrast alto (100%) a entropia conjunta para 2 cpg / 1 grau foi cerca de 2,9 vezes **maior** do que para 0,4 cpg / 1 grau (Figura 23).

Além disso, nas frequências espaciais baixa (0,4 cpg) e intermediária (2 cpg) e nos níveis altos de contraste (10% e 100%), a entropia conjunta atingiu valores menores do que o mínimo teórico para sistemas lineares (DAUGMAN, 1985). Esses resultados sugerem que ocorrem interações não lineares de dois ou mais mecanismos visuais nesses níveis altos de contraste para a transmissão de frequências espaciais baixas e intermediárias.

## 8.2 INTERAÇÕES NÃO LINEARES NA VIA VISUAL

A diminuição da entropia conjunta com o aumento do contraste acromático do estímulo em todas as frequências espaciais por si só é sugestiva de que ocorrem interações complexas entre os mecanismos que convergem nos níveis mais altos do processamento visual de frequência espacial. Essa sugestão torna-se mais forte nas frequências espaciais baixa (0,4 cpg) e intermediária (2 cpg), onde a entropia conjunta atingiu valores abaixo do mínimo teórico para sistemas lineares. E essa sugestão torna-se ainda mais forte na frequência espacial baixa (0,4 cpg), onde a diminuição de entropia conjunta com o contraste acromático segue uma curva acentuada, atingindo valores quatro vezes menores do que o mínimo teórico em 100% de contraste acromático.

Os resultados deste trabalho foram obtidos usando-se métodos psicofísicos e, por conseguinte, o sítio das interações não lineares mencionadas pode estar localizado em qualquer estágio da via visual ou mesmo pode ser resultado da combinação de mecanismos residentes em vários desses estágios. Essas interações não lineares podem já estar presentes

nos neurônios subcorticais que projetam no cortex visual primário (KREMERS *et al.*, 2004b) e/ou podem originar-se da interação de duas ou mais vias no próprio córtex visual primário.

Kremers *et al.* (2004b) descreveram um tipo novo de interação não linear dependente de contraste entre o centro e a periferia do campo receptivo de neurônios do NGL de primatas. Essa não linearidade estava presente em todas as classes neuronais do NGL – M, P e K – e podia ser correlacionada adequadamente com os resultados de experimentos psicofísicos realizados usando condições de estimulação visual semelhantes. Nesses experimentos foram utilizados dois estímulos acromáticos circulares concêntricos, cujas luminâncias variavam senoidalmente no tempo com a mesma frequência temporal, e foi observado que a percepção da intensidade do flicker no estímulo central era afetada pela presença do estímulo periférico (KREMERS *et al.*, 2004b). Esse efeito psicofísico foi correlacionado com as interações entre os centros e as periferias dos campos receptivos dos neurônios do NGL de várias classes, inclusive aqueles das vias M e P (KREMERS *et al.*, 2004b). Foram encontradas semelhanças qualitativas entre os dados obtidos das respostas neuronais e os dados psicofísicos, sugerindo que a base fisiológica das interações espaciais medidas psicofisicamente está presente nas vias visuais já ao nível do NGL (KREMERS *et al.*, 2004b). Os resultados dos experimentos de Kremers *et al.* (2004b) demonstraram que existem não linearidades nas interações centro-periferia dos campos receptivos dos neurônios do NGL, semelhantes aquelas das interações centro-periferia observada em experimentos psicofísicos, que são influenciadas pelo contraste acromático do estímulo visual, e cuja possível fonte reside na via retino-genículo-cortical.

Em outros experimentos psicofísicos, Teixeira *et al.* (2011) isolaram e investigaram as interações laterais subcorticais e corticais que participam da percepção de flicker usando estímulos semelhantes aos de Kremers *et al.* (2004b). Nesses experimentos, os estímulos

foram apresentados monopticamente e dicópticamente para isolar os componentes subcorticais e corticais do fenômeno. Os resultados indicaram que tanto as interações laterais subcorticais como as interações laterais corticais modulavam a percepção de flicker (TEIXEIRA *et al.*, 2011).

### **8.3 ENTROPIA CONJUNTA PARA OS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS EM DIFERENTES FREQUÊNCIAS ESPACIAIS E CONTRASTES ESPACIAIS CROMÁTICOS VERDE-VERMELHOS**

O estudo da entropia conjunta com estímulos espaciais acromáticos foi orientado pela literatura dos canais de processamento paralelo visual demonstrando que os neurônios das vias M, P e K podem ser estimulados simultaneamente em níveis altos de contraste, enquanto em baixos níveis de contraste somente a via M é estimulada (KAPLAN & SHAPLEY, 1986; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990; 1994, 2000; KREMERS *et al.*, 1992, 1993; SOLOMON *et al.*, 1999). Entretanto, como já mencionado ao longo desse trabalho, as vias M e P também respondem a outro tipo de contraste espacial, o contraste espacial verde-vermelho (DERRINGTON *et al.*, 1984; LEE *et al.*, 1988, 1989a, 1989b, 1989c, 1990, 1994, 2000; KREMERS *et al.*, 1992, 1993). As respostas das células P ao contraste verde-vermelho são robustas, seguindo o primeiro harmônico de estímulos periódicos e apresentam alta sensibilidade ao contraste espacial e temporal. Por outro lado, embora as células M sejam “cegas ao verde-vermelho”, elas também respondem a esse tipo de contraste, com uma resposta menor e seguindo o segundo harmônico de estímulos periódicos. A aparente contradição pode ser melhor descrita pela assertiva de que as células M são capazes de sinalizar uma mudança do verde para o vermelho ou do vermelho para o verde, porém não são capazes de atribuir um sinal a essa mudança (KREMERS *et*



*al.*, 2004a). Finalmente, não há evidência clara do envolvimento da via K no processamento de estímulos verde-vermelhos, de tal forma que elas não serão consideradas nessa parte da discussão dos resultados.

Assim, tanto as células P quanto as células M podem contribuir para o contraste espacial verde-vermelho, possivelmente numa situação inversa ao do contraste espacial acromático – a via P respondendo isoladamente a contrastes baixos e as duas vias, M e P, respondendo em níveis altos de contraste. Essa informação foi usada para dirigir os dois últimos experimentos, onde foram empregados estímulos verde-vermelhos para avaliar a entropia conjunta em níveis relativamente altos de contraste, entre 10% e 100% de contraste agregado dos cones. O segundo e terceiro experimento diferem no ajuste fino da condição de equiluminância, o qual foi obtido apenas no terceiro experimento pelo emprego de HFP a 20 Hz. A Função de Luminosidade Fotópica ( $V\lambda$ ) especifica a eficiência de um estímulo luminoso de um dado comprimento de onda de excitar o sistema visual e seu valor médio pode ser encontrado para a população aplicando-se uma variedade de testes psicofísicos (LENNIE *et al.*, 1993). Pode ser encontrada a condição de equiluminância para um indivíduo médio para quaisquer pares de cores ajustando-se suas intensidades de acordo com  $V\lambda$ . Como uma série de características individuais podem variar – absorção espectral do cristalino, absorção espectral do pigmento macular, densidade relativa dos cones M, L e S, entre outras – um ajuste fino da condição de equiluminância precisa ser realizado para cada indivíduo. No segundo experimento a condição de equiluminância foi obtida apenas para o sujeito médio, enquanto no terceiro experimento além disso foi feito o ajuste fino empregando-se HFP. Entretanto, os valores de entropia conjunta obtidos nas duas condições cromáticas e nas três frequências espaciais foram bastante similares, atestando a natureza robusta do método empregado e do efeito visual estudado (Figura 45).

As comparações da Figura 45 foram feitas em níveis relativamente altos de contraste, entre 10% e 100% de contraste agregado dos cones. Portanto a discussão dos resultados fica restrita a esses níveis altos de contraste. A entropia conjunta nesses níveis de contraste espacial aumenta consistentemente em função da frequência espacial, sendo menor em 0,4 cpg, intermediária em 2 cpg e maior em 10 cpg para todas as condições de estimulação. Em cada frequência espacial, os valores de entropia conjunta foram semelhantes em cinco das seis condições de contraste espacial testadas. A exceção foi a condição acromática com contraste 10%, na qual a entropia conjunta foi significativamente maior em 0,4 cpg.

Especialmente na frequência espacial baixa, 0,4 cpg, a entropia conjunta ficou abaixo do mínimo teórico para transmissão de funções de Gábor unidimensionais por um sistema compreendendo apenas interações lineares entre seus subsistemas (DAUGMAN, 1985). Esse resultado é sugestivo de que nessas frequências espaciais e nesses níveis de contraste espacial acromático e verde-vermelho, existem interações não lineares entre dois ou mais mecanismos para dar suporte ao sistema visual na realização das tarefas comportamentais. No presente estado de conhecimento sobre as bases funcionais da visão de cores, pode-se supor que esses mecanismos seriam a resposta das células P ao primeiro harmônico dos estímulos verde-vermelhos e a resposta das células M ao segundo harmônico desses estímulos.

#### **8.4 INTEGRAÇÃO CORTICAL E COMPORTAMENTO VISUAL**

Usando argumentos computacionais, foi proposto que o desempenho do sistema visual em diversas tarefas comportamentais necessita que nos seus níveis mais altos ele tenha acesso à informação fornecida tanto pela via M quanto pela via P e que ele realize um tipo de processamento concorrente dessa informação (VAN ESSEN *et al.*, 1992). Esse

acesso simultâneo à informação de vias diferentes pode ocorrer em populações neuronais que executem diversas formas de operações, em alguns casos lineares, noutros não lineares.

Operações lineares e não lineares são encontradas em diversas situações na via visual. Por exemplo, os *outputs* das diferentes classes de cones são processados aditivamente na via M e subtrativamente na via P e na via das células biestratificadas pequenas, portanto interações lineares relativamente simples. Por outro lado, dependendo do nível de iluminância retiniana, os circuitos neurais retinianos processam os sinais dos bastonetes (níveis baixos de luz) ou dos cones (níveis altos de luz); essa é uma forma de operação não linear.

Argumentos semelhantes podem ser considerados quando: (i) é tentado mapear as vias retino-genículo-corticais M e P nas vias corticais dorsal e ventral que se originam das áreas corticais visuais iniciais e terminam nas regiões posterior parietal or inferior temporal do córtex cerebral (LIVINGSTONE & HUBEL, 1987); (ii) é testado se o reconhecimento de alguns estímulos depende da integração da informação fornecida simultaneamente pelas vias dorsal e ventral (FARIFAR *et al.*, 2009).

Existem vários locais no córtex cerebral onde tem sido demonstrado a convergência de informação de várias vias corticais. Um exemplo de integração cortical de sinais que trafegam nas vias dorsal e ventral ocorre na área dorsomedial do *Callithrix jacchus* (ROSA *et al.*, 2009). A área dorsomedial é uma área do córtex cerebral importante para fornecer o *input* visual usado para guiar os movimentos corporais e também importante pela sua participação noutras funções que requerem integração através de largas porções do sistema visual, incluindo as áreas que processam a percepção do próprio movimento e o completamento de contornos. A injeção de traçadores retrógrados em toda a extensão da área dorsomedial mostrou que projeções ortógradas de V1 e V2 correspondem à metade

dos *inputs* para a área dorsomedial e que a vasta maioria das demais projeções vêm de outras áreas corticais organizadas topograficamente tanto de projeções extraestriadas provindo de áreas corticais tanto do sistema dorsal quanto do sistema ventral (ROSA *et al.*, 2009).

O córtex frontoparietal é uma região cerebral de reconhecida importância para o controle cognitivo, acreditando-se que um mecanismo fundamental desse controle seja a atenção seletiva à informação relevante para a tarefa comportamental que está sendo realizada (WOOLGAR *et al.*, 2011). As propriedades das células do córtex frontoparietal são altamente dinâmicas, codificando seletivamente a informação requerida para a tarefa comportamental que está sendo executada (DUNCAN, 2001). Usando imageamento cerebral com ressonância magnética nuclear funcional (fMRI) do córtex frontoparietal humano, foi demonstrado que existe uma propriedade cortical criticamente importante para o funcionamento dessa região cerebral – sua configuração dinâmica na codificação de informação crítica para cada tarefa comportamental (WOOLGAR *et al.*, 2011). Quando as exigências da tarefa tornavam a informação perceptual mais difícil de discriminar, as regiões frontoparietais mostravam um aumento da codificação dessa informação, sugerindo um sistema neural flexível, capaz de exercer o controle cognitivo numa larga gama de tarefas comportamentais pela representação adaptativa das propriedades das tarefas mais desafiadoras para um comportamento orientado ao objetivo bem sucedido (WOOLGAR *et al.*, 2011).

No estudo do processamento cortical do movimento também tem sido demonstrado que várias estratégias são usadas nos primeiros estágios de processamento cortical dorsal e ventral, seguidas da combinação dos resultados dessas estratégias em estágios posteriores de processamento cortical (AN *et al.*, 2012). A percepção de movimento é qualitativamente invariante através de diferentes objetos e formas, ou seja, a mesma

informação sobre movimento pode ser transmitida por diferentes sistemas físicos, e requer o processamento de sinais relativos à direção, à velocidade e ao eixo do movimento definidos por um objeto móvel (AN *et al.*, 2012). Em experimentos de estimulação visual com ruídos de campo total, imageamento óptico intrínseco e imunohistoquímica para citocromo-oxidase no macaco rhesus, foi observado que os compartimentos que processam informação sobre orientação dos estímulos visuais de V1, V2 e V4 também servem para processar os sinais de movimento associados com o eixo e a velocidade do movimento dos estímulos visuais (AN *et al.*, 2012). Essa observação de função dual desses compartimentos dão suporte direto a noção de que a representação linear das séries temporais de ativações retinotópicas podem servir como uma outra estratégia de processamento da informação sobre movimento na via ventral visual de primatas, contribuindo diretamente para análise da forma fina e do movimento (AN *et al.*, 2012). Assim, os resultados desses estudos revelam que tipos diferentes de informação sobre movimento são processados diferencialmente em compartimentos segregados e arranjos em paralelos dentro do córtex visual de primatas, antes que essas características do movimento sejam combinadas holisticamente nas áreas visuais superiores (AN *et al.*, 2012).

Um objetivo central do estudo das bases neurais da visão é relacionar a seletividade de neurônios isolados caracterizada com eletrofisiologia unitária a julgamentos perceptuais como a detecção de um padrão visual em níveis baixos de contraste ou embebido em ruído visual (MORGENSTERN & ELDER, 2012). Essa relação encontra uma dificuldade inerente a como o sistema visual está construído: os mapas do campo visual que estão representados nas estruturas iniciais do processamento visual – retina, NGL, V1, V2 – são constituídos por elementos altamente localizados, refletindo o fato de que os neurônios nessas regiões têm campo receptivos restritos; dessa forma, a detecção de padrões globais

pelo sistema visual implica na existência de um mecanismo para somar a atividade de muitos neurônios cujos campos receptivos juntos cubram grandes extensões do campo visual. Morgenstern e Elder (2012) aproveitaram-se da existência de não linearidades na somação espacial para estimar as propriedades desses mecanismos localizados nos estágios iniciais do sistema visual a partir das respostas comportamentais a estímulos globais. Eles mostraram que a sintonia dos mecanismos de detecção local estimada a partir de dados comportamentais humanos é consistente em linhas gerais com a sintonia dos neurônios de V1 de primatas estudados isoladamente com métodos eletrofisiológicos. Os resultados de Morgenstern e Elder (2012) de certa forma dão suporte à tentativa deste trabalho de relacionar as medidas de entropia conjunta comportamentais em seres humanos às interações que ocorrem entre neurônios isolados das vias retino-genículo-estriadas do homem e de outros primatas.

Um objeto que difere marcadamente dos objetos a sua volta parece saltar à vista aparentemente sem necessidade de nenhum esforço especial por parte do observador. Acredita-se que isso se deve a mecanismos cerebrais de busca que são altamente eficientes, mas não está esclarecido se essa busca eficiente é na verdade um processo bottom-up que não exige esforço ou se ela também envolve regiões do cortex pré-frontal geralmente associadas com atenção sustentada top-down (OSSANDÓN *et al.*, 2012). Ossandón *et al.* (2012) utilizaram eletroencefalografia intracraniana (iEEG) em pacientes epiléticos para identificar as regiões subjacentes à busca visual, revelando um aumento sustentado de energia numa larga banda gama (50-150 Hz) ao longo de toda a duração do processo de busca e que em toda a extensão da rede atencional dorsal tanto em busca eficiente quanto ineficiente. Eles demonstraram que a busca eficiente não depende exclusivamente de processos bottom-up transitórios nas áreas visuais, mas é mediada por atividade gama sustentada no córtex pré-frontal lateral dorsal, no córtex cingulado anterior, no córtex

parietal superior e no campo ocular frontal. Os seus resultados suportam a hipótese de que a busca visual ativa envolve a rede atencional parietofrontal e, dessa forma, recursos atencionais executivos, independentemente da saliência do alvo. Esses resultados são importantes para entendermos como os mecanismos corticais podem lançar mão da informação fornecida pelas diversas vias visuais nos mecanismos de busca visual e utilizá-la sinergicamente com os mecanismos de ativação intrínsecos corticais.

Em trabalhos anteriores, Silveira LCL *et al.* têm proposto que as vias M e P realizam análises sobrepostas e simultâneas do campo visual usando estratégias diferentes de minimização de entropia conjunta (SILVEIRA LCL, 1996; SILVEIRA LCL & DE MELLO JR, 1998; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Esta estratégia permite os neurônios visuais de ordem superior possam combinar os *inputs* M e P de formas diferentes e poderia explicar porque os *inputs* M e P precisam convergir nos níveis mais altos do sistema visual mesmo após terem sido mantidos separados nos níveis subcorticais (SILVEIRA LCL, 2004a; SILVEIRA LCL *et al.*, 2008). Por exemplo, Palmer *et al.* mediram independentemente a extensão do campo receptivo e a banda de resposta de frequências espaciais de células simples do córtex visual do gato e observaram que a localização no espaço e nas frequências espaciais só poderia ser explicada através de interações não lineares corticais (PALMER *et al.*, 1991). Os resultados no córtex visual do gato obtidos por Palmer *et al.* podem ser interpretados em valores de entropia conjunta para os domínios do espaço e das frequências espaciais. Ou seja, esses valores para as células simples corticais é menor do que o mínimo previsto pela Análise de Sistemas Lineares e só podem ser atingidos pela combinação nas células corticais de informação fornecida por vias retino-genículo-corticais como, por exemplo, a via das células  $\alpha$  e a via das células  $\beta$  (SILVEIRA LCL, 1996).

## 8.5 VIAS M E P NO NÍVEL DO CÓRTEX VISUAL PRIMÁRIO E VIAS DORSAL E VENTRAL NO CÓRTEX CEREBRAL

Neste trabalho foi testada a hipótese de que interações não lineares nos níveis mais altos do sistema visual podem dotar o sujeito com a capacidade de realizar tarefas visuais diferentes com contribuições diferentes das suas diversas vias visuais (SILVEIRA LCL, 2004a; SILVEIRA *et al.*, 2008). As vias visuais, tais como as vias M e P, originam-se das mesmas regiões da retina e são mantidas separadas até atingir as camadas de entrada de V1 – camadas 4C $\alpha$  e 4C $\beta$  para as vias M e P, respectivamente (LUND, 1988). Neste nível, uma proporção de células corticais exibem uma mistura de propriedades M e P, especialmente na zona central da camada 4C (LACHICA *et al.*, 1992; YOSHIOKA *et al.*, 1994; NEALEY & MAUNSELL, 1994). Outros neurônios, localizados respectivamente nas zonas mais dorsais e ventrais da camada 4C, têm propriedades que representam de forma mais pura as propriedades das vias M e P (YOSHIOKA *et al.*, 1994).

Em níveis posteriores a V1, ao longo da via visual, a informação visual flui através de uma série de áreas corticais, por duas vias corticais – as vias dorsal e ventral. Várias hipóteses foram propostas para atribuir propriedades e significados funcionais específicos a essas vias, tais como processamento da informação sobre posição dos objetos e forma dos objetos (UNGERLEIDER & MISHKIN, 1984), movimento e cor (LIVINGSTONE & HUBEL, 1987), e ação e percepção (MILNER & GOODALE, 1995, 2006), respectivamente. Apesar de demonstrações de que as vias M e P exibem algum grau de segregação nas suas conexões córtico-corticais e que os neurônios corticais localizados nos níveis hierárquicos mais elevados do sistema visual também exibem algum grau de especificidade M e P nas propriedades dos campos receptivos de seus neurônios (LUND & BOOTHE, 1975; LIVINGSTONE & HUBEL, 1987; DEYOE & VAN ESSEN, 1985; SHIPP & ZEKI, 1985), é geralmente difícil mapear seja anatomicamente seja



fisiologicamente, sugerindo que exista um certo grau de mistura dos *inputs* M e P nessas células corticais.

Os resultados deste trabalho sugerem que a discriminação de estímulos no sistema visual nos domínios do espaço e das frequências espaciais requer interações não lineares de diferentes subsistemas ao longo da via visual, seja em níveis subcorticais, seja em V1 ou em níveis mais altos. A interação entre as vias M e P em V1 é uma possibilidade atrativa tanto em termos anatômicos como fisiológicos para representar a fonte dessas não linearidades.

## **9 PUBLICAÇÕES ORIUNDAS DESTE TRABALHO**

Os resultados preliminares deste plano de dissertação foram publicados como trabalho resumido em eventos científicos locais (SILVEIRA VA & SILVEIRA LCL, 2007, 2008) e internacionais (SILVEIRA VA *et al.*, 2008, 2011, 2012), e como trabalho completo em periódico nacional (SILVEIRA LCL *et al.*, 2008) e internacional (SILVEIRA VA *et al.*, 2014).

## **10 FUTURO DESSA INVESTIGAÇÃO CIENTÍFICA**

Pretendemos dar continuidade a esse trabalho com estímulos definidos com funções de Gábor circulares, isto é, no qual tanto a frequência espacial quanto a extensão espacial variem nas duas dimensões. Além disso, pretendemos também investigar a diferença entre entropia no espaço definida como precisão na avaliação da extensão espacial e definida como precisão na avaliação da posição espacial.

Numa segunda série de experimentos, pretendemos trabalhar simultaneamente com as três dimensões da imagem retiniana e suas transformadas de Fourier, ou seja, espaço bidimensional, tempo, frequência espacial bidimensional e frequência temporal. Com esse tipo de estímulo será possível aproximarmos a situação experimental da situação natural da visão humana.

Do ponto da visão de cores, pretendemos explorar as três dimensões cardeais: branco-preta, azul-amarela e verde-vermelha, tanto definidas no Espaço de Cores DKL, como definidas pelas cores puras.

## 11 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AN, X.; GONG, H.; QIAN, L.; WANG, X.; PAN, Y.; ZHANG, X.; YANG, Y. & WANG, W. (2012). Distinct functional organizations for processing different motion signals in V1, V2, and V4 of macaque. **Journal of Neuroscience**, v. 32, p. 13363-13379.

ANDRADE DA COSTA, B.L.S. & HOKOÇ, J.L. (2000). Photoreceptor topography of the retina in the New World monkey *Cebus apella*. **Vision Research**, v. 40, p. 2395-2409.

ARAÚJO, C.S.; SOUZA, G.S.S.; GOMES, B.D. & SILVEIRA, L.C.L. (2013). Visual evoked cortical potential (VECP) elicited by sinusoidal gratings controlled by pseudo-random stimulation. **PLoS One**, v. 8, e70207, p. 1-11.

BARBONI, M.T.S.; GOMES, B.D.; SOUZA, G.S.; RODRIGUES, A.R.R.; VENTURA, D.F. & SILVEIRA, L.C.L. (2013). Chromatic spatial contrast sensitivity estimated by visual cortical evoked potential and psychophysics. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 46, p. 154-163.

BEAR, M.F.; CONNORS, B.W. & PARADISO, M.A. (2001). **Neuroscience: Exploring the Brain**. Second edition. Baltimore, Maryland, U.S.A.: Lippincott Williams & Wilkins, 855 p.

BOTELHO DE SOUZA, C.R. (1995). **Sistema de Avaliação Visual: Análise Orientada a Objetos Utilizando a Metodologia OMT**. Trabalho de Conclusão de Curso de

Graduação em Ciência da Computação. Belém, Pará: Universidade Federal do Pará, Centro de Ciências Exatas e Naturais, 1995, 84 p.

BOUKERROUI, D.; NOBLE, J.A. & BRADY, M. (2004). On the choice of band-pass quadrature filters. **Journal of Mathematical Imaging and Vision**, v. 21, p. 53-80.

BOWMAKER, J.K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. **Eye (London)**, v. 12, p. 541-547.

BOWMAKER, J.K. (2008). Evolution of vertebrate visual pigments. **Vision Research**, v. 48, p. 2022-2041.

BOYCOTT, B.B. & DOWLING, J.E. (1969). Organization of the primate retina: light microscopy. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 255, p. 109-184.

BOYCOTT, B.B. & WÄSSLE, H. (1991). Morphological classification of bipolar cells of the primate retina. **European Journal of Neuroscience**, v. 3, p. 1069-1088.

BRACEWELL, R.N. (1986). **The Fourier Transform and its Application**. Second edition, revised. New York, New York, U.S.A.: McGraw-Hill Book Company, 474 p.

BRAINARD, D.H. (1996). Cone contrast and opponent modulation color spaces. In: KAISER, P.K. & BOYNTON, R.M. (editors). **Human Color Vision**, second edition, pp. 563-579. Washington, District of Columbia, U.S.A.: Optical Society of America, 652 p.

BUCHSBAUM, G. & GOTTSCHALK, A. (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina. **Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 220, p. 89-113.

BENEVENTO, L.A. & YOSHIDA, K. (1981). The afferent and efferent organization of the lateral geniculo-prestriate pathways in the macaque monkey. **Journal of Comparative Neurology**, v. 203, p. 455-474.

CAO, D.; LEE, B.B. & SUN, H. (2010). Combination of rod and cone inputs in parasol ganglion cells of the magnocellular pathway. **Journal of Vision**, v. 10, article 4, p. 1-15.

CASAGRANDE, V.A. (1999). The mystery of the visual system K pathway. **Journal of Physiology (London)**, v. 517, p. 630.

CHATTERJEE, S. & CALLAWAY, E.M. (2004). Parallel colour-opponent pathways to primary visual cortex. **Nature**, v. 426, p. 668-671.

CIE (1932). **Commission Internationale de l'Éclairage Proceedings, 1931**. Cambridge, England, U.K.: Cambridge University Press.

COLE, G.R. & HINE, T. (1992). Computation of cone contrasts for color vision research. **Behavior Research Methods, Instruments, & Computers**, v. 24, p. 22-27.

CRONER, L.J. & KAPLAN, E. (1995). Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. **Vision Research**, v. 35, p. 7-24.

CROOK, J.D.; PETERSON, B.B.; PACKER, O.S.; ROBINSON, F.R.; TROY, J.B. & DACEY, D.M. (2008a). Y-cell receptive field and collicular projection of parasol ganglion cells in macaque monkey retina. **Journal of Neuroscience**, v. 28, p. 11277-11291.

CROOK, J.D.; PETERSON, B.B.; PACKER, O.S.; ROBINSON, F.R.; GAMLIN, P.D.; TROY, J.B. & DACEY, D.M. (2008b). The smooth monostratified ganglion cell: evidence for spatial diversity in the y-cell pathway to the lateral geniculate nucleus and superior colliculus in the macaque monkey. **Journal of Neuroscience**, v. 28, p. 12654-12671.

CROOK, J.D.; DAVENPORT, C.M.; PETERSON, B.B.; PACKER, O.S.; PETER B. DETWILER, P.B. & DACEY, D.M. (2009). Parallel ON and OFF cone bipolar inputs establish spatially coextensive receptive field structure of blue-yellow ganglion cells in primate retina. **Journal of Neuroscience**, v. 29, p. 8372-8387.

CROOK, J.D; MANOOKIN, M.B; PACKER, O.S. & DACEY, D.M. (2011). Horizontal cell feedback without cone type-selective inhibition mediates “red–green” color opponency in midget ganglion cells of the primate retina. **Journal of Neuroscience**, v. 31, p. 1762-1772.

DACEY, D.M. (1993a). The mosaic of midget ganglion cells in the human retina. **Journal of Neuroscience**, v. 13, p. 5334-5355.

DACEY, D.M. (1993b). Morphology of a small-field bistratified ganglion cell type in the macaque and human retina. **Visual Neuroscience**, v. 10, p. 1081-1098.

DACEY, D.M. & BRACE, S. (1992). A coupled network for parasol but not midget ganglion cells in the primate retina. **Visual Neuroscience**, v. 9, p. 279 -290.

DACEY, D.M. & LEE, B.B. (1994). The blue-ON opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. **Nature**, v. 367, p. 731-735.

DACEY, D.M. & PACKER, O.S. (2003). Colour coding in the primate retina: diverse cell types and cone-specific circuitry. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 13, p. 421-427.

DACEY, D.M. & PETERSEN, M.R. (1992). Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.**, v. 89, p. 9666-9670.

DACEY, D.M.; PETERSON, B.B.; ROBINSON, F.R. & GAMLIN, P.D. (2003). Fireworks in the primate retina: in vitro photodynamics reveals diverse LGN-projecting ganglion cell types. **Neuron**, v. 37, p. 15-27.

DACEY, D. M.; LIAO, H.W.; PETERSON, B.B.; ROBINSON, F.R.; SMITH, V.C.; POKORNY, J.; YAU, K.W. & GAMLIN, P.D. (2005). Melanopsin-expressing ganglion cells in primate retina signal colour and irradiance and project to the LGN. **Nature**, v. 433, p. 749-754.

DAUGMAN, J.G. (1980). Two-dimensional spectral analysis of cortical receptive field profiles. **Vision Research**, v. 20, p. 847-856.

DAUGMAN, J.G. (1983). Six formal properties of two-dimensional anisotropic visual filters: structural principles and frequency / orientation selectivity. **IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics**, v. 13, p. 882-887.

DAUGMAN, J.G. (1984). Spatial visual channels in the Fourier plane. **Vision Research**, v. 24, p. 891-910.

DAUGMAN, J.G. (1985). Uncertainty relation for resolution in space, spatial frequency, and orientation optimized by two-dimensional visual cortical filters. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 2, p. 1160-1169.

DAUGMAN, J.G. (1988). Complete discrete 2-D Gabor transforms by neural networks for image analysis and compression. **IEEE Transactions on Acoustics, Speech, and Signal Processing**, v. 36, p. 1169-1179.

DAUGMAN, J.G. (1989). Entropy reduction and decorrelation in visual coding by oriented neural receptive fields. **IEEE Transactions on Biomedical Engineering**, v. 36, p. 107-114.

DE LIMA, S.M.A.; SILVEIRA, L.C.L. & PERRY, V.H. (1993). The M-ganglion cell density gradient in New-World monkeys. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 26, p. 961-964.



DE LIMA, S.M.A.; SILVEIRA, L.C.L. & PERRY, V.H. (1996). Distribution of M retinal ganglion cells in diurnal and nocturnal New-World monkeys. **Journal of Comparative Neurology**, v. 368, p. 538-552.

DE LIMA, S.M.A.; AHNELT, P.K.; CARVALHO, T.O.; SILVEIRA, J.S.; ROCHA, F.A.F.; SAITO, C.A. & SILVEIRA, L.C.L. (2005). Horizontal cells in the retina of a diurnal rodent, the agouti (*Dasyprocta aguti*). **Visual Neuroscience**, v. 22, p. 707-720.

DE MONASTERIO, F.M. (1978a). Properties of concentrically organized X and Y ganglion cells of macaque retina. **Journal of Neurophysiology**, v. 41, p. 1394-1417.

DE MONASTERIO, F.M. (1978b). Center and surround mechanisms of opponent-color X and Y ganglion cells of retina of macaques. **Journal of Neurophysiology**, v. 41, p. 1418-1434.

DE MONASTERIO, F.M. (1978c). Properties of ganglion cells with atypical receptive-field organization in retina of macaques. **Journal of Neurophysiology**, v. 41, p. 1435-1449

DE MONASTERIO, F.M. & GOURAS, P. (1975). Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. **Journal of Physiology (London)**, v. 251, p. 167-195.

DE MONASTERIO, F.M.; GOURAS, P. & TOLHURST, D.J. (1975a). Trichromatic colour opponency in ganglion cells of the rhesus monkey retina. **Journal of Physiology (London)**, v. 251, p. 197-216.

DE MONASTERIO, F.M.; GOURAS, P. & TOLHURST, D.J. (1975b). Concealed colour opponency in ganglion cells of the rhesus monkey retina. **Journal of Physiology (London)**, v. 251, p. 217-229.

DERRINGTON, A.M. & LENNIE, P. (1984). Spatial and temporal contrast sensitivities of neurons in lateral geniculate nucleus of macaque. **Journal of Physiology (London)**, v. 357, p. 219-240.

DERRINGTON, A.M., KRAUSKOPF, J. & LENNIE, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. **Journal of Physiology (London)**, v. 357, p. 241-265.

DE VALOIS, R.L. (1960). Color vision mechanisms in the monkey. **Journal of General Physiology**, v. 43, p. 115-128.

DE VALOIS, R.L.; SMITH, C.J.; KITAI, S.T. & AND KAROLY, A.J. (1958). Response of single cells in monkey lateral geniculate nucleus to monochromatic light. **Science**, v. 127, p. 238-239.

DE VALOIS, R.L.; JACOBS, G.H. & ABRAMOV, I. (1964). Responses of single cells in visual system to shifts in the wavelength of light. **Science**, v. 146, p. 1184-1186.

DE VALOIS, R. L.; ABRAMOV, I. & JACOBS, G.H. (1966). Analysis of response patterns of LGN cells. **Journal of the Optical Society of America**, v. 56, p. 966-977.

DEYOE, E.A. & VAN ESSEN, D.C. (1985). Segregation of efferent connections and receptive field properties in visual area V2 of the macaque. **Nature**, v. 317, p. 58-61.

DILLER, L.; PACKER, O.S.; VERWEIJ, J.; MCMAHON, M.J.; WILLIAMS, D.R. & DACEY, D.M. (2004). L and M cone contributions to the midget and parasol ganglion cell receptive fields of macaque monkey retina. **Journal of Neuroscience**, v. 24, p. 1079-1088.

DIXON, W.J. & MASSEY JR, F.J. (1969). **Introduction to Statistical Analysis**. New York, New York, U.S.A.: McGraw-Hill, 638 p.

DREHER, B.; FUKADA, Y. & RODIECK, R.W. (1976) Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates. *Journal of Physiology (London)*, v. 258, p. 433-452.

DUNCAN, J. (2001). An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex. **Nature Review Neuroscience**, v. 2, p. 820-829.

EVANS, E.F. (1982). Basic physics and psychophysics of sound. In: BARLOW, H.B. & MOLLON, J.D. (editors) **The Senses**, p. 239-259. Cambridge, England, U.K.: Cambridge University Press, 490 p.

FARIVAR, R.; BLANKE, O. & CHAUDHURI, A. (2009). Dorsal-ventral integration in the recognition of motion-defined unfamiliar faces. **Journal of Neuroscience**, v. 29, p. 5336-5342.

FINLAY, B.L.; FRANCO, E.C.S.; YAMADA, E.S.; CROWLEY, J.C.; PARSONS, M.P.; MUNIZ, J.A.P.C. & SILVEIRA, L.C.L. (2008). Number and topography of cones, rods and optic nerve axons in New and Old World primates. **Visual Neuroscience**, v. 25, p. 289-299.

GÁBOR, D. (1946). Theory of communication. **Journal of the Institute of Electrical Engineering**, v. 93, p. 429-457.

GÁBOR, D. (1992). Holography, 1948-1971. Nobel Lecture, December 11, 1971. In: LUNDQVIST, S. (editor) **Nobel Lectures, Physics 1971-1980**. Singapore, Singapore: World Scientific Publishing, 616 p.

GEGENFURTNER, K.R. & KIPER, D.C. (2003). Color vision. **Annual Review of Neuroscience**, v. 26, p. 181-206.

GHOSH, K.K. & GRÜNERT, U. (1999). Synaptic input to small bistratified (blue-on) ganglion cells in the retina of a New World monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 413, p. 417-428.

GHOSH, K.K.; GOODCHILD, A.K.; SEFTON, A.E. & MARTIN, P.R. (1996). The morphology of retinal ganglion cells in the New World marmoset monkey *Callithrix jacchus*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 366, p. 76-92.

GIELEN, C.C.A.M.; VAN GISBERGEN, J.A.M. & VENDRIK, A.J.H. (1982). Reconstruction of cone-system contributions to responses of colour-opponent neurones in monkey lateral geniculate. **Biological Cybernetics**, v. 44, p. 211-221.

GLOVER, S. (2004). Separate visual representations in the planning and control of action. **Behavioral and Brain Sciences**, v. 27, p. 3-78.

GOMES, F.L.; SILVEIRA, L.C.L.; SAITO, C.A. & YAMADA, E.S. (2005). Density, proportion, and dendritic coverage of retinal ganglion cells of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 38, p. 915-924.

GOURAS, P. (1968) Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. **Journal of Physiology (London)**, v. 199, p. 533-547.

GUILD, J. (1932). The colorimetric properties of the spectrum. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London A Containing Papers of a Mathematical or Physical Character**, v. 230, p. 149-187.

HAMER, R.D.; SOUZA, G.S.; COSTA, T.L.; GOMES, B.D.; SILVEIRA, L.C.L. & VENTURA, D.F. (2012). Mapping the spatiotemporal (S-T) domain and gain of putative

M- and P-dominated limbs of the human cortical contrast response function (CRF) using the sweep VEP (sVEP). The Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Annual Meeting Abstract Search and Program Planner, Fort Lauderdale, Florida. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, v. 53, E-Abstract 5715/A130.

HASHEMI-NEZHAD, M.; BLESSING, E.M.; DREHER, B. & MARTIN, P.R. (2008). AM Segregation of short-wavelength sensitive (“blue”) cone signals among neurons in the lateral geniculate nucleus and striate cortex of marmosets **Vision Research**, v. 48, p. 2604-2614.

HENDRY, S.H.C. & REID, R.C. (2000). The koniocellular pathway in primate vision. **Annual Review of Neuroscience**, v. 23, p. 127-153.

HICKS, T.P.; LEE, B.B. & VIDYASAGAR, T.R. (1983). The responses of cells in the macaque lateral geniculate nucleus to sinusoidal gratings. **Journal of Physiology (London)**, v. 337, p. 183-200.

HUNT, R.W.G. (1987). **Measuring Colour**. Chichester, England, U.K.: Ellis Horwood, 221 p.

JAYNES, E.T. (1957). Information theory and statistical mechanics. **Physical Review**, v. 106, p. 620-630.

JAYNES, E.T. (1982). **E. T. Jaynes: Papers on probability, statistics and statistical physics**. ROSENKRANTZ, R. D. (editor). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 434 p.

JACOBS, G.H. & DE VALOIS, R.L. (1965). Chromatic opponent cells in squirrel monkey lateral geniculate nucleus. **Nature**, v. 206, p. 487-489.

KAISER, P.K. (1988). Sensation luminance: a new name to distinguish CIE luminance from luminance dependent on an individual's spectral sensitivity. **Vision Research**, v. 28, p. 455-456.

KAO, Y.H & STERLING, P. (2006). Displaced GAD65 amacrine cells of the guinea pig retina are morphologically diverse. **Visual Neuroscience**, v. 23, p. 931-939.

KAPLAN, E. & SHAPLEY, R.M. (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. **Proceedings of National Academy of Science of the U.S.A.**, v. 83, p. 2755-2757.

KILAVIK, B.E.; SILVEIRA, L.C.L. & KREMERS, J. (2003). Centre and surround responses of marmoset lateral geniculate neurones at different temporal frequencies. **Journal of Physiology (London)**, v. 546, p. 903-919.

KINGDOM, F.A.A. & MULLEN, K.T. (1995). Separating colour and luminance information in the visual system. **Spatial Vision**, v. 9, p. 191-219.

KINGDOM, F.A.A. & PRINS, N. (2010). **Psychophysics – A Practical Introduction**. Amsterdam, Holland: Elsevier, 279 p.

KOLB, H. (1994). The architecture of functional neural circuits in the vertebrate retina. The Proctor Lecture. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 35, p. 2385-2404.

KRAUSKOPF, J., WILLIAMS, D.R. & HEELEY, D.W. (1982). Cardinal directions of color space. **Vision Research**, v. 22, p. 1123-1131.

KREMERS, J. (1999). Spatial and temporal response properties of the major retinogeniculate pathways of Old and New World monkeys. **Documenta Ophthalmologica**, v. 95, p. 229-245.

KREMERS, J. & WEISS, S. (1997). Receptive field dimensions of lateral geniculate cells in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Vision Research**, v. 37, p. 2171-2181.

KREMERS, J.; LEE, B.B. & KAISER, P.K. (1992). Sensitivity of macaque retinal ganglion cells and human observers to combined luminance and chromatic temporal modulation. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 9, p. 1477-1485.

KREMERS, J.; LEE, B.B.; POKORNY, J. & SMITH, V.C. (1993). Responses of macaque ganglion cells and human observers to compound periodic waveforms. **Vision Research**, v. 33, p. 1997-2011.



KREMERS, J.; WEISS, S. & ZRENNER, E. (1997). Temporal properties of marmoset lateral geniculate cells. **Vision Research**, v. 37, p. 2649-2660.

KREMERS, J.; SILVEIRA, L.C.L.; YAMADA, E.S. & LEE, B.B. (1999). The ecology and evolution of primate colour vision. In: GEGENFURTNER, K.R. & SHARPE, L.T. (editors) **Color Vision: From Genes to Perception**, p. 123-142. Cambridge, England, U.K.: Cambridge University Press, 492 p.

KREMERS, J.; SILVEIRA, L.C.L. & KILAVIK, B.E. (2001). Influence of contrast on the responses of marmoset lateral geniculate cells to drifting gratings. **Journal of Neurophysiology**, v. 85, p. 235-246.

KREMERS, J.; WEISS, S. & SILVEIRA, L.C.L. (2004a). Spatiotemporal properties of the magno and parvocellular neurones of the lateral geniculate nucleus of the marmoset (*Callithrix jacchus*). **Neurociências**, v. 1, p. 138-149.

KREMERS, J.; KOZYREV, V.; SILVEIRA, L.C.L. & KILAVIK, B.E. (2004b). Lateral interactions in the perception of flicker and the physiology of the lateral geniculate nucleus. **Journal of Vision**, v. 4, p. 643-663.

KUFFLER, S. (1953). Discharge patterns and functional organization of the mammalian retina. **Journal of Neurophysiology**, v. 16, p. 37-68.

KULIKOWSKI, J.J. & BISHOP, P.O. (1981). Fourier analysis and spatial representation in the visual cortex. **Experientia**, v. 37, p. 160-163.

KULIKOWSKI, J.J.; MARCELJA, S. & BISHOP, P.O. (1982). Theory of spatial position and spatial frequency relations in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. **Biological Cybernetics**, v. 43, p. 187-198.

KUNKEN, J.M.; SUN, H. & LEE, B.B. (2005). Macaque ganglion cells, light adaptation, and the Westheimer paradigm. **Vision Research**, v. 45, p. 329-341.

LACHICA, E.A.; BECK, P.D. & CASAGRANDE, V.A. (1992). Parallel pathways in macaque monkey striate cortex: anatomically defined columns in layer III. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.**, v. 89, p. 3566-3570.

LAMB, T.D.; COLLIN, S.P. & PUGH JR, E.N. (2007). Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 8, p. 960-975.

LAMEIRÃO, S.V.O.C.; HAMASSAKI, D.E.; RODRIGUES, A.R.; DE LIMA, S.M.A.; FINLAY, B.L. & SILVEIRA, L.C.L. (2009). Rod bipolar cells in the retina of the capuchin monkey (*Cebus apella*): characterization and distribution. **Visual Neuroscience**, v. 26, p. 389-396.

LEE, B.B. & SUN, H. (2004). Chromatic input to cells of the magnocellular pathway: mean chromaticity and the relative phase of modulated lights. **Visual Neuroscience**, v. 21, p. 309-314.

LEE, B.B. & SUN, H. (2009). The chromatic input to cells of the magnocellular pathway of primates. **Journal of Vision**, v. 9, article 15, p. 1-18.

LEE, B.B.; MARTIN, P.R. & VALBERG, A. (1988). The physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. **Journal of Physiology (London)**, v. 404, p. 323-347.

LEE, B.B.; MARTIN, P.R. & VALBERG, A. (1989a). Sensitivity of macaque retinal ganglion cells to chromatic and luminance flicker. **Journal of Physiology (London)**, v. 414, p. 223-243.

LEE, B.B.; MARTIN, P.R. & VALBERG, A. (1989b). Amplitude and phase of responses of macaque retinal ganglion cells to flickering stimuli. **Journal of Physiology (London)**, v. 414, p. 245-263.

LEE, B.B.; MARTIN, P.R. & VALBERG, A. (1989c). Nonlinear summation of M- and L-cone inputs to phasic retinal ganglion cells of the macaque. **Journal of Neuroscience**, v. 9, p. 1433-1442.

LEE BB, POKORNY J, SMITH VC, MARTIN PR, VALBERG A (1990). Luminance and chromatic modulation sensitivity of macaque ganglion cells and human observers. **Journal**

of the Optical Society of America **A Optics, Image Science, and Vision**, v. 7, p. 2223-2236.

LEE, B.B.; MARTIN, P.R.; VALBERG, A. & KREMERS, J. (1993a). Physiological mechanisms underlying psychophysical sensitivity to combined luminance and chromatic modulation. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 10, p. 1403-1412.

LEE, B.B.; WEHRHAHN, C.; WESTHEIMER, G. & KREMERS, J. (1993b). Macaque ganglion cell responses to stimuli that elicit hyperacuity in man: detection of small displacements. **Journal of Neuroscience**, v. 13, p. 1001-1009.

LEE, B.B.; POKORNY, J.; SMITH, V.C. & KREMERS, J. (1994). Responses to pulses and sinusoids in macaque ganglion cells. **Vision Research**, v. 34, p. 3081-3096.

LEE, B.B.; WEHRHAHN, C.; WESTHEIMER, G. & KREMERS, J. (1995). The spatial precision of macaque ganglion cell responses in relation to vernier acuity of human observers. **Vision Research**, v. 35, p. 2743-2758.

LEE, B.B.; SILVEIRA, L.C.L.; YAMADA, E.S. & KREMERS, J. (1996). Parallel pathways in the retina of Old and New World primates. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, Supl. 1, p. 323-338.

LEE, B.B.; KREMERS, J. & YEH, T. (1998). Receptive fields of primate retinal ganglion cells studied with a novel technique. **Visual Neuroscience**, v. 15, p. 161-175.

LEE, B.B.; SILVEIRA, L.C.L.; YAMADA, E.S.; HUNT, D.M.; KREMERS, J.; MARTIN, P.R.; TROY, J.B. & DA SILVA FILHO, M. (2000). Visual responses of ganglion cells of a New World primate, the capuchin monkey, *Cebus apella*. **Journal of Physiology (London)**, v. 528, p. 573-590.

LEE, B.B.; RÜTTIGER, L. & SUN, H. (2005). Comparison of ganglion cell signals and psychophysical localization of moving targets can help define central motion mechanisms. **Perception**, v. 34, p. 975-981.

LEE, B.B.; SUN, H. & ZUCCHINI, W. (2007). The temporal properties of the response of macaque ganglion cells and central mechanisms of flicker detection. **Journal of Vision**, v. 7, article 1, p. 1-16.

LEE, B.B.; SMITH, V.C.; POKORNY, J. & SUN, H. (2008). Chromatic adaptation in red-green cone-opponent retinal ganglion cells of the macaque. **Vision Research**, v. 48, p. 2625-2632.

LEE, B.B.; SUN, H. & VALBERG, A. (2011). Segregation of chromatic and luminance signals using a novel grating stimulus. **Journal of Physiology (London)**, v. 589, p. 59-73.

LEE, B.B.; SHAPLEY, R.M.; HAWKEN, M.J. & SUN, H. (2012). Spatial distributions of cone inputs to cells of the parvocellular pathway investigated with cone-isolating gratings. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 29, p. A1-A11.

LENNIE, P.; POKORNY, J. & SMITH, V.C. (1993). Luminance. *Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision*, v. 10, p. 1283-1293.

LEVENTHAL, A.G.; RODIECK, R.W. & DREHER, B. (1981). Retinal ganglion cell classes in the Old World monkey: morphology and central projections. *Science*, v. 213, p. 1139-1142.

LIVINGSTONE, M. & HUBEL, D.H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, v. 4, p. 309-356.

LIVINGSTONE, M. & HUBEL, D.H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, v. 7, p. 3416-3468.

LUND, J.S. (1988). Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, v. 11, p. 253-288.

LUND, J.S. & BOOTHE, R.G. (1975). Interlaminar connections and pyramidal neuron organization in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, v. 159, p. 305-334.

MACADAM, D.L. (1942). Visual sensitivities to color differences in daylight. *Journal of the Optical Society of America*, v. 32, p. 247-274.

MACLEOD, D.I.A. & BOYNTON, R.M. (1979). Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. **Journal of the Optical Society of America**, v. 69, p. 1183-1186.

MARCELJA, S. (1980). Mathematical description of the responses of simple cortical cells. **Journal of the Optical Society of America**, v. 70, p. 1297-1300.

MARR, D. & HILDRETH, E. (1980). Theory of edge detection. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 207, p. 187-217.

MARTIN, P.R. (2004) Colour through the thalamus. **Clinical and Experimental Optometry**, v. 87, p. 249-257.

MARTIN, P.M.; LEE, B.B.; WHITE, A.J.R.; SOLOMON, S.G. & RÜTTIGER, L. (2001). Chromatic sensitivity of ganglion cells in the peripheral primate retina. **Nature**, v. 410, p. 933-936.

MCMAHON, M.J.; PACKER, O.S. & DACEY, D.M. (2004). The classical receptive field surround of primate parasol ganglion cells is mediated primarily by a non-GABAergic pathway. **Journal of Neuroscience**, v. 24, p. 3736-3745.

MERIGAN, W.H. & MAUNSELL, J.H.R. (1990). Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. **Visual Neuroscience**, v. 5, p. 347-352.

MERIGAN, W.H.; KATZ, L.M. & MAUNSELL, J.H.R. (1991). The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. **Journal of Neuroscience**, v. 11, p. 994-1101.

MILNER, A.D. & GOODALE, M.A. (1995). **The Visual Brain in Action**. Oxford, England, U.K.: Oxford University Press, 248 p.

MILNER, A.D. & GOODALE, M.A. (2006). **The Visual Brain in Action**. Second edition. Oxford, England, U.K.: Oxford University Press, 297 p.

MOLLON, J.D. & JORDAN, G. (1988). Eine Evolutionäre Interpretation des Menschlichen Farbensehens. **Die Farbe**, v. 35, p. 139-170.

[MORGENSTERN](#), Y. & [ELDER](#), J.H. (2012). Local visual energy mechanisms revealed by detection of global patterns. **Journal of Neuroscience**, v. 32, p. 3679-3696.

MÜLLER, L.P.S.; SHELLEY, J. & WEILER, R. (2007). Displaced amacrine cells of the mouse retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 505, p. 177-189.

NEALEY, T.A. & MAUNSELL, J.H.R. (1994). Magnocellular and parvocellular contributions to the responses of neurons in macaque striate cortex. **Journal of Neuroscience**, v. 14, p. 2069-2079.



O'KEEFE, L.P.; LEVITT, J.B.; KIPER, D.C.; SHAPLEY, R.M. & MOVSHON, J.A. (1998). Functional organization of owl monkey lateral geniculate nucleus and visual cortex. **Journal of Neurophysiology**, v. 80, p. 594-609.

OSSANDÓN, T.; VIDAL, J.R.; CIUMAS, C.; JERBI, K.; HAMAMÉ, C.M.; DALAL, S.S.; BERTRAND, O.; MINOTTI, L.; KAHANE, P. & LACHAUX, J.P. (2012). Efficient “pop-out” visual search elicits sustained broadband gamma activity in the dorsal attention network. **Journal of Neuroscience**, v. 32, p. 3414-3421.

PALMER, L.A.; JONES, J.P. & STEPANOSKI, R.A. (1991). Striate receptive fields as linear filters: characterization in two dimensions of space. In: LEVENTHAL, A.G. (volume editor) CRONLY-DILLON, H.R. (series editor), **Visual and Visual Dysfunction, Vol. 4 The Neural Basis of Visual Function**, p. 246-265. Houndmills, England, U.K.: Macmillan Press, 462 p.

PASSAGLIA, C.L.; TROY, J.B.; RÜTTIGER, L. & LEE, B.B. (2002). Orientation sensitivity of ganglion cells in primate retina. **Vision Research**, v. 42, p. 683-694.

PEICHL, L. & WÄSSLE, H. (1979). Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive field centres in the cat retina. **Journal of Physiology (London)**, v. 291, p. 117-141.

PERCIVAL, K.A.; JUSUF, P.R.; MARTIN, P.R. & GRÜNERT, U. (2009). Synaptic inputs onto small bistratified (blue-ON/yellow-OFF) ganglion cells in marmoset retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 517, p. 655-669.

PERCIVAL, K.A.; MARTIN, P.R. & GRÜNERT, U. (2011). Synaptic inputs to two types of koniocellular pathway ganglion cells in marmoset retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 519, p. 2135-2153.

PERCIVAL, K.A.; MARTIN, P.R. & GRÜNERT, U. (2013). Organisation of koniocellular-projecting ganglion cells and diffuse bipolar cells in the primate fovea. **European Journal of Neuroscience**, v 37, p. 1072-1089.

PERRY, V.H. & WALKER, M. (1980). Amacrine cells, displaced amacrine cells and interplexiform cells in the retina of the rat. **Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 208, p. 415-431.

PERRY, V.H. & COWEY, A. (1981). The morphological correlates of X- and Y-like retinal ganglion cells in the retina of monkeys. **Experimental Brain Research**, v. 43, p. 226-228.

PERRY, V.H. & COWEY, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. **Neuroscience**, v. 43, p. 226-228.

PERRY, V.H. & SILVEIRA, L.C.L. (1988). Functional lamination in the ganglion cell layer of the macaque's retina. **Neuroscience**, v. 25, p. 217-223.

PERRY, V.H.; OEHLER, R. & COWEY, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. **Neuroscience**, v. 12, p. 1125-1137.

POKORNY, J.; SMITH, V.C. & LUTZE, M. (1989). Heterochromatic modulation photometry. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 6, p. 1618-1623.

POLLEN, D.A. & RONNER, S.F. (1981). Phase relationships between adjacent simple cells in the visual cortex. **Science**, v. 212, p. 1409-1411.

POLYAK, S.L. (1941). **The Vertebrate Retina**. Chicago, Illinois, U.S.A.: University of Chicago Press, 607 p.

PRESS, W.H.; TEUKOLSKY, S.A.; VETTERLING, W.T. & FLANNERY, B.P. (1992). **Numerical Recipes in C – The Art of Scientific Computing**. Second Edition. Cambridge, England, U.K.: Cambridge University Press, 994 p.

PURPURA, K.; KAPLAN, E.; TRANCHINA, D. & SHAPLEY, R.M. (1990). Light adaptation in the primate retina: analysis of changes in gain and dynamics of monkey retinal ganglion cells. **Visual Neuroscience**, v. 4, p. 75-93.

QUIROGA, R.Q. & PANZERI, S. (2009). Extracting information from neuronal populations: information theory and decoding approaches. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 10, p. 173-185.

RASSIAS, J.M. (2004). On the Heisenberg-Pauli-Weyl inequality. **Journal of Inequalities in Pure and Applied Mathematics**, v. 5, n. 1, article 4, 1-70. <http://jipam.vu.edu.au/>

REGAN, D. & LEE, B.B. (1993). A comparison of the 40-Hz response in man, and the properties of macaque ganglion cells. **Visual Neuroscience**, v. 10, p. 439-445.

RIEKE, F.; WARLAND, D. & VAN STEVENINCK, R.R. (1997). **Spikes – Exploring the Neural Code**. Cambridge, Massachusetts, U.S.A.: MIT Press, 395 p.

RODIECK, R.W. & STONE, J. (1965). Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. **Journal of Neurophysiology**, v. 28, p. 833-849.

RODIEK, R.W.; BINMOELLER, K.F. & DINEEN J.T. (1985). Parasol and midget ganglion cells of the human retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 233, p. 115-132.

RODRIGUES, A.R. (2003). **O Desenvolvimento de Aplicativos de Avaliação Psicofísica Visual em Estações de Trabalho IBM RISC 6000**. Dissertação de Mestre em Ciências. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Área de Concentração Neurociências). Belém, Pará: Universidade Federal do Pará, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Fisiologia, 111 p.

RODRIGUES, A.R.; SOUZA, C.R.B.; BRAGA, A.M.; RODRIGUES, P.S.S.; SILVEIRA, A.T.; DAMIN, E.T.B.; CÔRTEZ, M.I.T.; CASTRO, A.J.O.; MELLO, G.A.; VIEIRA, J.L.F.; PINHEIRO, M.C.N.; VENTURA, D.F. & SILVEIRA, L.C.L. (2007). Mercury toxicity in the Amazon: contrast sensitivity and color discrimination of subjects exposed to mercury. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 40, p. 415-424.

ROORDA, A. & WILLIAMS, D.R. (1999). The arrangement of the three cone classes in the living human eye. **Nature**, v. 397, p. 520-522.

ROSA, M.G.P.; PALMER, S.M.; GAMBERINI, M.; BURMAN, K.J.; YU, H.H.; RESER, D.H.; BOURNE, J.A.; TWEEDALE, R. & GALLETTI, C. (2009). Connections of the dorsomedial visual area: pathways for early integration of dorsal and ventral streams in extrastriate cortex. **Journal of Neuroscience**, v. 29, p. 4548-4563.

RUDERMAN, D.L.; CRONIN, T.W. & CHIAO, C.C. (1998). Statistics of cone responses to natural images: implications for visual coding. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 15, p. 2036-2045.

RÜTTIGER, L.; LEE, B.B. & SUN, H. (2002). Transient cells can be neurometrically sustained: the positional accuracy of retinal signals to moving targets. **Journal of Vision**, v. 2, p. 232-242.

SALOMÃO, S.R. & VENTURA, D.F. (1995). Large sample population age norms for visual acuities obtained with Vistech-Teller Acuity Cards. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 36, p. 657-670.

SCHILLER, P.H. (1992). The on and off channels of the visual system. **Trends in Neurosciences**, v.15, p. 86-92.

SCHUBERT, E.F. (2006). **Light Emitting Diodes**. Second edition. Cambridge, England, U.K.: Cambridge University Press, 431 p.

SHANNON, C.E. (1948). A mathematical theory of communication. **Bell System Technical Journal**, v. 27, p. 379-423.

SHAPLEY, R. & PERRY, V.H. (1986). Cat and monkey ganglion cells and their visual functions roles. **Trends in Neuroscience**, v. 9, p. 229-235.

SHERMAN, S.M.; WILSON, J.R.; KAAS, J.H. & WEBB, S.V. (1976). X-and Y-cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). **Science**, v. 192, p. 475-477.

SHIPP, S. & ZEKI, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. **Nature**, v. 315, p. 322-325.

SHOSTAK, Y.; DING, Y. & CASAGRANDE, V.A. (2003). Neurochemical comparison of synaptic arrangements of parvocellular, magnocellular, and koniocellular geniculate pathways in owl monkey (*Aotus trivirgatus*) visual cortex. **Journal of Comparative Neurology**, v. 456, p. 12-28.

SILVEIRA, L.C.L. (1996). Joint entropy loci of M and P cells: a hypothesis for parallel processing in the primate visual system. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, Supplement 1, p. 345-367.

SILVEIRA, L.C.L. (2004a). Parallel visual pathways from the retina to the visual cortex – how do they fit? **Behavioral and Brain Sciences**, v. 27, p. 50-51.

SILVEIRA, L.C.L. (2004b) Comparative study of the primate retina. In: KAAS, J.H. & COLLINS, C.E. (editors) **The Primate Visual System**, p. 29-51. Boca Raton, Florida, U.S.A.: CRC Press, 420 p.

SILVEIRA, L.C.L. (2008) Os sentidos e a percepção. In: LENT, R. (editor) **Neurociência do Comportamento e da Mente**, p. 133-181. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil: Editora Guanabara Koogan, 356 p.

SILVEIRA, L.C.L. & DE MELLO JÚNIOR, H.D. (1998). Parallel pathways of the primate vision: sampling of the information in the Fourier space by M and P cells. In: CHALUPA, L.M. & FINLAY, B.L. (editors) **Development and Organization of the Retina: From Molecules to Function**, p. 173-199. New York, New York, U.S.A.: Plenum Press, 345 p.

SILVEIRA, L.C.L. & PERRY, V.H. (1990). A neurofibrillar staining method for retina and skin: a simple modification for improved staining and reliability. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 33, p. 11-21.

SILVEIRA, L.C.L. & PERRY, V.H. (1991). The topography of magnocellular projecting ganglion cells (M-ganglion cells) in the primate retina. **Neuroscience**, v. 40, p. 217-237.

SILVEIRA, L.C.L.; YAMADA, E.S. & PIKANÇO-DINIZ, C.W. (1989). Displaced horizontal cells and bplexiform horizontal cells in the mammalian retina. **Visual Neuroscience**, v. 3, p. 483-488.

SILVEIRA, L.C.L.; YAMADA, E.S.; PERRY, V.H. & PIKANÇO-DINIZ, C.W. (1994). M and P retinal ganglion cells of diurnal and nocturnal New-World monkeys. **NeuroReport**, v. 5, p. 2077-2081.

SILVEIRA, L.C.L.; LEE, B.B.; YAMADA, E.S.; KREMERS, J. & HUNT, D.M. (1998). Post-receptor mechanisms of colour vision in New World primates. **Vision Research**, v. 38, p. 3329-3337.

SILVEIRA, L.C.L.; LEE, B.B.; YAMADA, E.S.; KREMERS, J.; HUNT, D.M.; MARTIN, P.R. & GOMES, F.L. (1999). Ganglion cells of a short wavelength sensitive cone pathway in New World monkeys: morphology and physiology. **Visual Neuroscience**, v. 16, p. 333-343.

SILVEIRA, L.C.L.; VENTURA, D.F.; DA SILVA FILHO, M.; DE LIMA, S.M.A.; DE SOUZA, J.M.; GROTZNER, S.R. & SAITO, C.A. (2002). Physiological mechanisms of color perception. In: DA SILVA, J.A.; MATSUSHIMA, E.H. & RIBEIRO FILHO, N.P. (editors) **Annual Meeting of the International Society for Psychophysics**, v. 18, p. 199-205. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil: International Society for Psychophysics, 587 p.

SILVEIRA, L.C.L.; DAMIN, E.T.B.; PINHEIRO, M.C.N.; RODRIGUES, A.R.; MOURA, A.L.A.; CÔRTEZ, M.I.T. & MELLO, G.A. (2003). Visual dysfunction following mercury



exposure by breathing mercury vapour or by eating mercury-contaminated food. In: MOLLON, J.D; POKORNY, J. & KNOBLAUCH, K. (editors) **Normal and Defective Colour Vision**, p. 407-417. Oxford, England, UK: Oxford University Press, 422 p.

SILVEIRA, L.C.L.; SAITO, C.A.; DE MELLO JÚNIOR, H.D.; RODRIGUES, A.R. & DA SILVA FILHO, M. (2004a). Information transfer by parallel visual pathways: do different visual pathways minimize joint entropy differently? **Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology**, v 1, p. 178-207. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil: E-papers Serviços Editoriais, 438 p.

SILVEIRA, L.C.L.; SAITO, C.A.; LEE, B.B.; KREMERS, J.; DA SILVA FILHO, M.; KILAVIK, B.E.; YAMADA, E.S. & PERRY, V.H. (2004b). Morphology and physiology of primate M and P cells. **Progress in Brain Research**, v. 144, 21-46.

SILVEIRA, L.C.L.; GRÜNERT, U.; KREMERS, J.; LEE, B.B. & MARTIN, P.R. (2005). Comparative anatomy and physiology of the primate retina. In: KREMERS, J. (editor) **Structure, Function, and Evolution of the Primate Visual System**, p. 127-160. Chichester, England, U.K.: John Wiley & Sons, 367 p.

SILVEIRA, L.C.L.; SAITO, C.A.; DE MELLO JÚNIOR, H.D.; SILVEIRA, V.A.; SOUZA, G.S.; RODRIGUES, A.R. & DA SILVA FILHO, M. (2008) Division of labour between the M and P visual pathways: different visual pathways minimize joint entropy differently. **Psychology & Neuroscience**, v. 1, p. 3-14.

SILVEIRA, V.A. & SILVEIRA LCL (2007). Amostragem de informação no espaço de Fourier pelas vias visuais M e P: uma proposta de modelagem matemática. **Livro de Resumos do XVIII Seminário de Iniciação Científica da UFPA**, p. 190. Belém, Pará, Brasil: EDUFPA.

SILVEIRA, V.A. & SILVEIRA, L.C.L. (2008). Amostragem de informação no espaço de Fourier pelas vias visuais M e P: uma proposta de modelagem matemática. **Livro de Resumos do XIX Seminário de Iniciação Científica da UFPA**, p. 222. Belém, Pará, Brasil: EDUFPA.

SILVEIRA, V.A.; DE MELLO JÚNIOR, H.D.; SOUZA, G.S.; SAITO, C.A.; RODRIGUES, A.R.; DA SILVA FILHO, M. & SILVEIRA, L.C.L. (2008). Division of labour between the M and P visual pathways: different visual pathways minimize joint entropy differently. **I Congresso IBRO / LARC de Neurociências da América Latina, Caribe e Península Ibérica, Búzios, Rio de Janeiro. Anais**. N° do programa D.09.012.

SILVEIRA, V.A.; SOUZA, G.S.; GOMES, B.D.; RODRIGUES, A.R. & SILVEIRA, L.C.L. (2011). Achromatic discrimination of Gabor functions: space and spatial frequency joint entropy for the human visual system estimated from psychometric functions. The Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Annual Meeting Abstract Search and Program Planner, Fort Lauderdale, Florida. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 52, E-Abstract 1882/D840.

SILVEIRA, V.A.; SOUZA, G.S.; GOMES, B.D.; RODRIGUES, A.R. & SILVEIRA, L.C.L. (2012) Chromatic discrimination of Gabor functions: space and spatial frequency

joint entropy for the human visual system estimated from psychometric functions. The Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Annual Meeting Abstract Search and Program Planner, Fort Lauderdale, Florida. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 53, E-Abstract 6392/A82.

SILVEIRA, V.A.; SOUZA, G.S.; GOMES, B.D.; RODRIGUES, A.R. & SILVEIRA, L.C.L. (2014). Joint entropy for space and spatial frequency domains estimated from psychometric functions of achromatic discrimination. **PLoS One**. In press.

SOLOMON, S.G.; WHITE, A.J.R. & MARTIN, P.R. (1999). Temporal contrast sensitivity in the lateral geniculate nucleus of a New World monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. **Journal of Physiology (London)**, v. 517, p. 907-917.

SOLOMON, S.G.; MARTIN, P.R.; WHITE, A.J.R.; RÜTTIGER, L. & LEE, B.B. (2002). Modulation sensitivity of ganglion cells in peripheral retina of macaque. **Vision Research**, v. 42, p. 2893-2898.

SOLOMON, S.G.; LEE, B.B.; WHITE, A.J.R.; RÜTTIGER, L. & MARTIN, P. R. (2005). Chromatic organization of ganglion cell receptive field in the peripheral retina. **Journal of Neuroscience**, v. 25, p. 4527-4539.

SOLOMON, S.G.; LEE, B.B. & SUN, H. (2006). Suppressive surrounds and contrast gain in magnocellular-pathway retinal ganglion cells of macaque. **Journal of Neuroscience**, v. 26, p. 8715-8726.

SOUZA, G.S.; GOMES, B.D.; SAITO, C.A.; DA SILVA FILHO, M. & SILVEIRA, L.C.L. (2007). Spatial luminance contrast sensitivity measured with transient VEP: comparison with psychophysics and evidence for multiple mechanisms. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 48, p.3396-3404.

SOUZA, G.S.; GOMES, B.D.; LACERDA, E.M.C.B.; SAITO, C.A.; DA SILVA FILHO, M. & SILVEIRA, L.C.L. (2013). The contrast sensitivity of pattern transient VEP components: contribution from M and P pathways. **Psychology & Neuroscience**, v. 6, p. 191-198.

SMITH, V.C. & POKORNY, J. (1975). Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. **Vision Research**, v. 15, p. 161-171.

SUN, H. & LEE, B.B. (2004). A single mechanism for both luminance and chromatic grating vernier tasks: evidence from temporal summation. **Visual Neuroscience**, v. 21, p. 315-320.

SUN, H.; RÜTTIGER, L. & LEE, B.B. (2004). The spatiotemporal precision of ganglion cell signals: a comparison of physiological and psychophysical performance with moving gratings. **Vision Research**, v. 44, p. 19-33.

SUN, H.; LEE, B.B. & BARAAS, R.C. (2008). Systematic misestimation in a vernier task arising from contrast mismatch. **Visual Neuroscience**, v. 25, 365-370.

SUN, H.; COOPER, B. & LEE, B.B. (2012). Luminance and chromatic contributions to a hyperacuity task: isolation by contrast polarity and target separation. **Vision Research**, v. 56, p. 28-37.

TAILBY, C.; SZMAJDA, B.A.; BUZÁS, P.; LEE, B.B. & MARTIN, P.R. (2008). Transmission of blue (S) cone signals through the primate lateral geniculate nucleus. **Journal of Physiology (London)**, v. 586, p. 5947-5967.

SZMAJDA, B.A.; GRÜNERT, U. & MARTIN, P.R. (2008). Retinal ganglion cell inputs to the koniocellular pathway. **Journal of Comparative Neurology**, v. 510, p. 251-268.

TEIXEIRA, C.E.C.; SILVEIRA, L.C.L. & KREMERS, J. (2011). Lateral interactions in visual perception of temporal signals: cortical and subcortical components. **Psychology & Neuroscience**, v. 4, p. 57-65.

TONONI, G. & EDELMAN, G.M. (1998). Consciousness and complexity. **Science**, v. 282, p. 1846-1851.

UNGERLEIDER, L.G. & MISHKIN, M. (1982). Two cortical visual systems. In: INGLE, D.J.; MANSFIELD, R.J.W. & GOODALE MS (editors) **The Analysis of Visual Behavior**, p. 549-586. Cambridge, Massachusetts, U.S.A.: MIT Press, 834 p.

USREY, W.M. & REID, R.C. (2000). Visual physiology of the lateral geniculate nucleus in two species of New World monkey: *Saimiri sciureus* and *Aotus trivirgatus*. **Journal of Physiology (London)**, v. 523, p. 755-769.

VAN ESSEN, D.C.; ANDERSON, C.H. & FELLEMAN, D.J. (1992). Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. **Science**, v. 255, p. 419-423.

VANEY, D.I.; PEICHL, L. & BOYCOTT, B.B. (1981). Matching populations of amacrine cells in the inner nuclear and ganglion cell layers of the rabbit retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 199, p. 373-391.

VAN HATEREN, J.H.; RÜTTIGER, L.; SUN, H. & LEE, B.B. (2002). Processing of natural temporal stimuli by macaque retinal ganglion cells. **Journal of Neuroscience**, v. 22, p. 9945-9960.

VENTURA, D.F.; SILVEIRA, L.C.L.; NISHI, M.; COSTA, M.F.; GUALTIERI, M.; RODRIGUES, A.R. & DE SOUZA, J.M. (2002). Color vision assessment as a tool for early diagnosis of neurodegenerative pathologies. In: DA SILVA, J.A.; MATSUSHIMA, E.H. & RIBEIRO FILHO, N.P. (editors) **Annual Meeting of the International Society for Psychophysics**, v. 18, p. 218-224. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil: International Society for Psychophysics, 587 p.

VOS, J.J. (1978). Colorimetric and photometric properties of a 2-deg fundamental observer. **Color Research & Application**, v. 3, p. 125-128.

WANG, Y.; QI, X.; JING, X. & YU, D. (1988). Extended Gabor function model and simulation of some characteristic curves of receptive field. **Scientia Sinica B**, v. 31, p. 1185-1194.

WANG, Y.; QI, X.; YAO, G. & WANG, M. (1993). Neural wave representation in early vision. **Science in China B**, v. 36, p. 677-684.

WÄSSLE, H.; CHUN, M.H. & MÜLLER F. (1987). Amacrine cells in the ganglion cell layer of the cat retina. **Journal of Comparative Neurology**, v. 265, p. 391-408.

WÄSSLE, H.; DACEY, D.M.; HAUN, T.; HAVERKAMP, S.; GRÜNERT, U. & BOYCOTT, B.B. (2000). The mosaic of horizontal cells in the macaque monkey retina: With a comment on biplexiform ganglion cells. **Visual Neuroscience**, v. 17, p. 591-608.

WATT, R.J. (1991) **Understanding Vision**. London, England, U.K.: Academic Press, 301 p.

WHITE, A.J.R; WILDER, H.D; GOODCHILD, A.K.; SEFTON, A.J. & MARTIN, P.R. (1998). Segregation of receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of a New-World monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. **Journal of Neurophysiology**, v. 80, p. 2063-2076.

WHITE, A.J.R; SOLOMON S.G. & MARTIN, P.R. (2001). Spatial properties of koniocellular cells in the lateral geniculate nucleus of the marmoset *Callithrix jacchus*. **Journal of Physiology (London)**, v. 533, p. 519-535.

WHITE, A.J.R.; SUN, H.; SWANSON, W.H. & LEE, B.B. (2002). An examination of physiological mechanisms underlying the frequency-doubling illusion. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 43, p. 3590-3599.

WIESEL, T.N. & HUBEL, D.H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. **Journal of Neurophysiology**, v. 29, p. 1115-1156.

WOOLGAR, A.; HAMPSHIRE, A.; THOMPSON, R. & DUNCAN, J. (2011). Adaptive coding of task-relevant information in human frontoparietal cortex. **Journal of Neuroscience**, v. 31, p. 14592-14599.

WRIGHT, W.D. (1928). A re-determination of the trichromatic coefficients of the spectral colours. **Transactions of the Optical Society**, v. 30, p. 141-164.

XU, X.; ICHIDA, J.M.; ALLISON, J.D.; BOYD, J.D.; BONDS, A.B. & CASAGRANDE, V.A. (2001) A comparison of koniocellular, magnocellular and parvocellular receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). **Journal of Physiology (London)**, v. 531, p. 203-218.

YAMADA, E.S. (1995) **Organização Morfofuncional do Sistema Visual de Primatas Plátirinos: Análise Quantitativa da Morfologia, Densidade e Cobertura Dendrítica das Células Ganglionares Retinianas M e P de *Cebus* e *Aotus***. Tese de Doutor em Ciências. Belém, Pará, Brasil: Universidade Federal do Pará, Centro de Ciências



Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Área de Concentração Neurociências), 203 p.

YAMADA, E.S.; SILVEIRA, L.C.L. & PERRY (1996a). Morphology, dendritic field size, somal size, density and coverage of M and P retinal ganglion cells of dichromatic *Cebus* monkeys. **Visual Neuroscience**, v. 13, p. 1011-1029.

YAMADA, E.S.; SILVEIRA, L.C.L.; GOMES, F.L. & LEE, B.B. (1996b). The retinal ganglion cell classes of New World primates. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, Supplement 1, p. 381-396.

YAMADA, E.S.; SILVEIRA, L.C.L.; PERRY, V.H. & FRANCO, E.C.S. (2001). Morphology and dendritic field size of M and P retinal ganglion cells of the owl monkey. **Vision Research**, v. 41, p. 119-131.

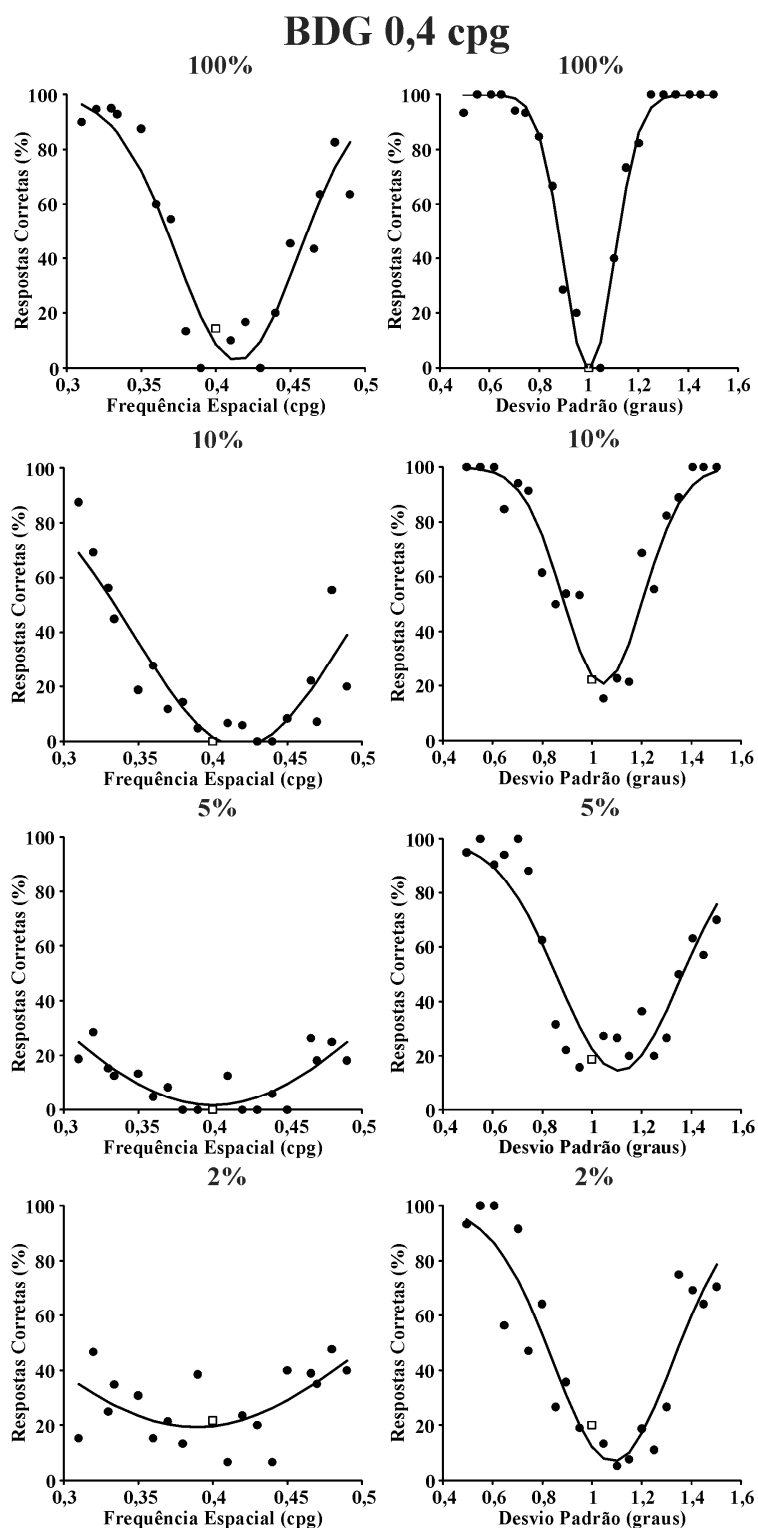
YAU, K.W. (1994). The Friedenwald Lecture: Phototransduction mechanism in retinal rods and cones. **Investigative Ophthalmology and Visual Science**, v. 35, 9-32.

YEH, T.; LEE, B.B.; KREMERS, J.; COWING, J.A.; HUNT, D.M.; MARTIN, P.R. & TROY, J.B. (1995). Visual responses in the lateral geniculate of dichromatic and trichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). **Journal of Neuroscience**, v. 15, 7892-7904.

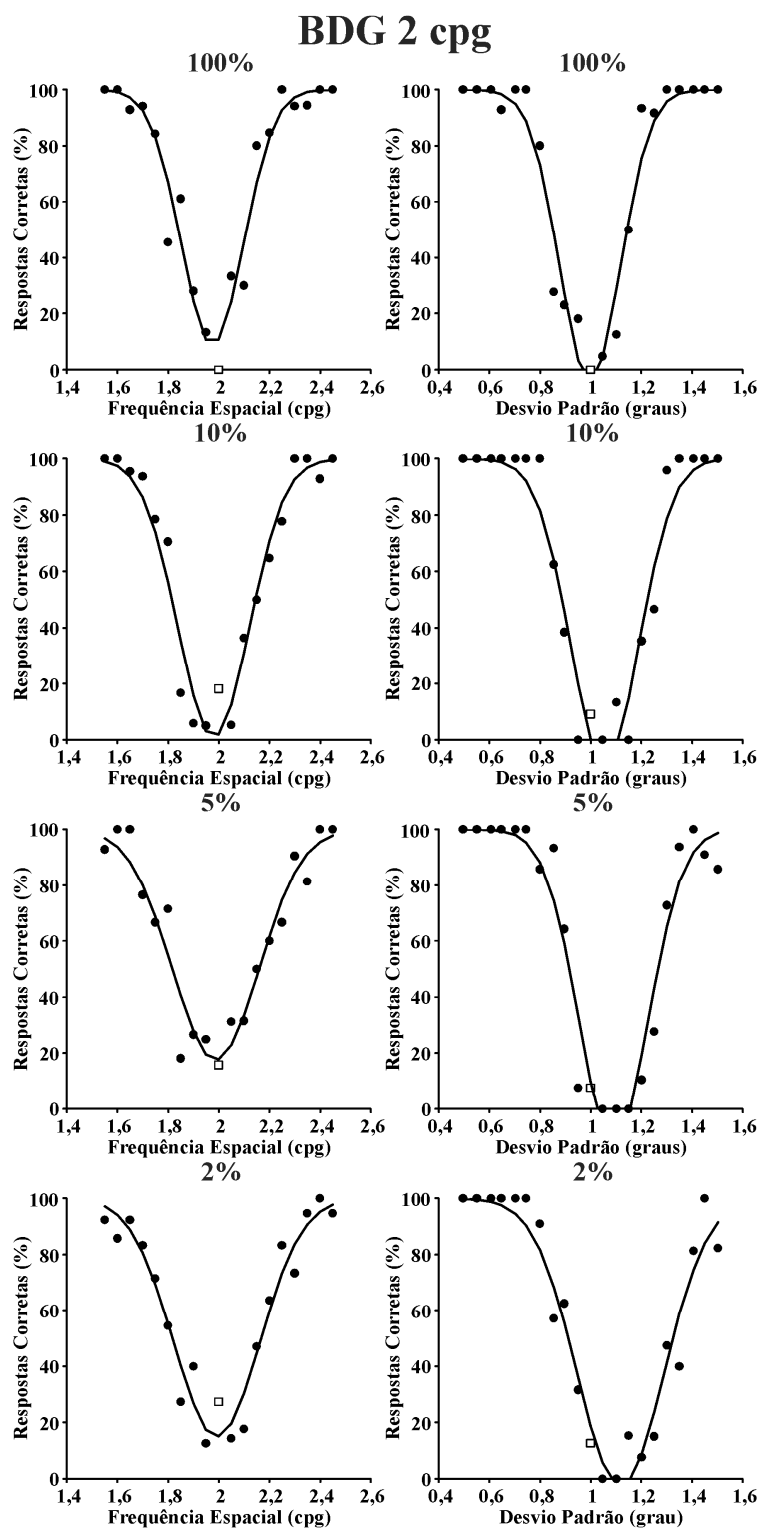
YOSHIOKA, T.; LEVITT, J.B. & LUND, J.S. (1994). Independence and merger of thalamocortical channels within macaque monkey primary visual cortex: anatomy of interlaminar projections. **Visual Neuroscience**, v. 11, p. 467-489.

ZAJDI, Q. (1997). Decorrelation of L- and M-cone signals. **Journal of the Optical Society of America A Optics, Image Science, and Vision**, v. 14, p. 3430-3431.

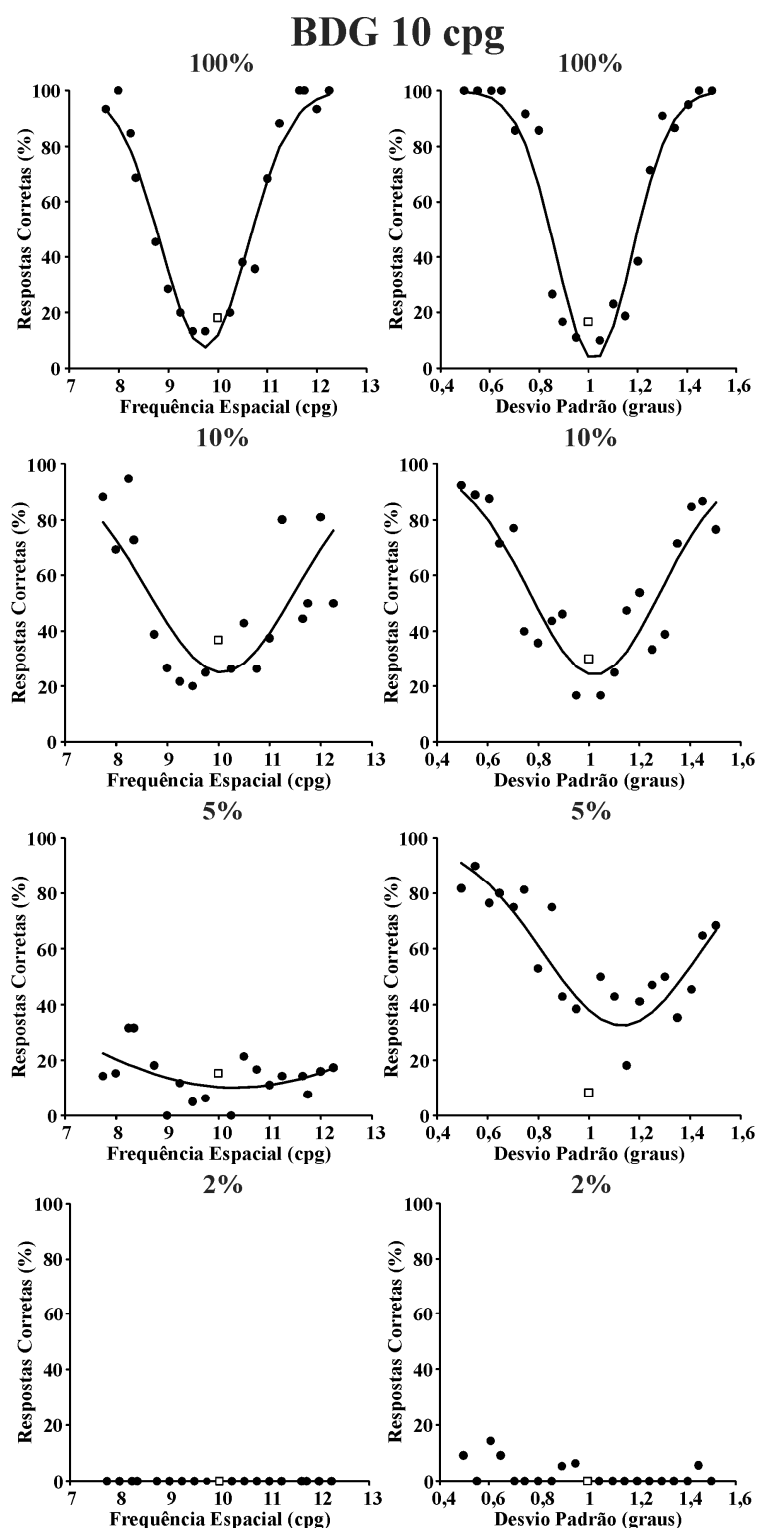
**12 APÊNDICE 1: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS ACROMÁTICOS**



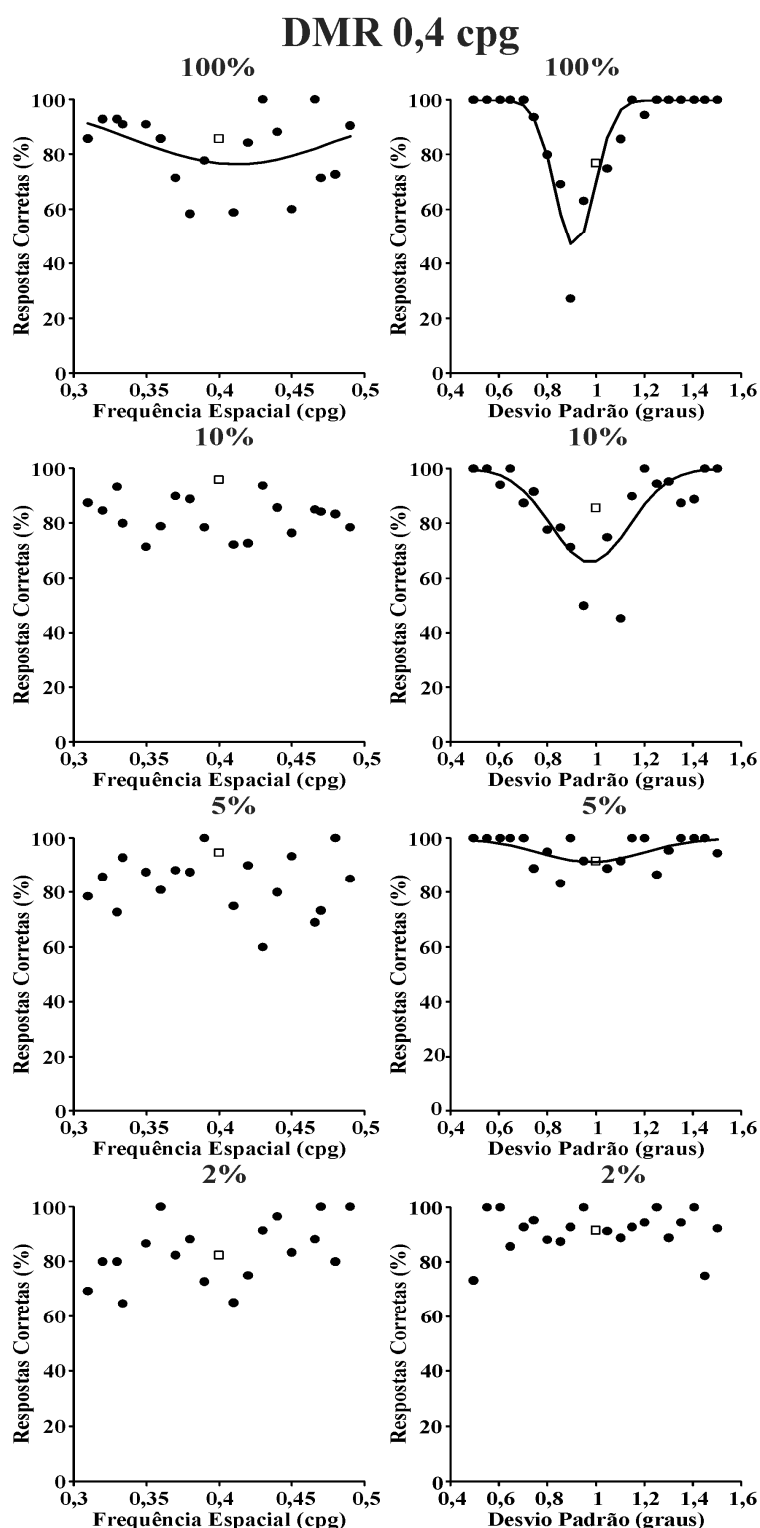
**Figura 46.** Sujeito BDG. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



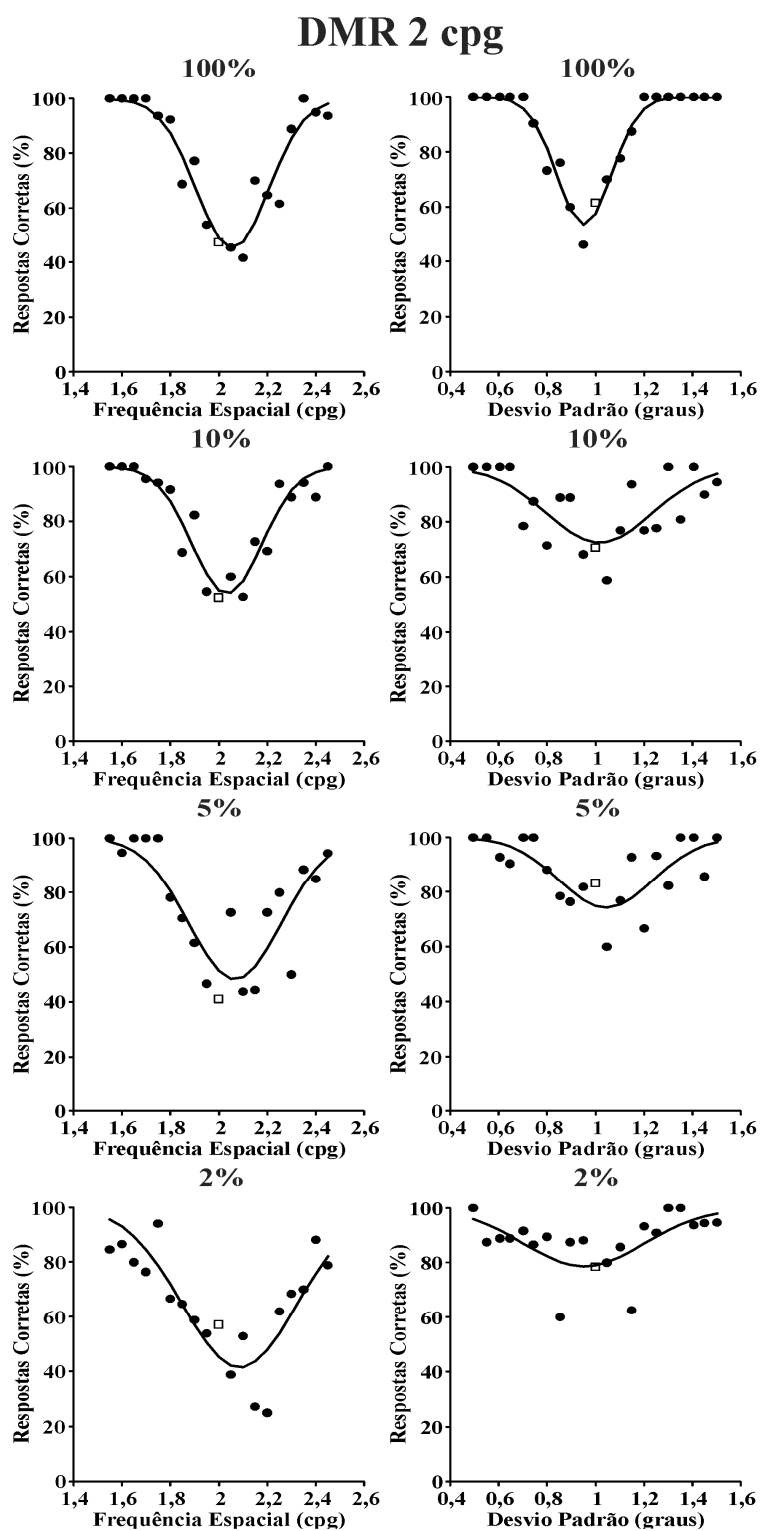
**Figura 47.** Sujeito BDG. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 48.** Sujeito BDG. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

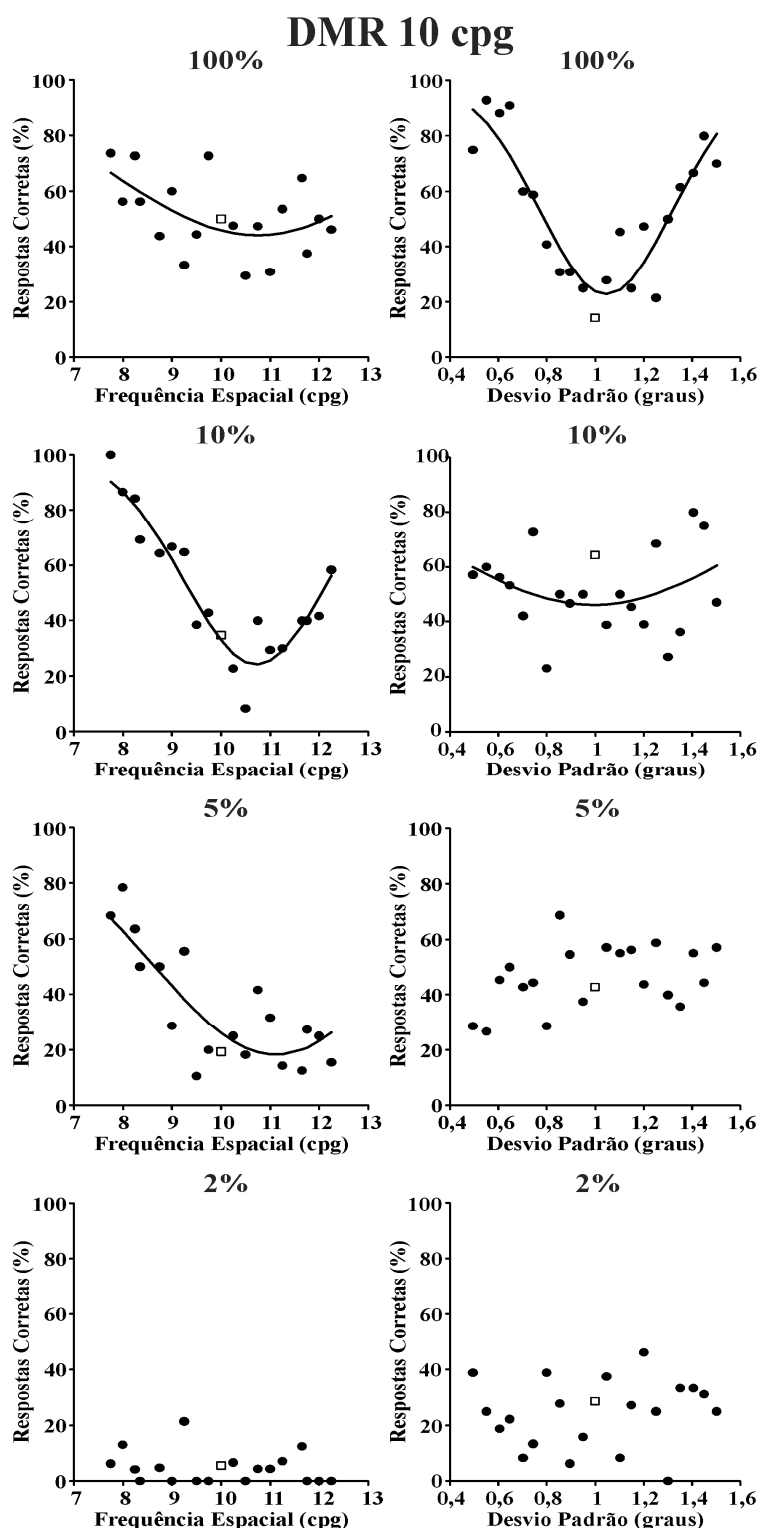


**Figura 49.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

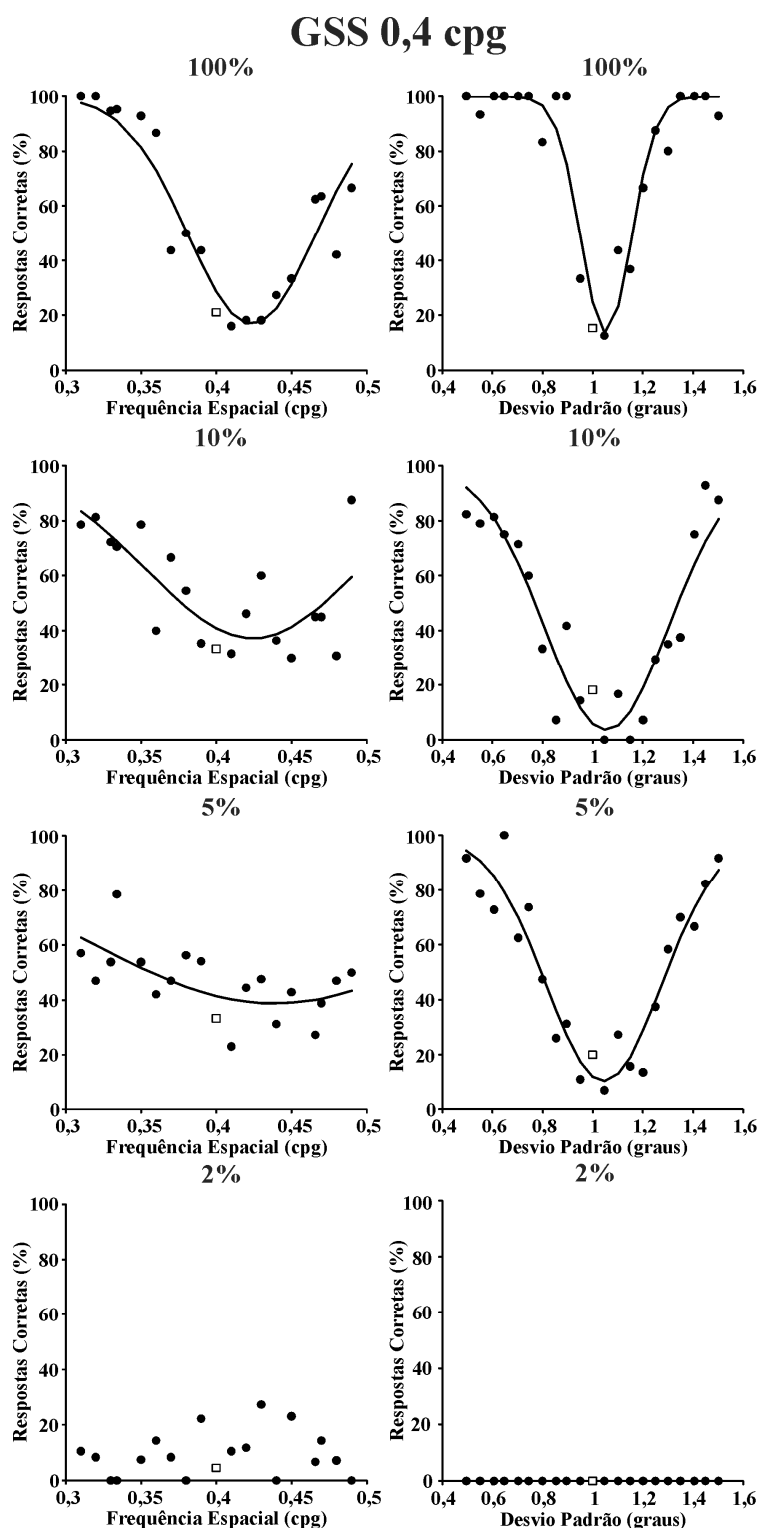


**Figura 50.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

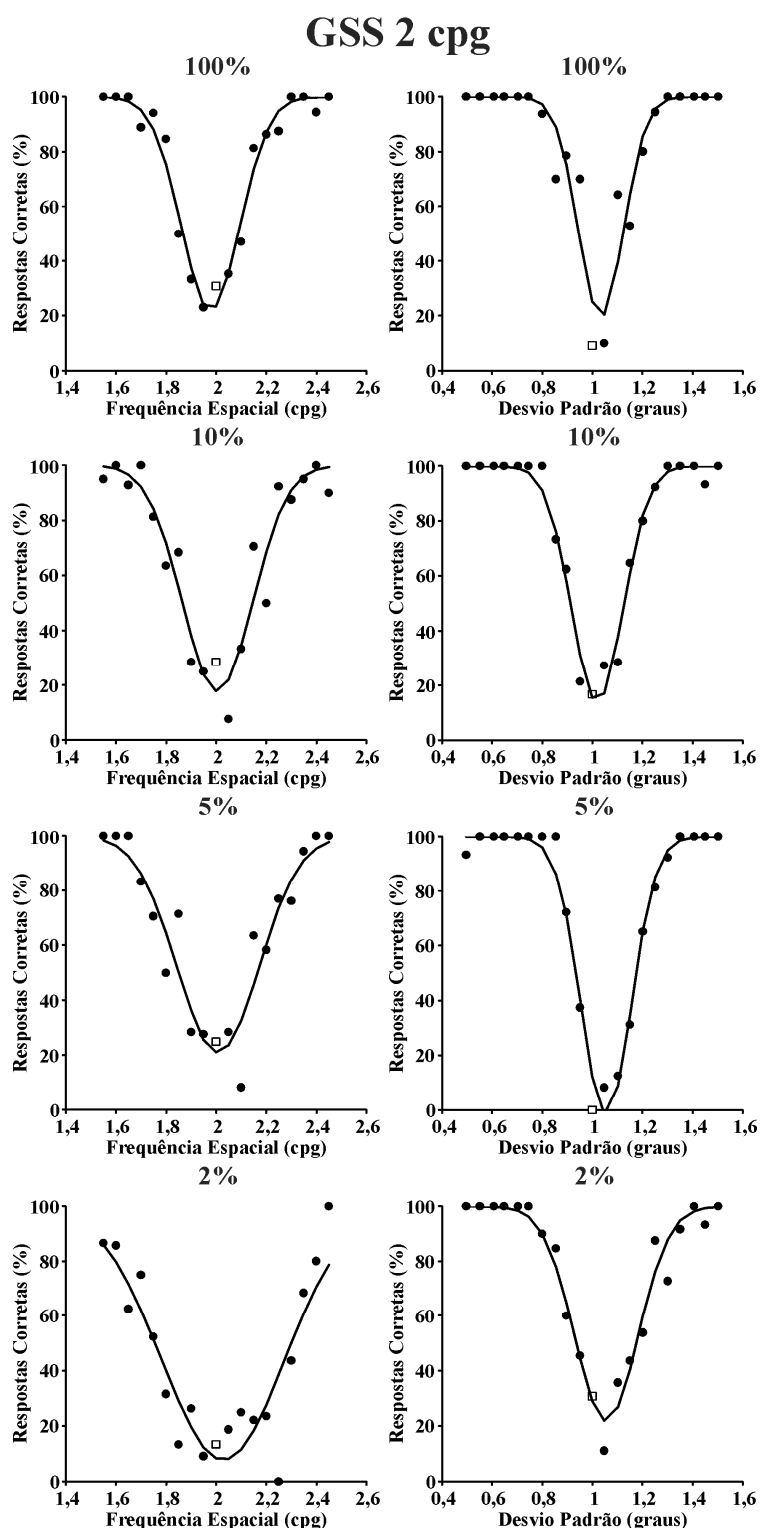




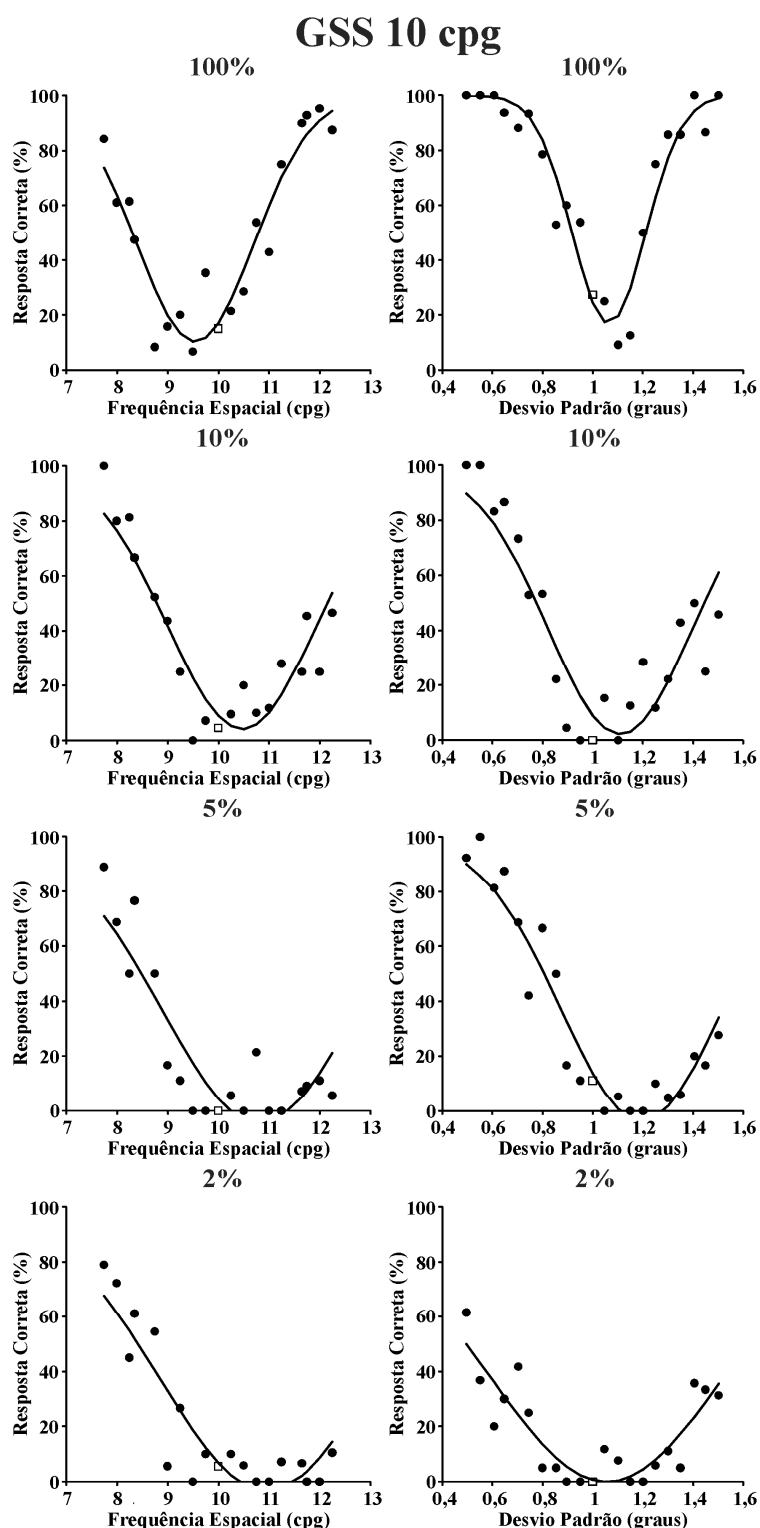
**Figura 51.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



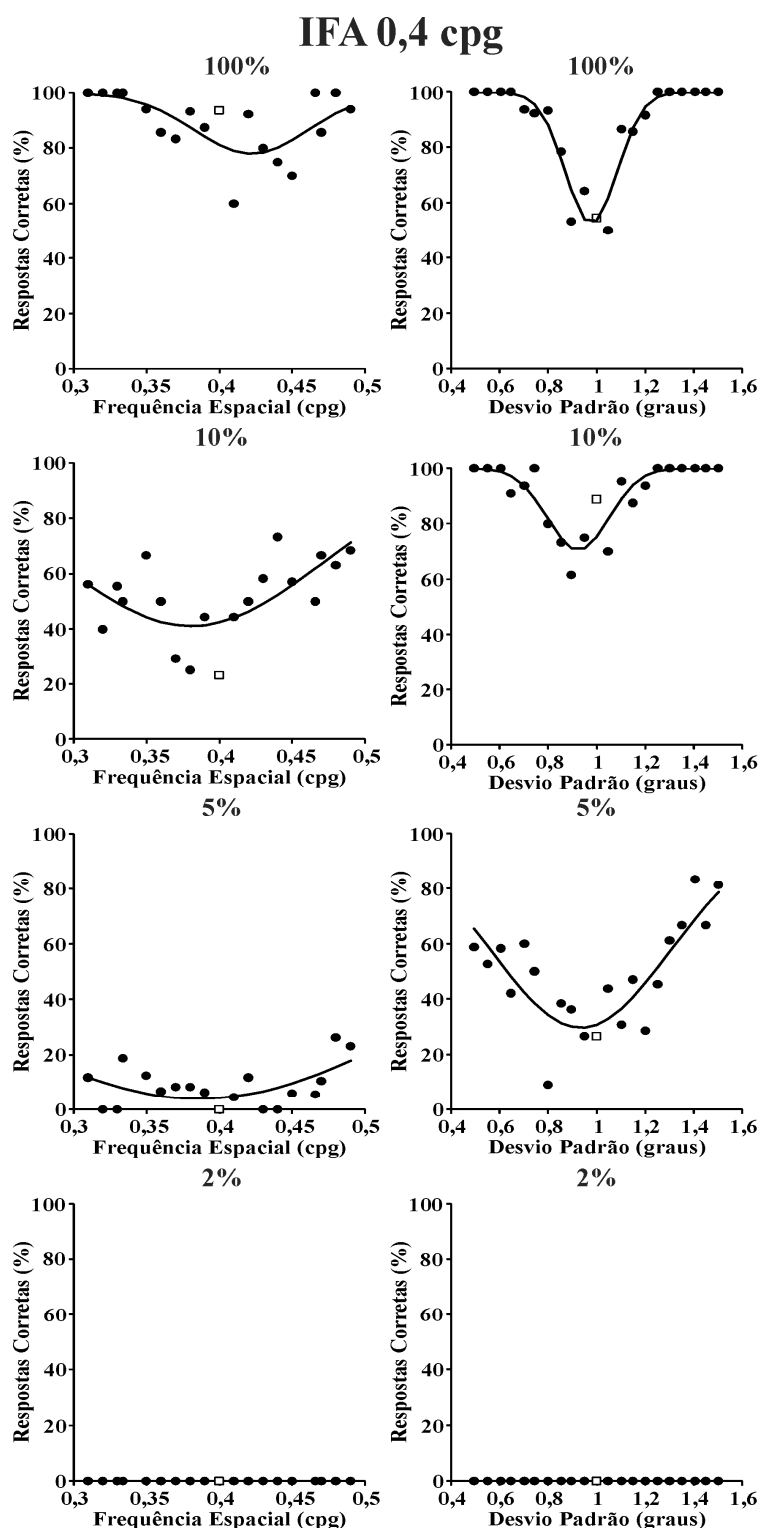
**Figura 52.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



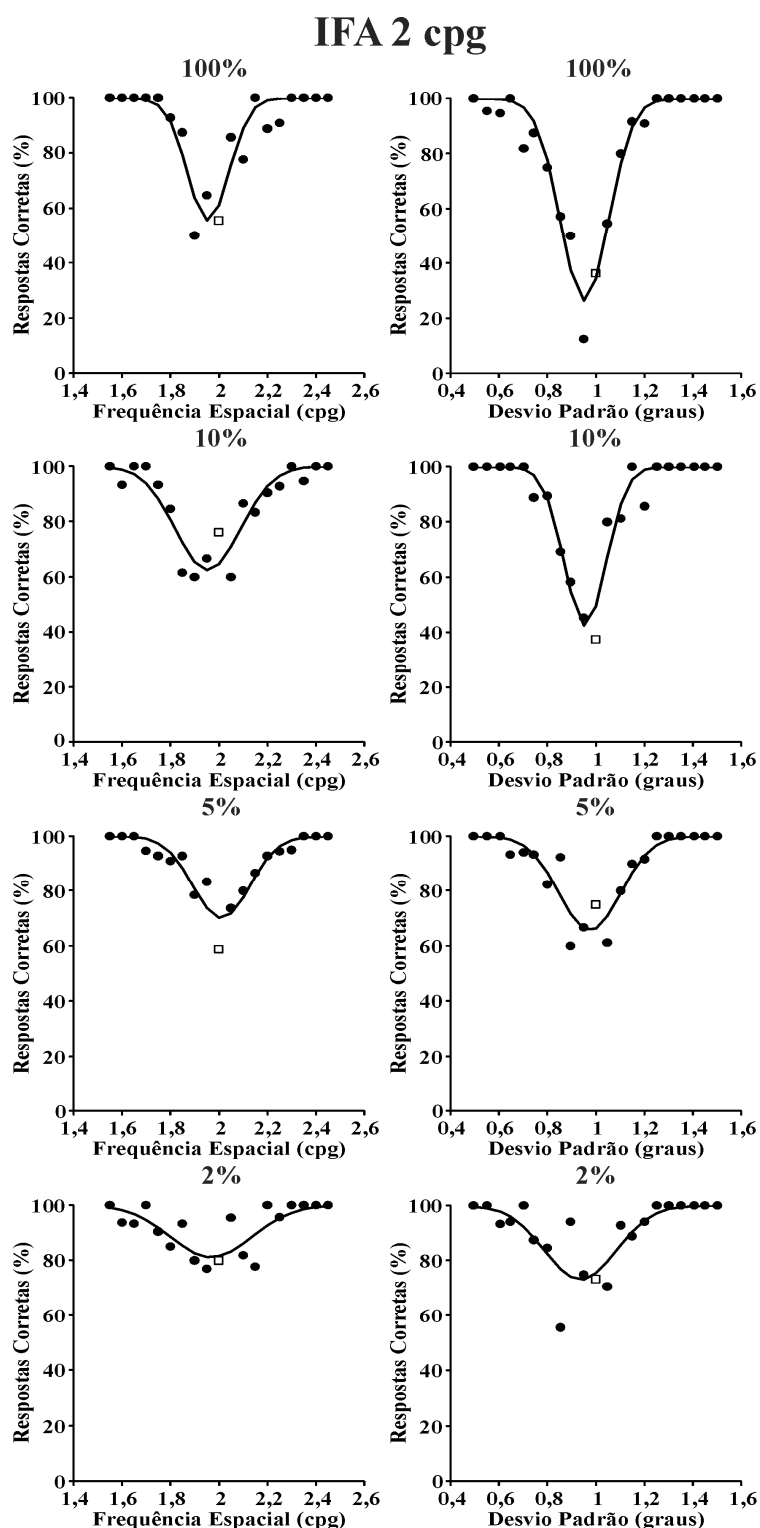
**Figura 53.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



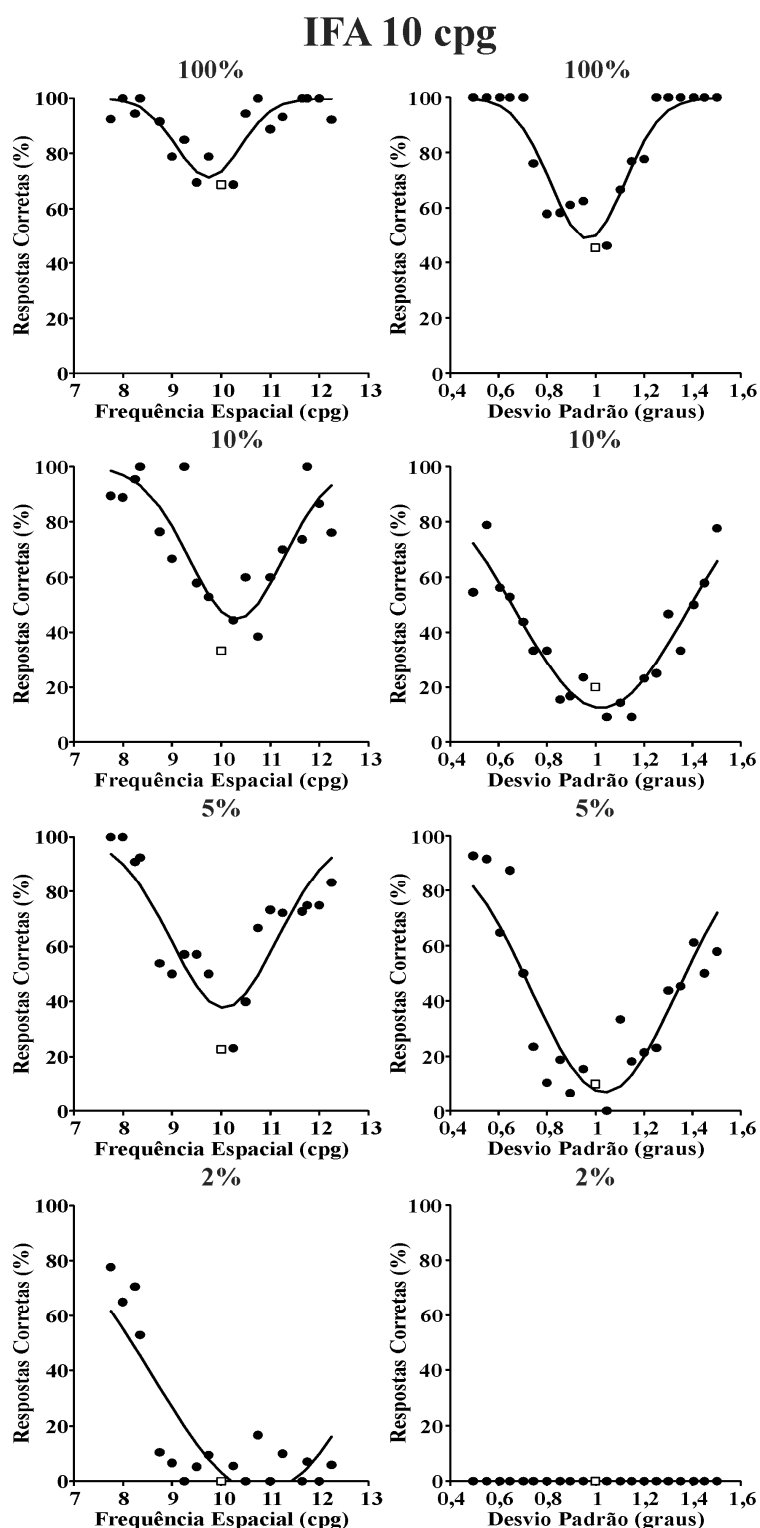
**Figura 54.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



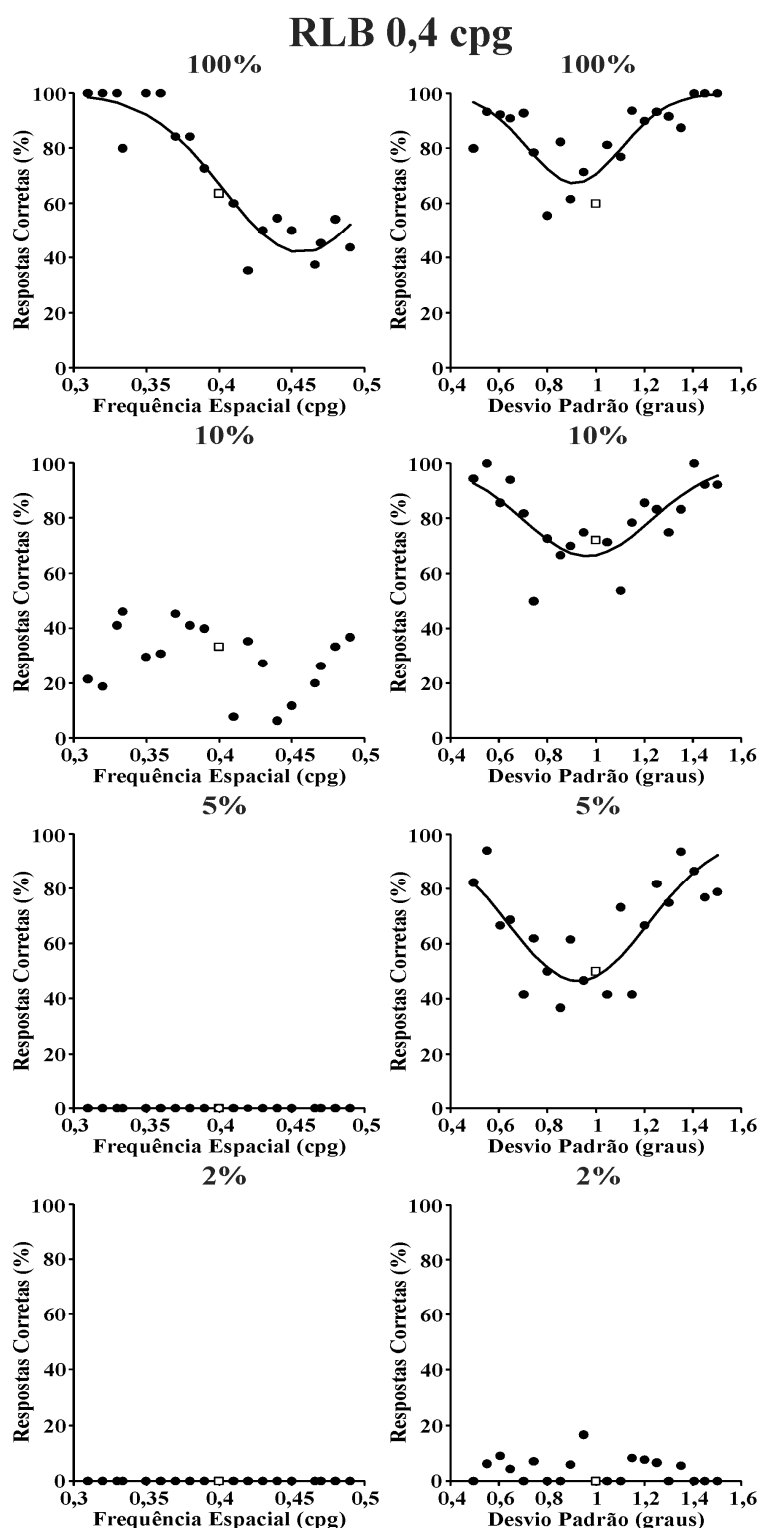
**Figura 55.** Sujeito IFA. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 56.** Sujeito IFA. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

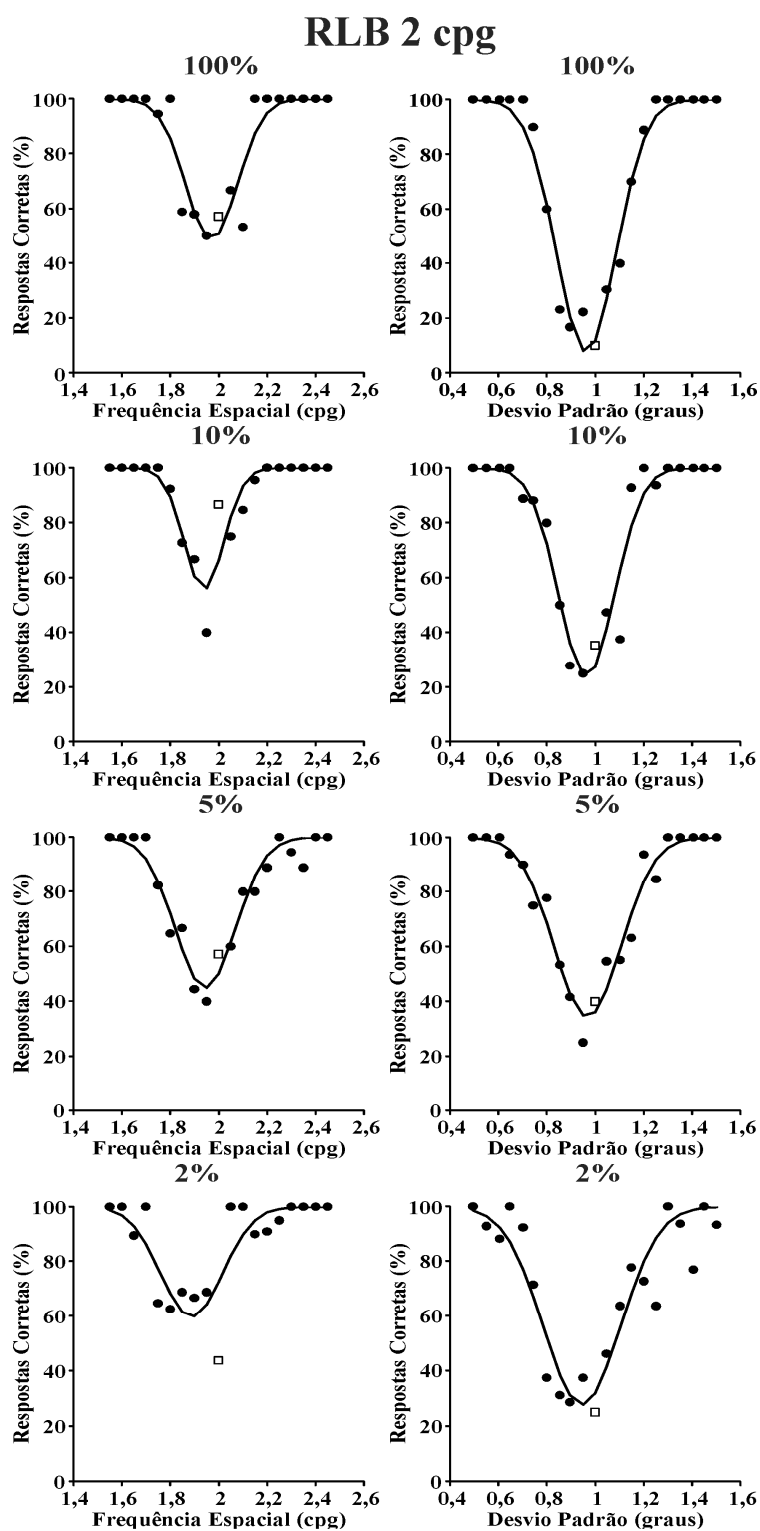


**Figura 57.** Sujeito IFA. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

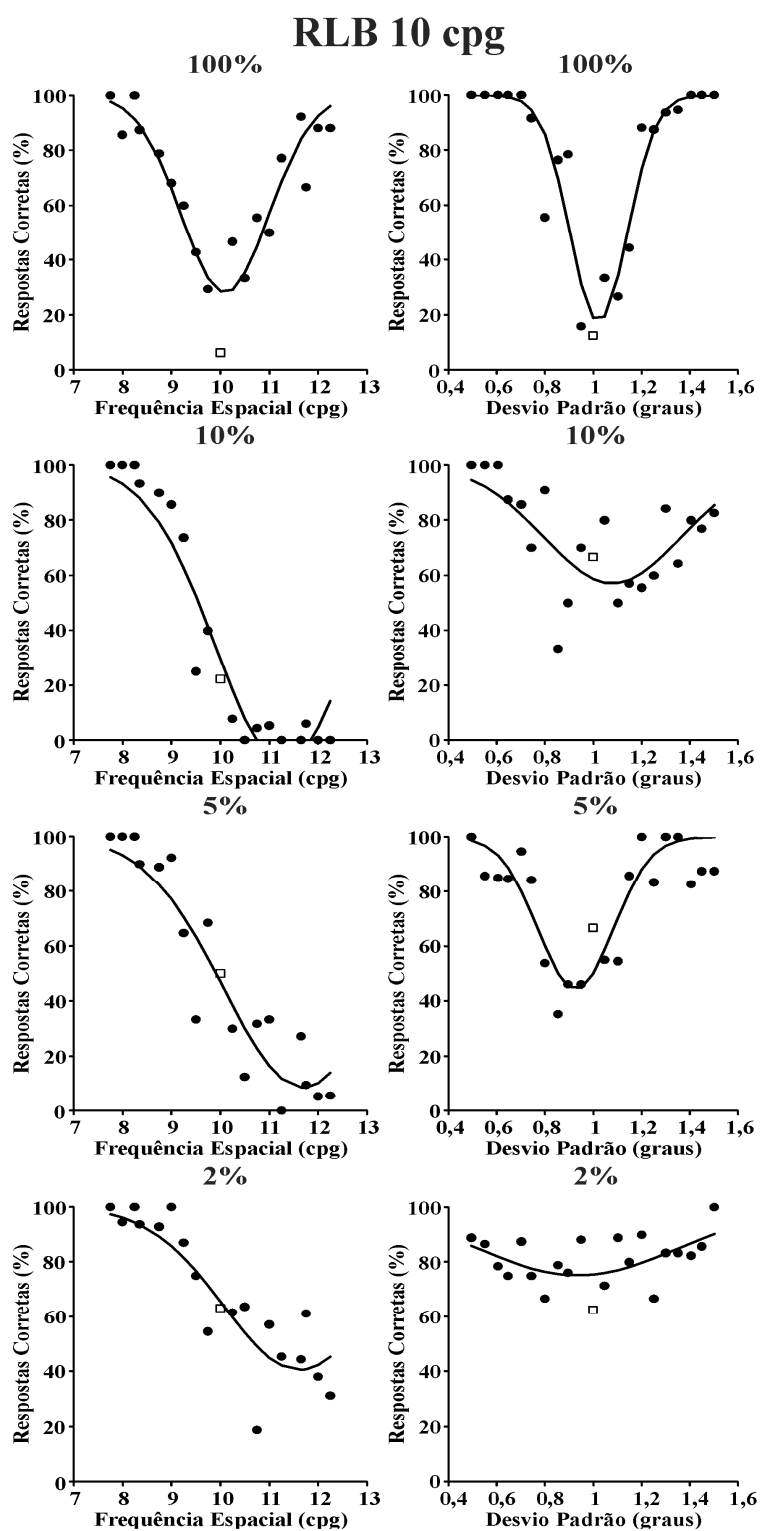


**Figura 58.** Sujeito RLB. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

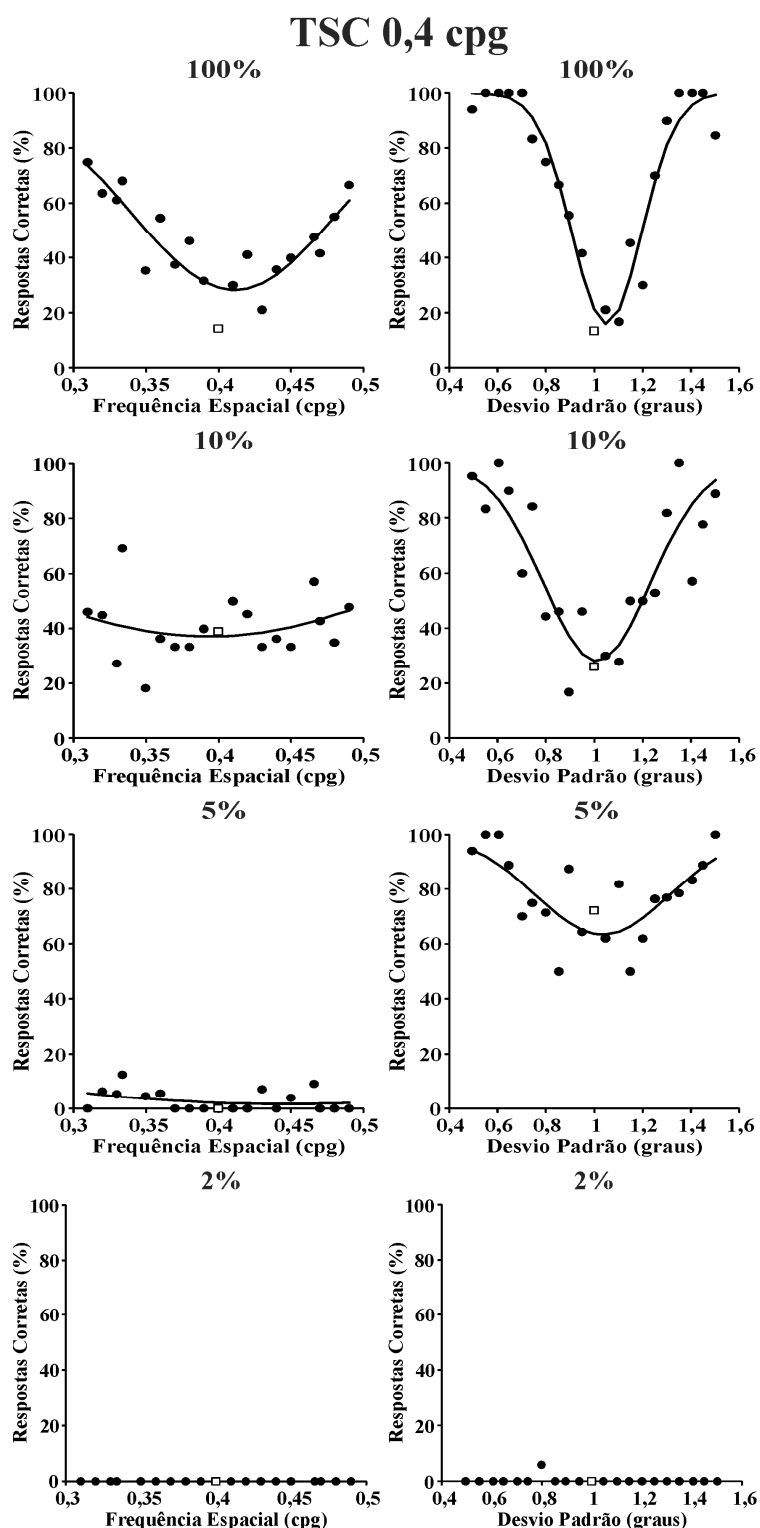




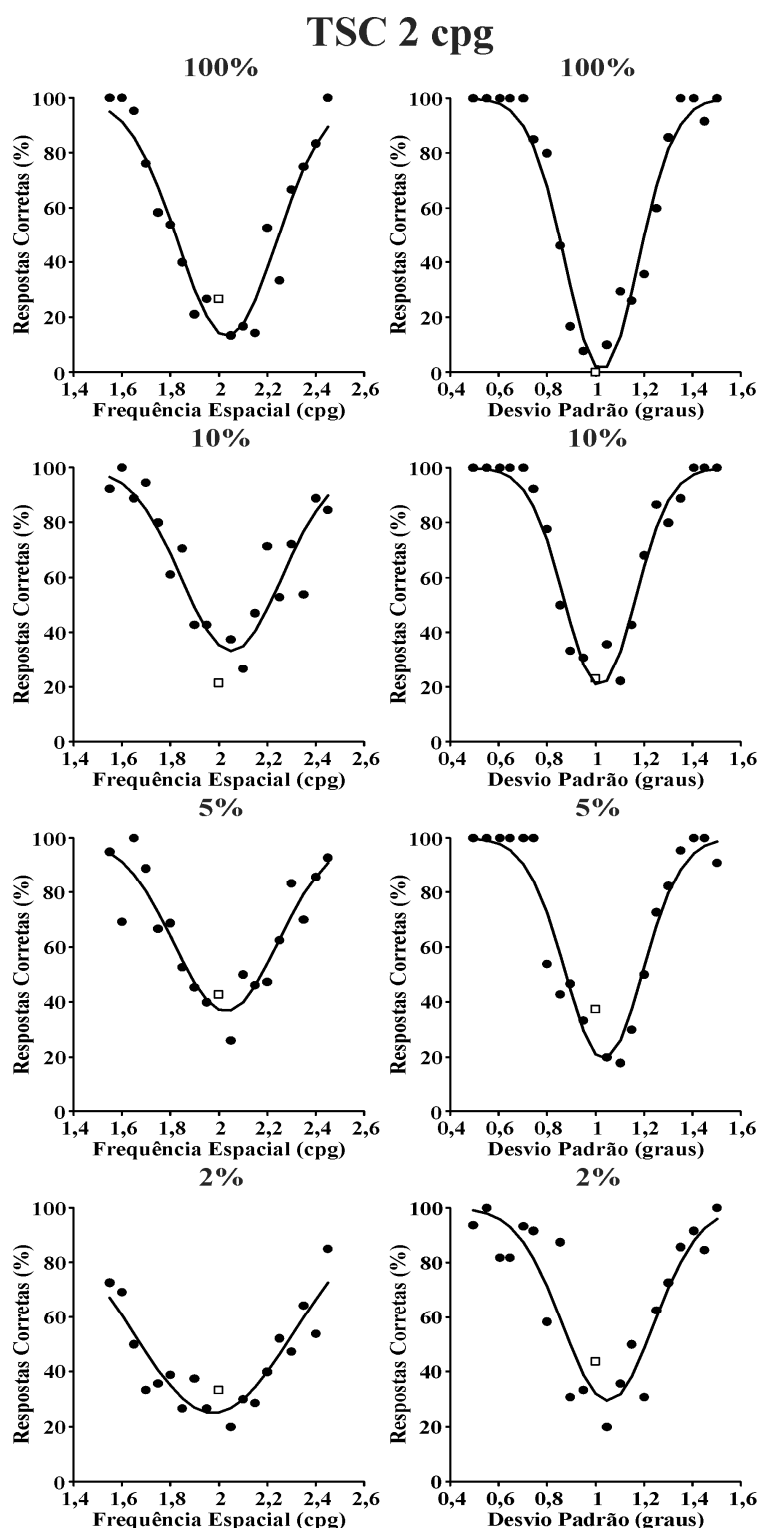
**Figura 59.** Sujeito RLB. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpq, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



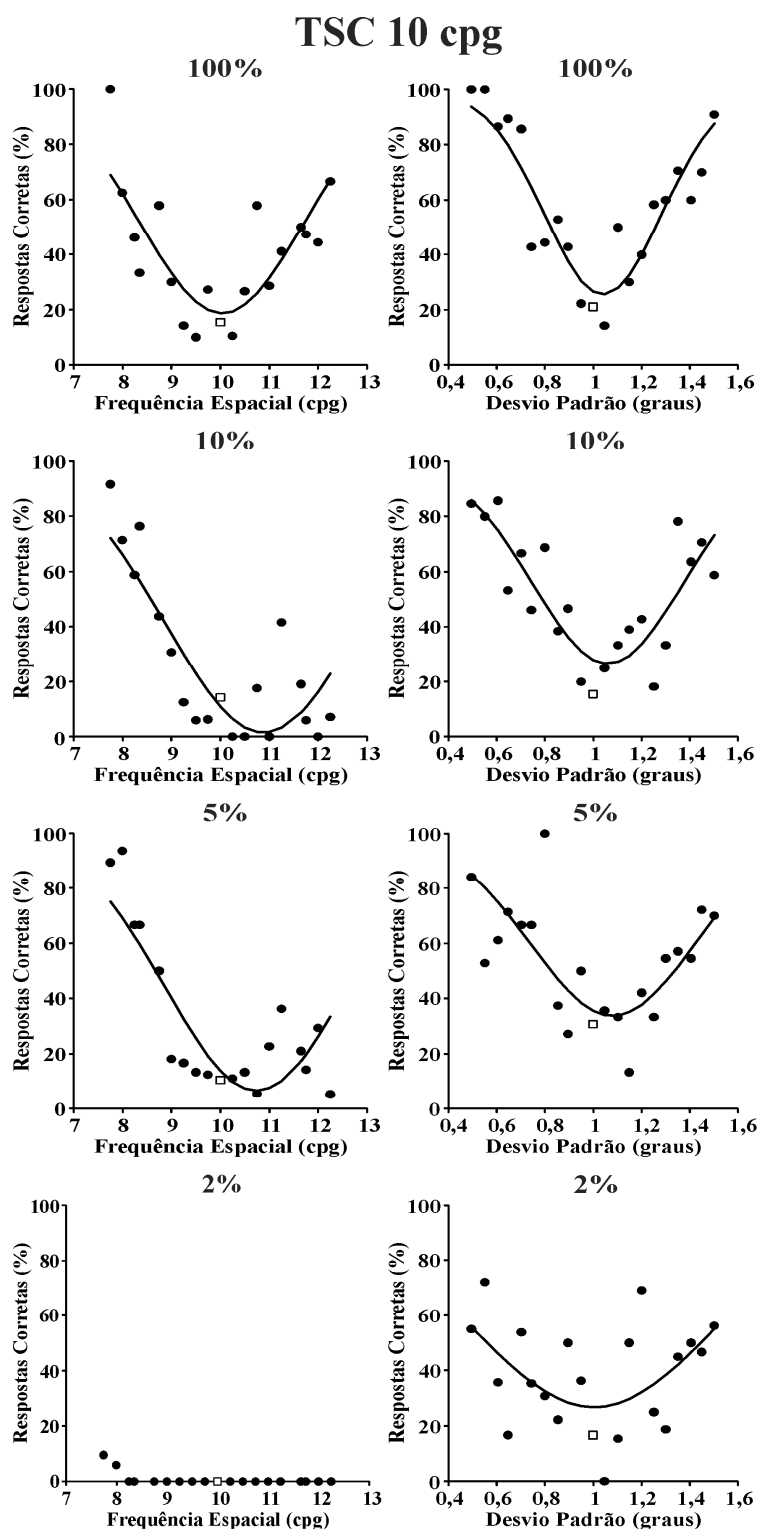
**Figura 60.** Sujeito RLB. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



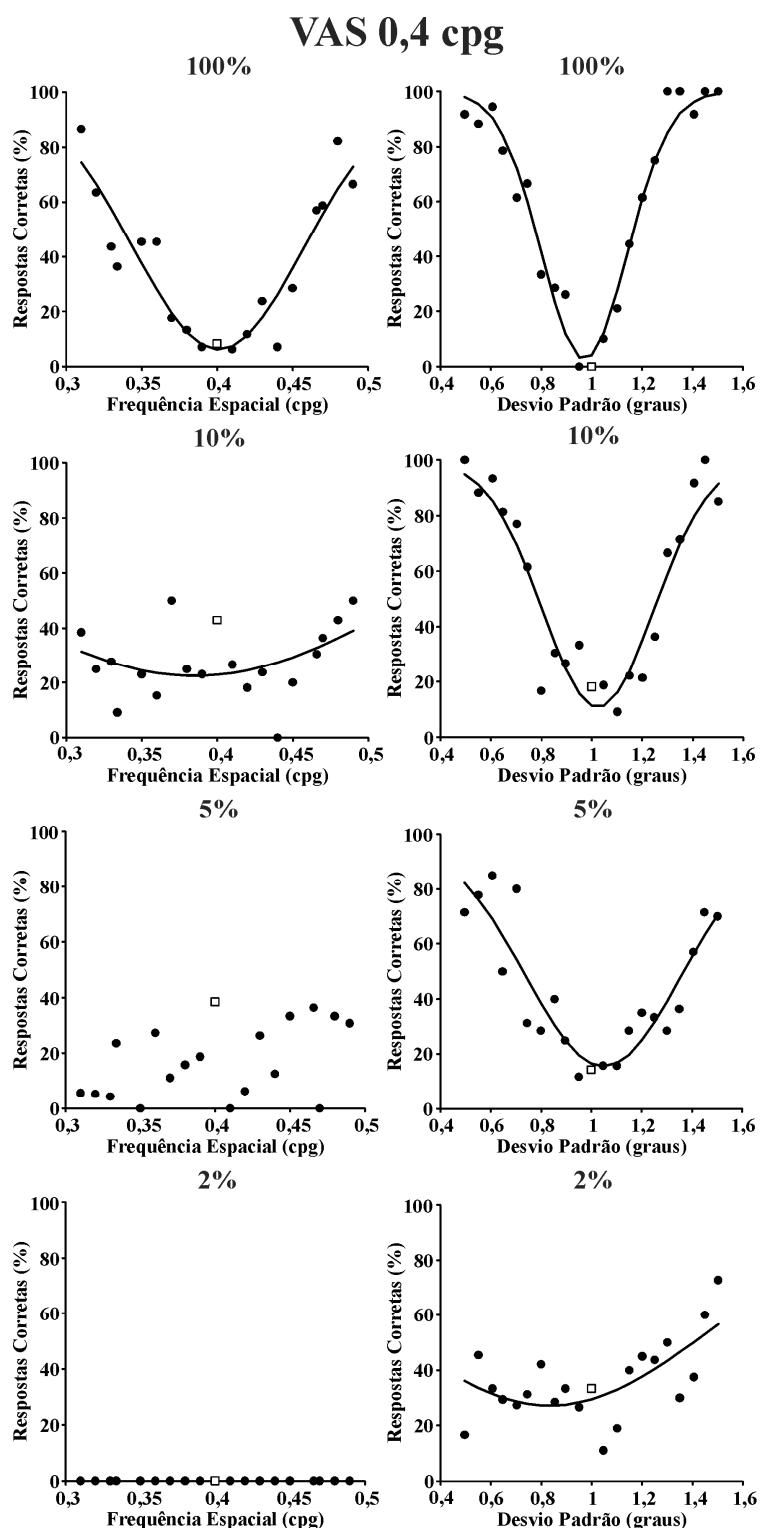
**Figura 61.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



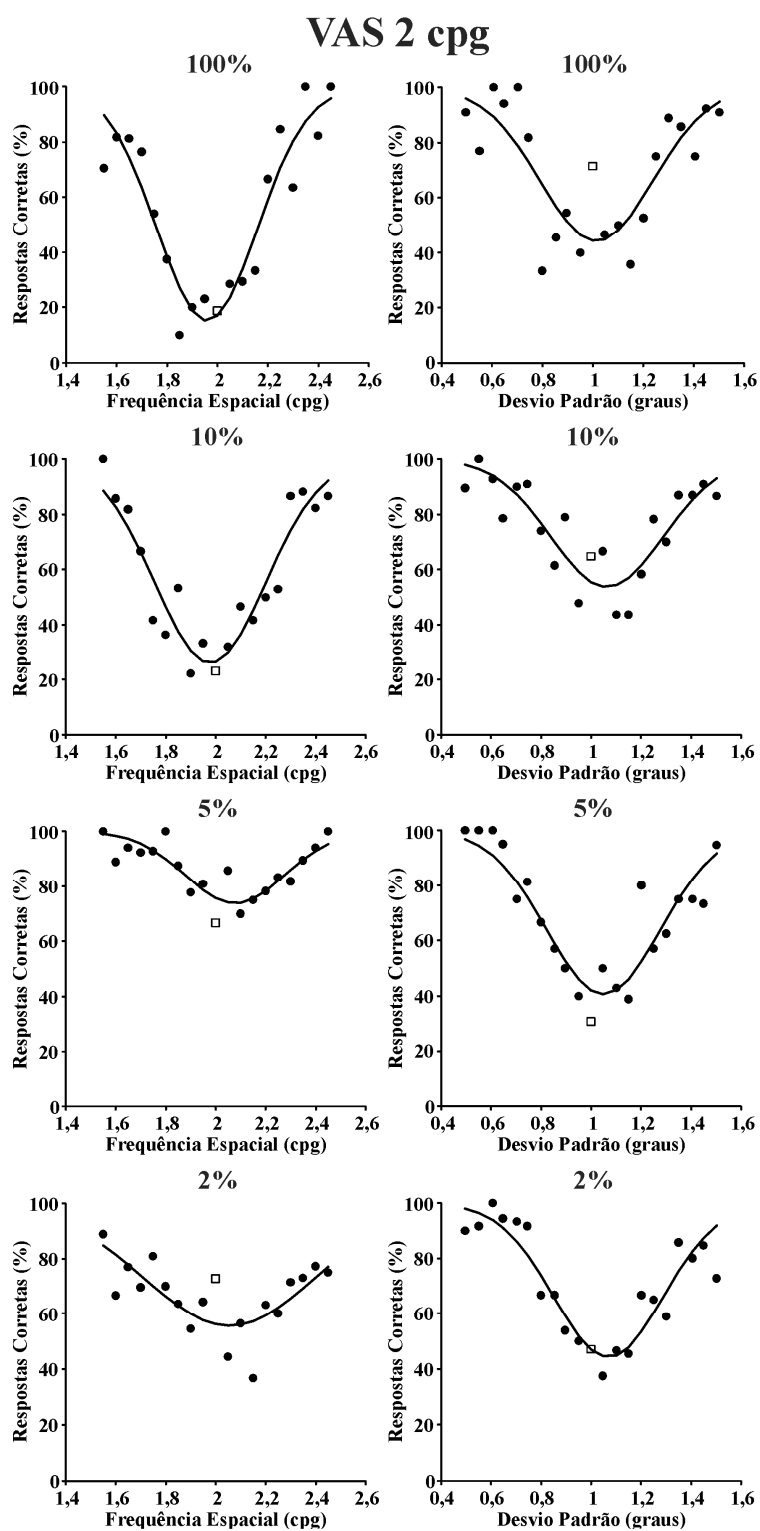
**Figura 62.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



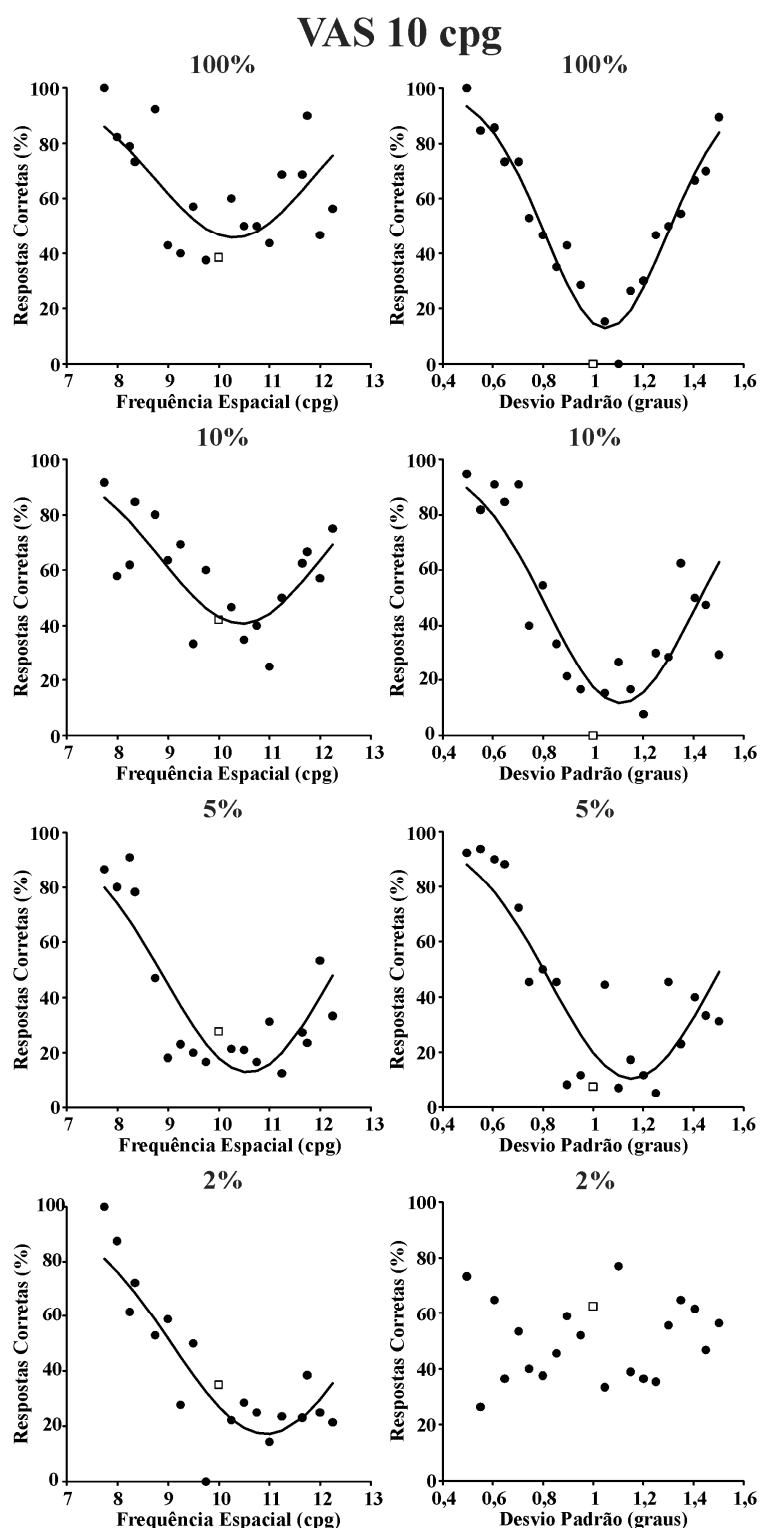
**Figura 63.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 64.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

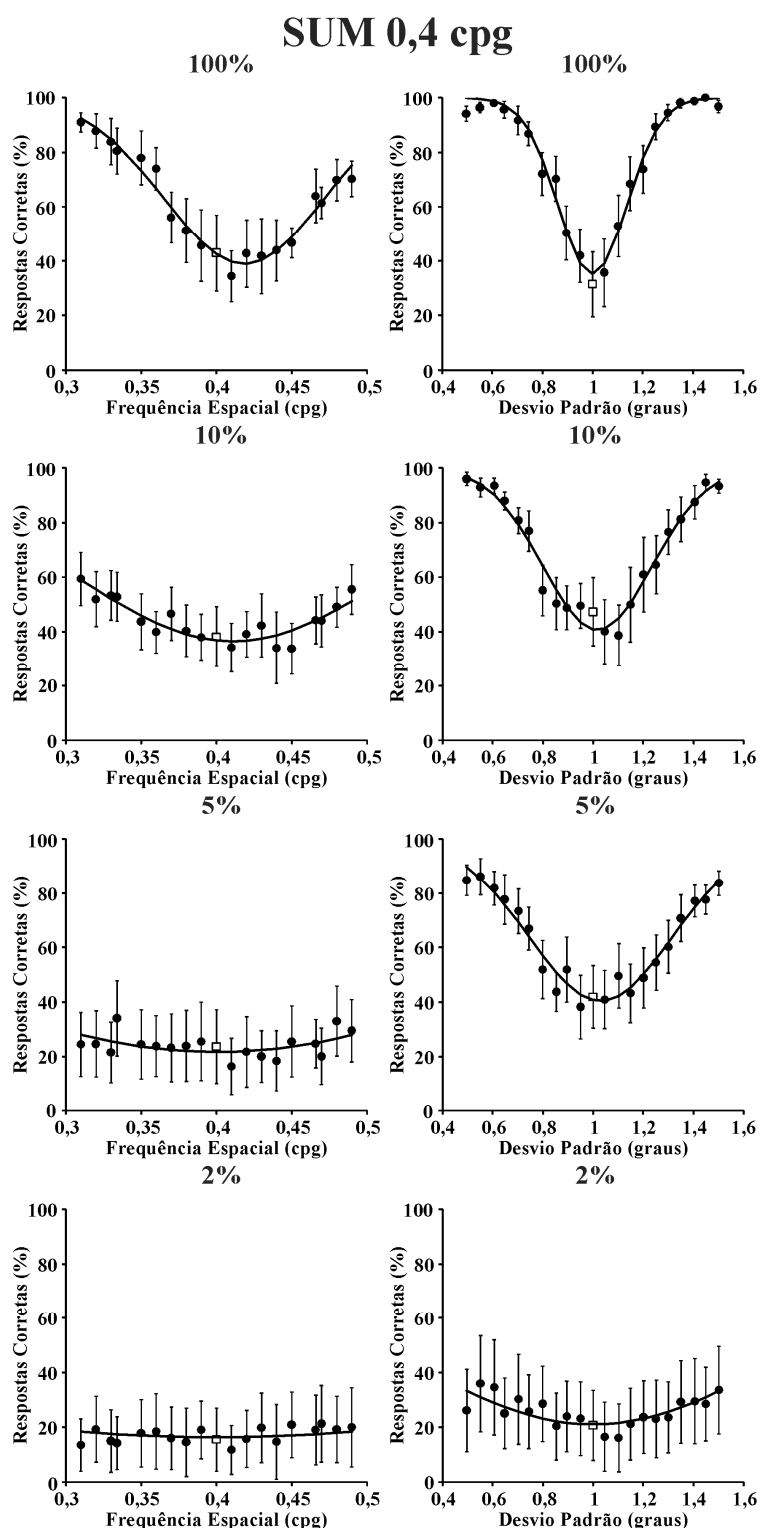


**Figura 65.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

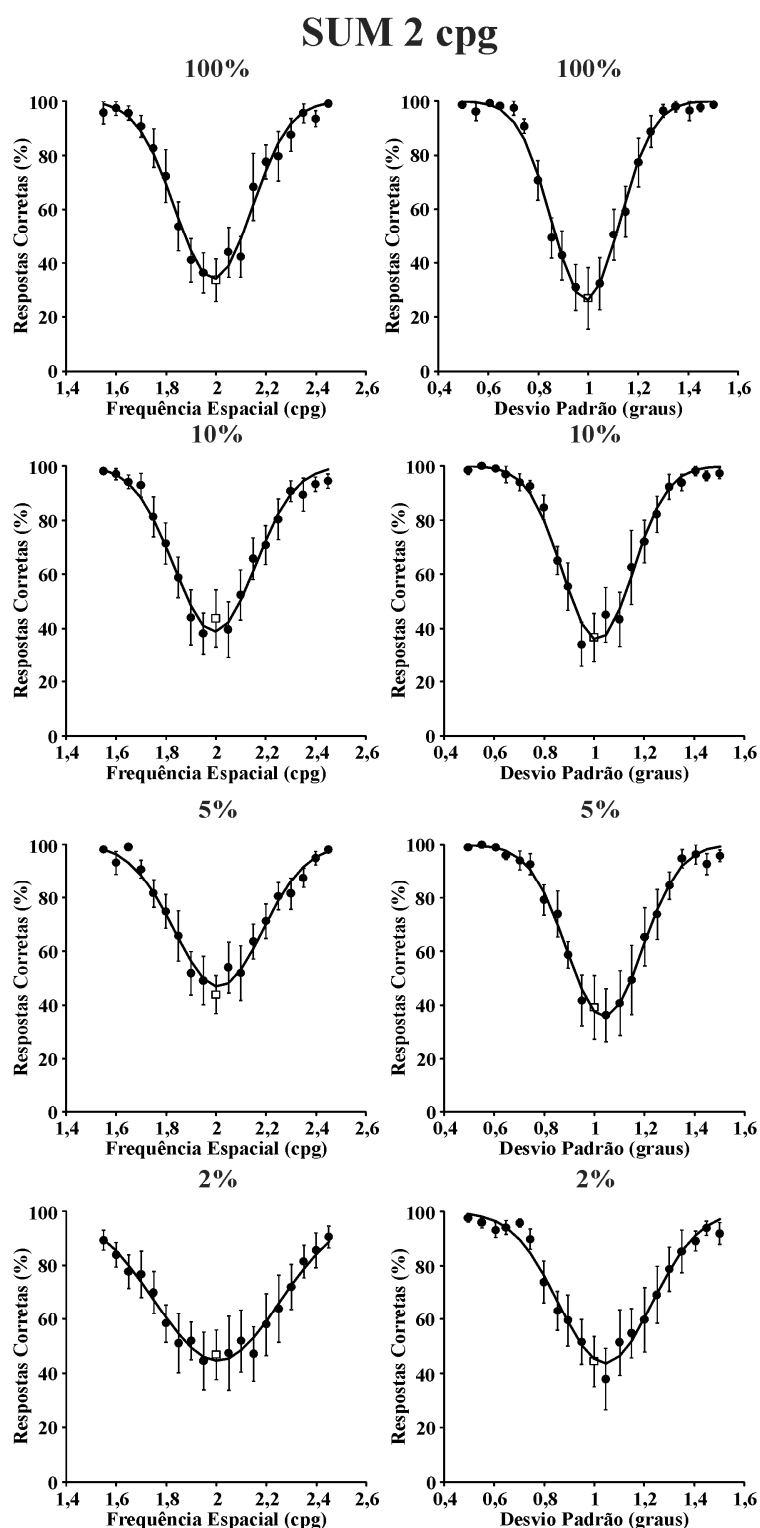


**Figura 66.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

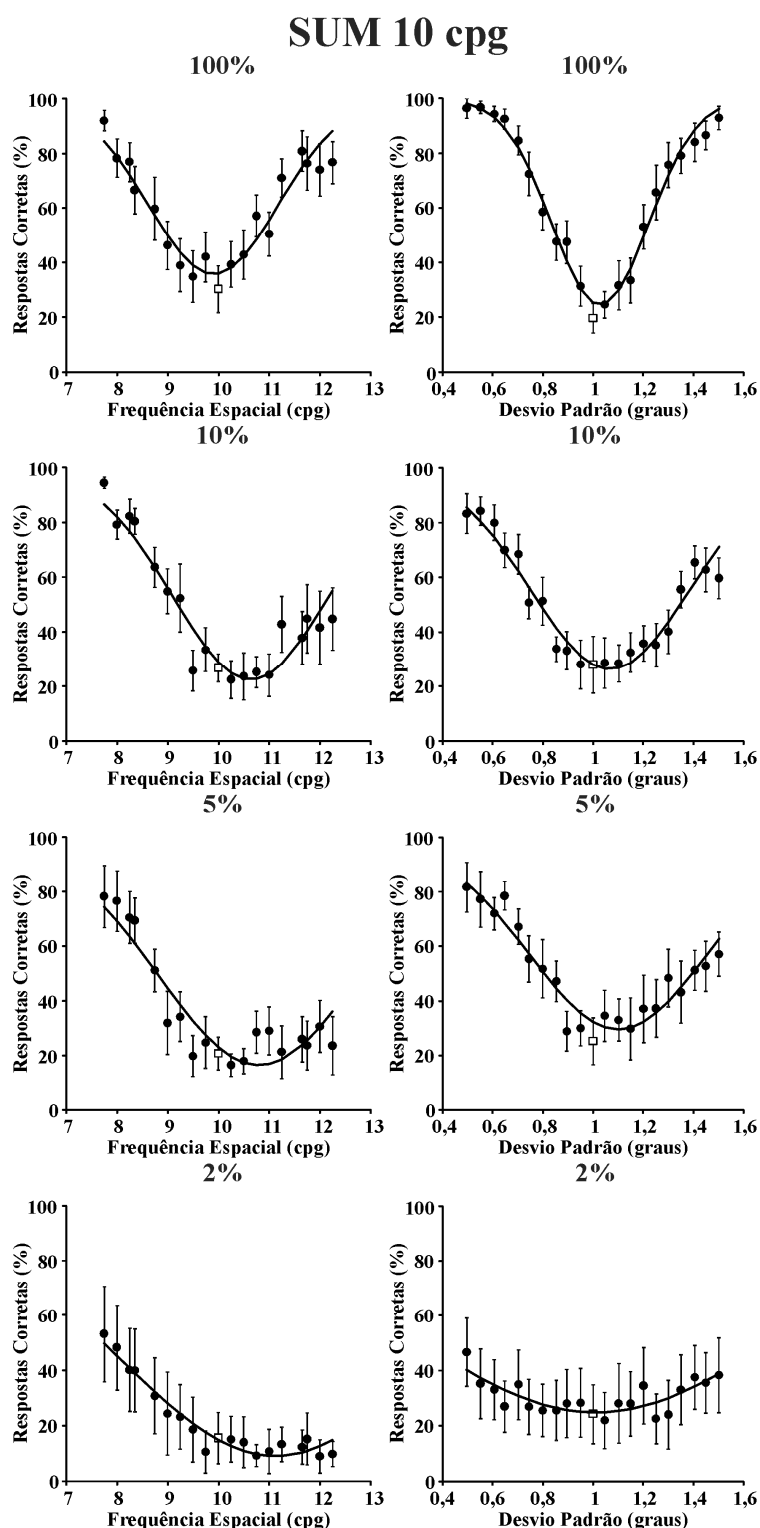




**Figura 67.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 0,4 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

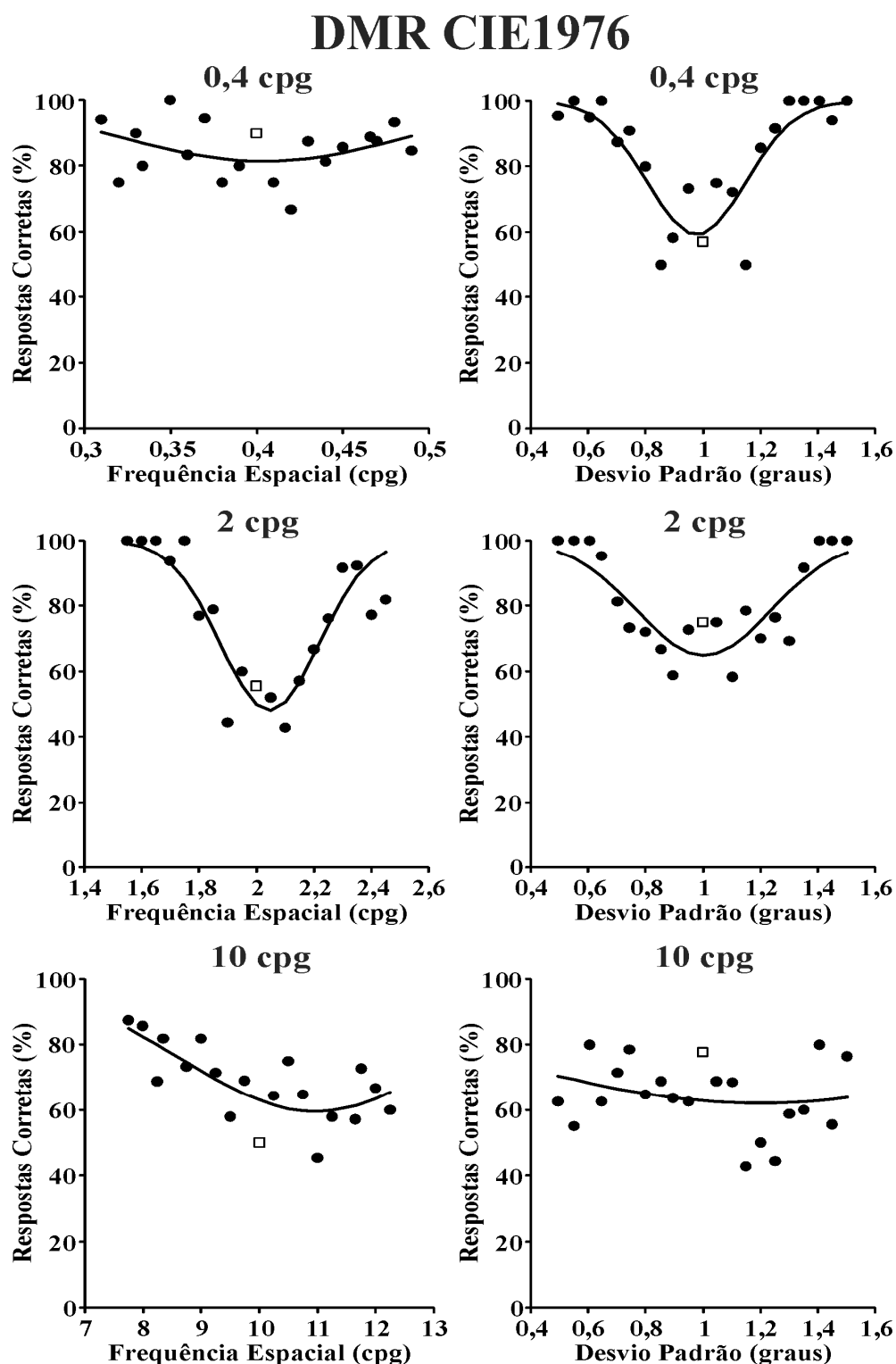


**Figura 68.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 2 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

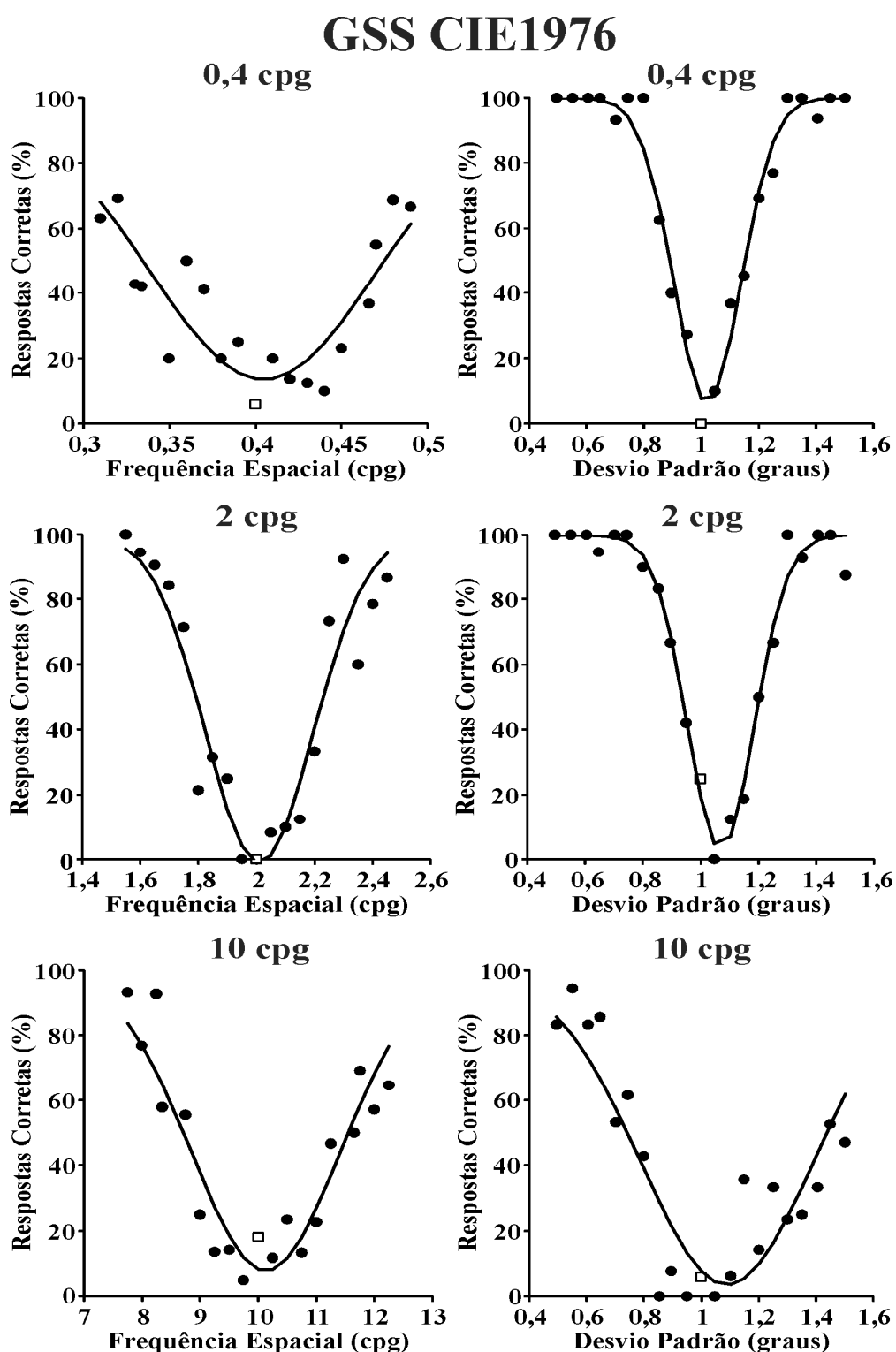


**Figura 69.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em quatro níveis diferentes de contraste espacial acromático (100%, 10%, 5% e 2%). Estímulo de referência: frequência espacial 10 cpg, desvio padrão 1 grau. Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

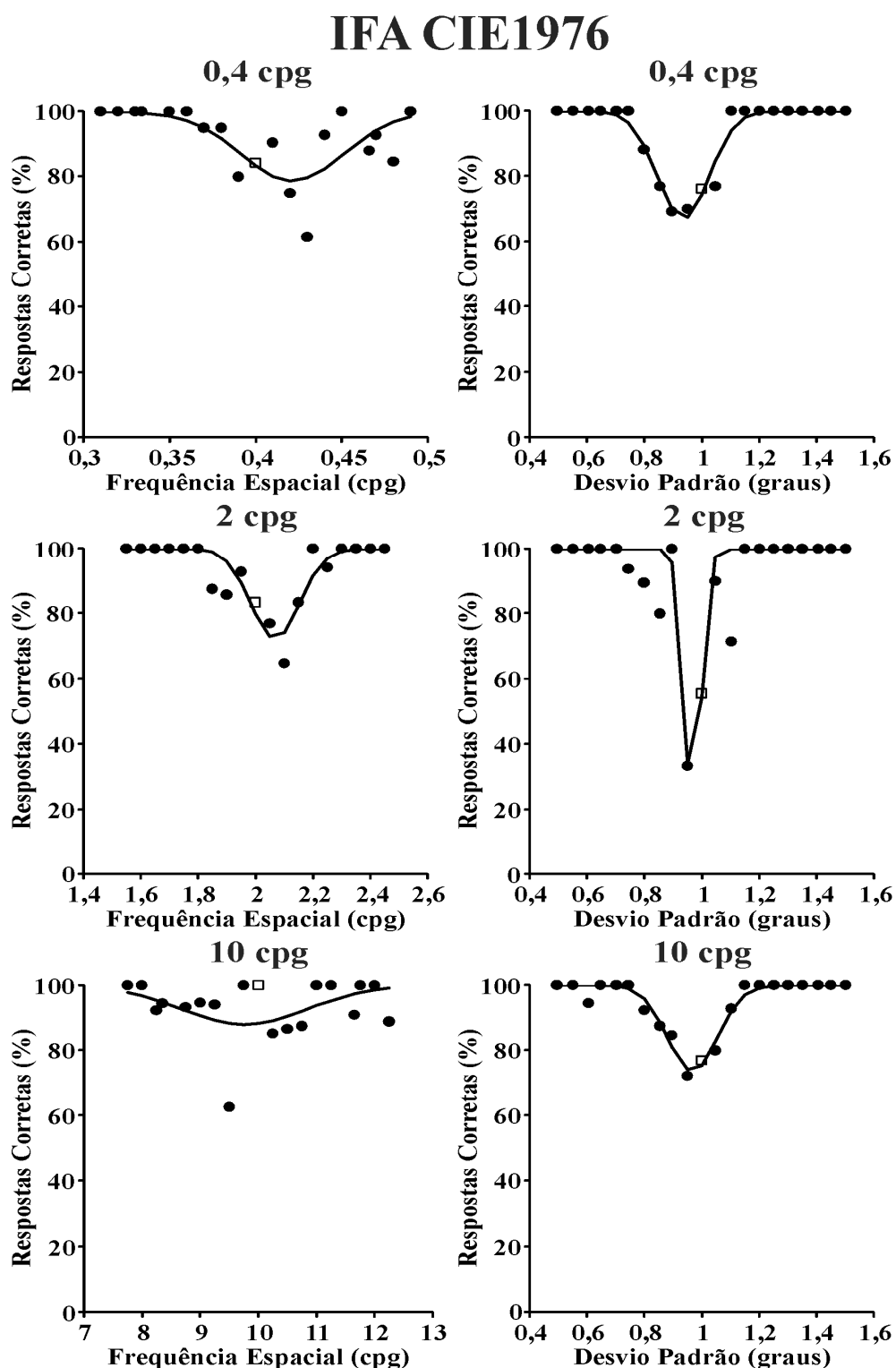
**13 APÊNDICE 2: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS CROMÁTICOS**



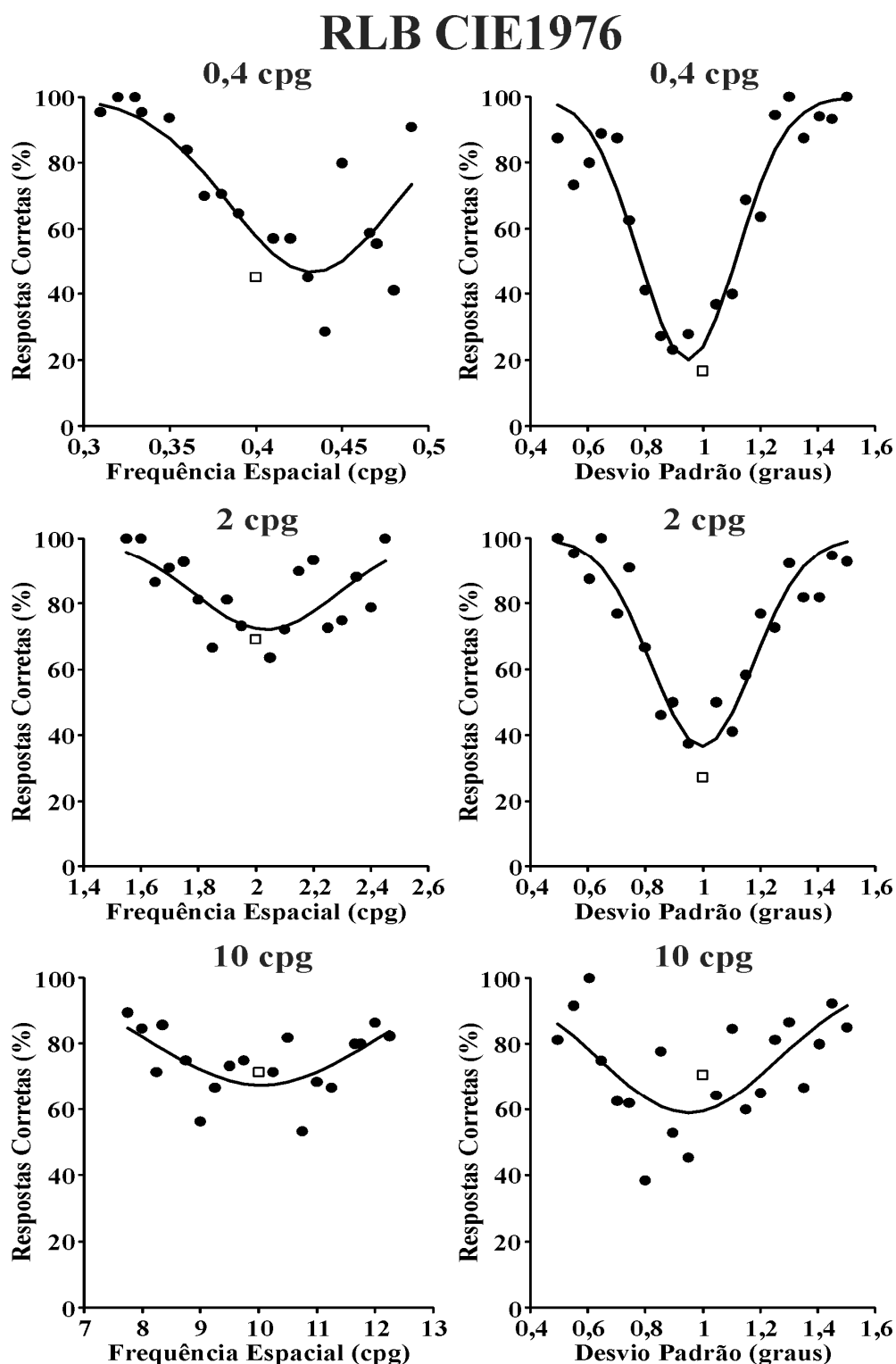
**Figura 70.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 71.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



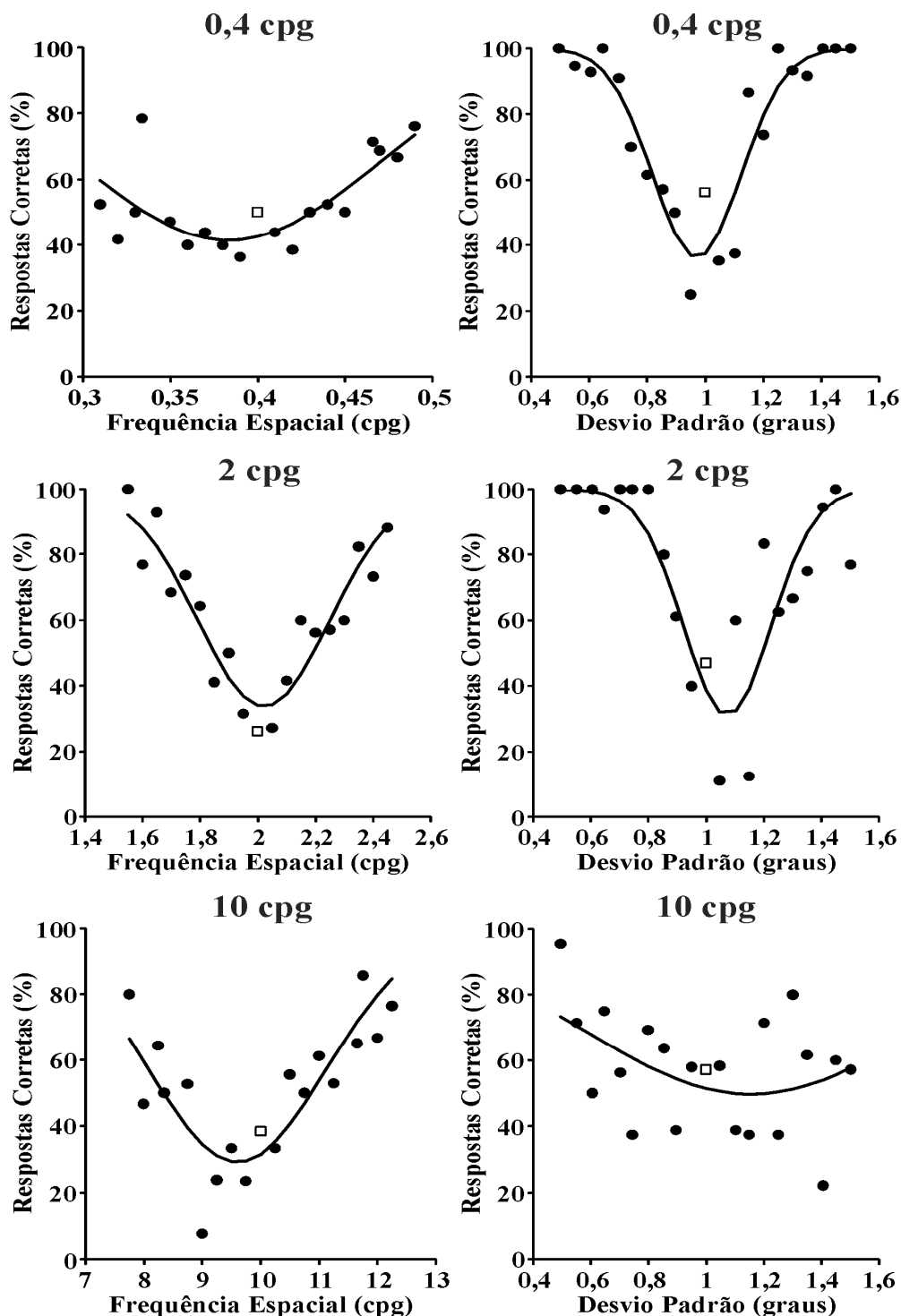
**Figura 72.** Sujeito IFA. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cp/g e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



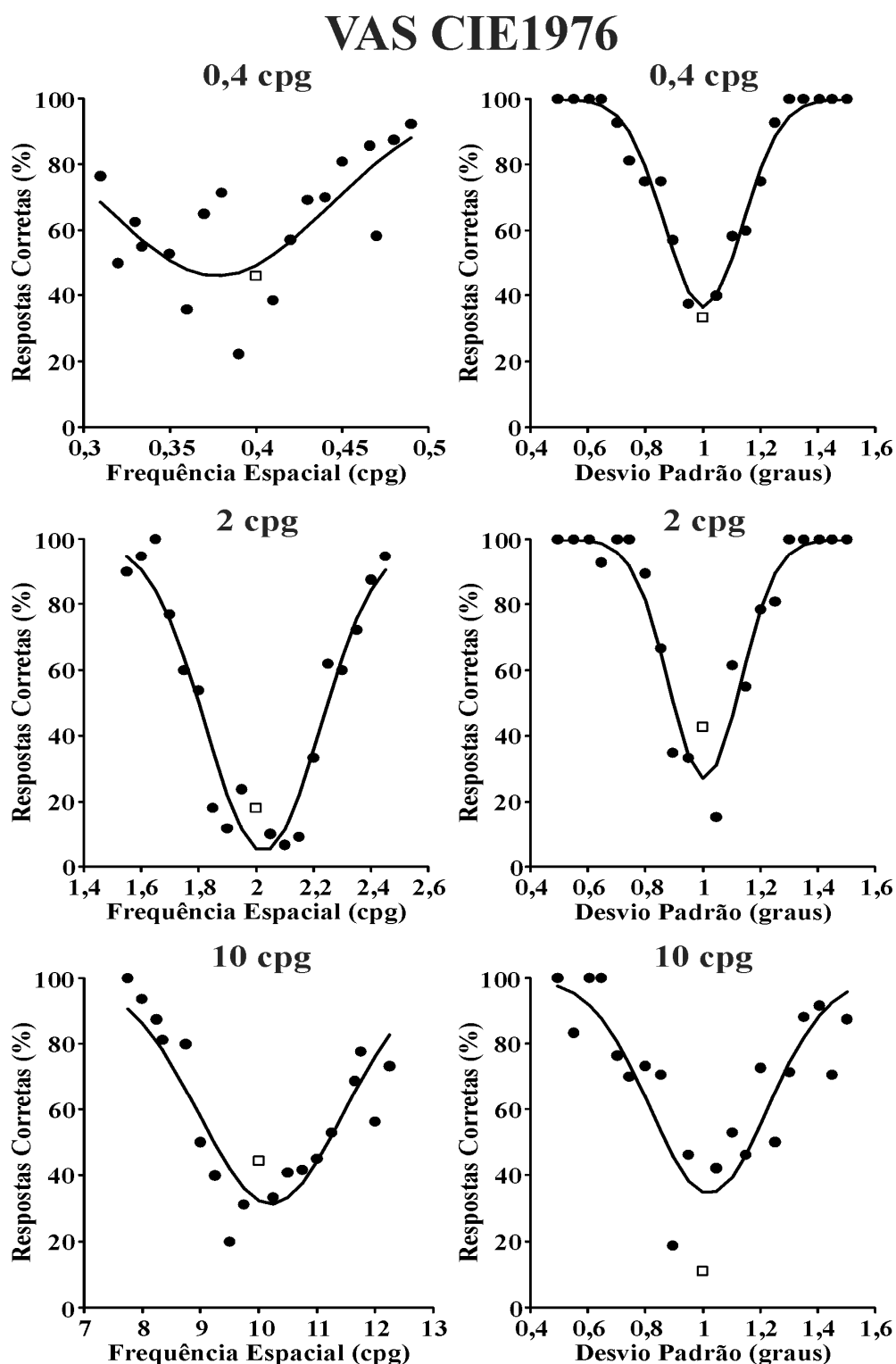
**Figura 73.** Sujeito RLB. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



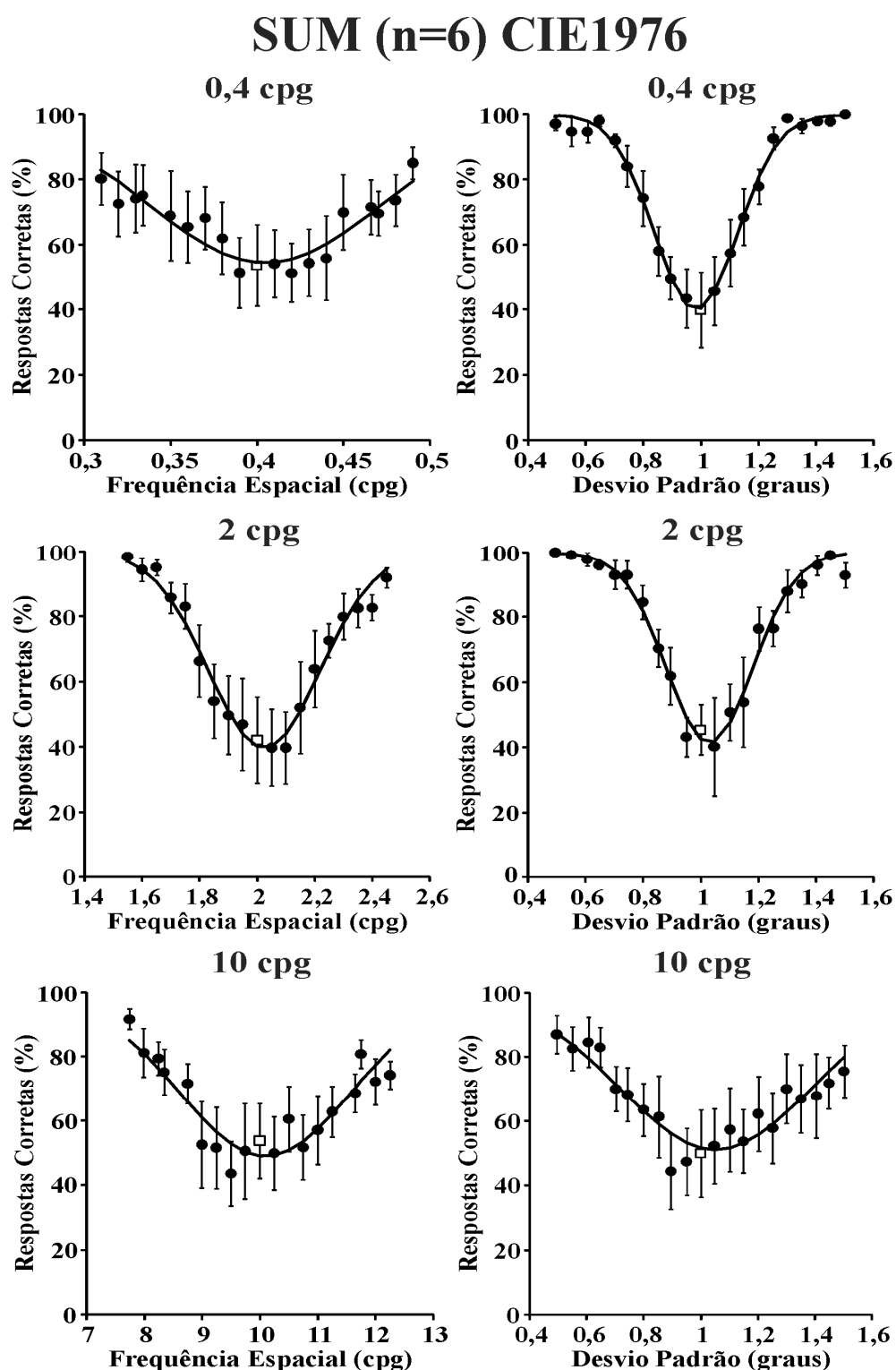
## TSC CIE1976



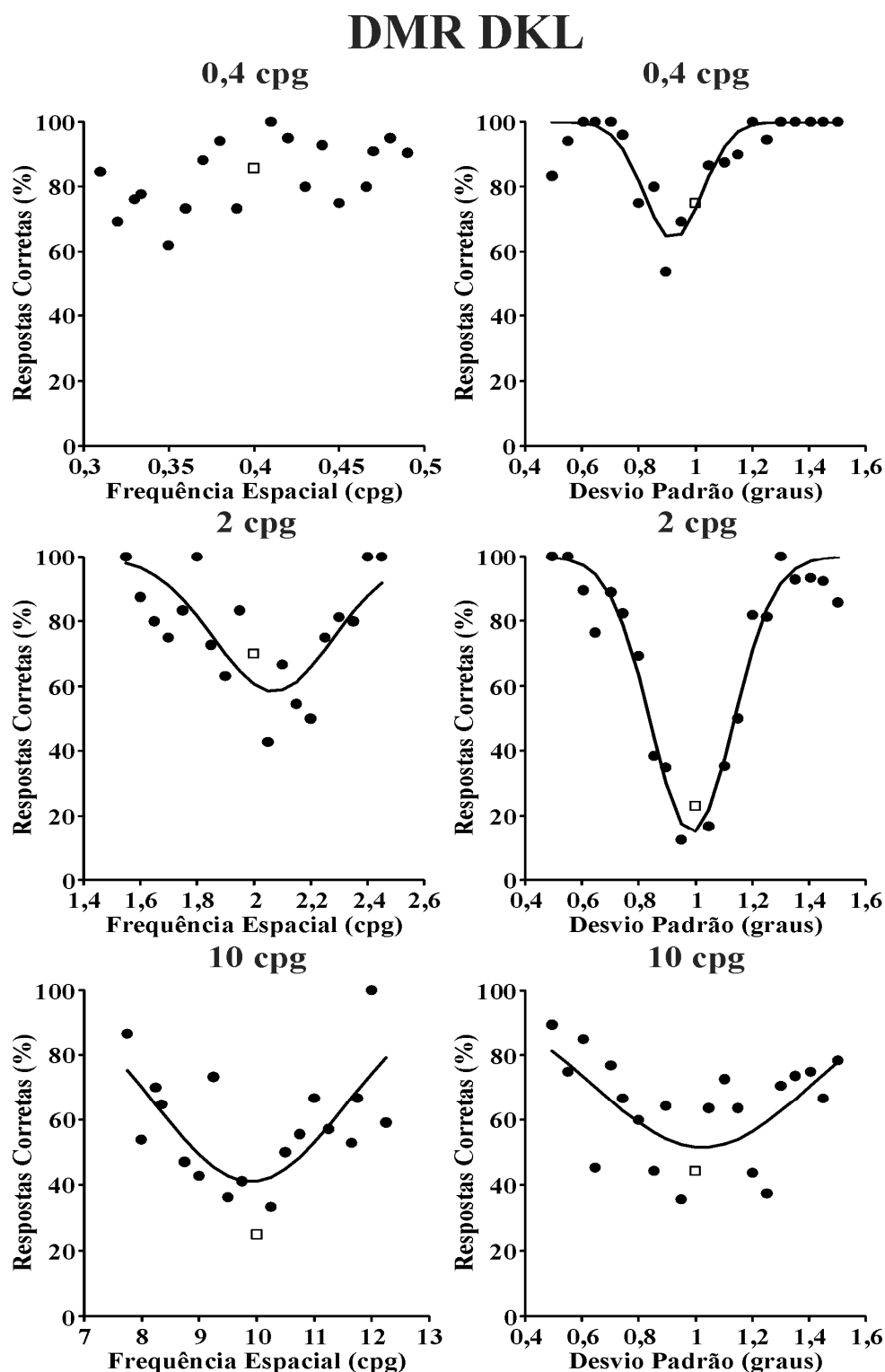
**Figura 74.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



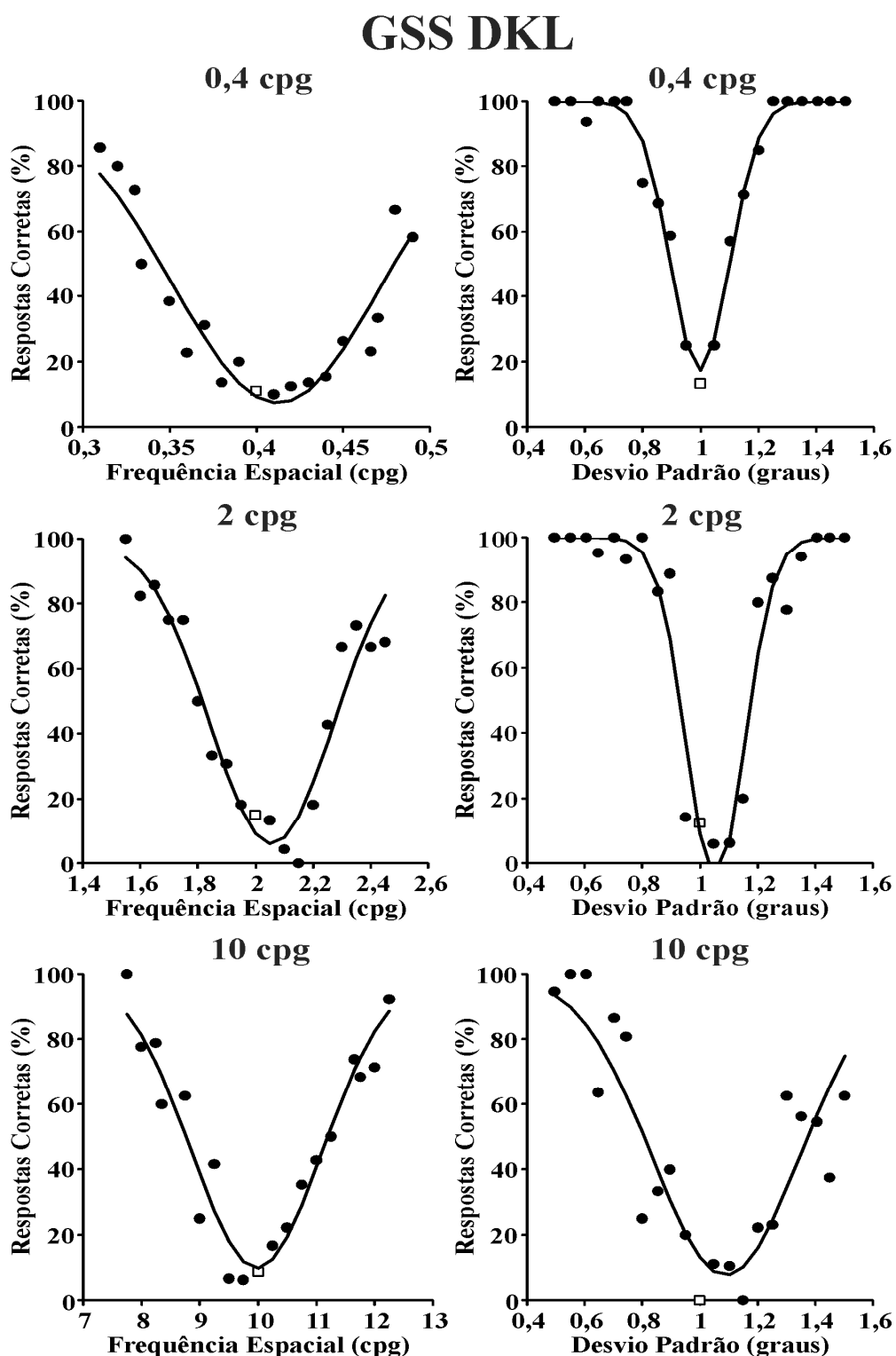
**Figura 75.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 76.** Sujeito SUM. Discriminação de freqüência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de freqüências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

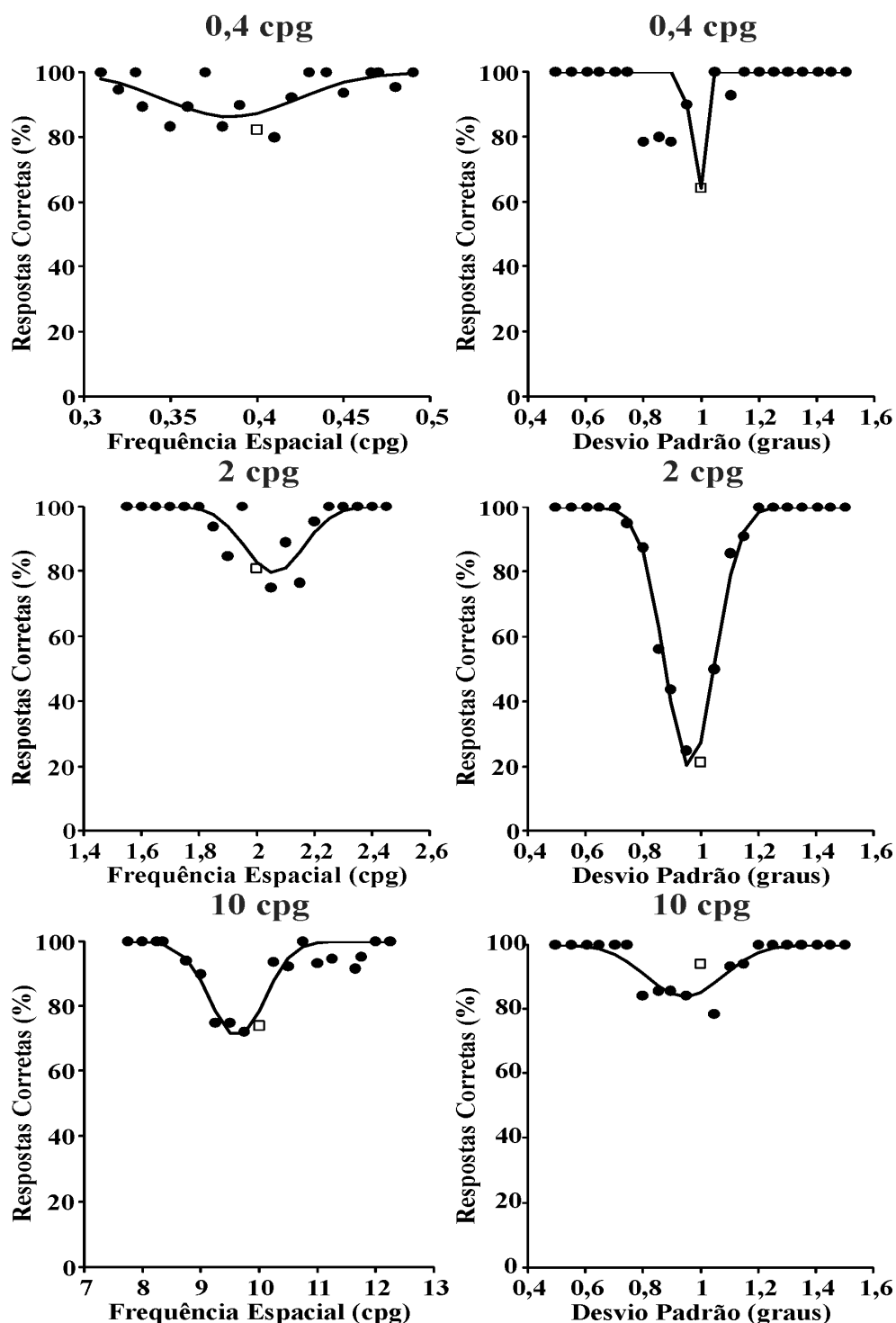


**Figura 77.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

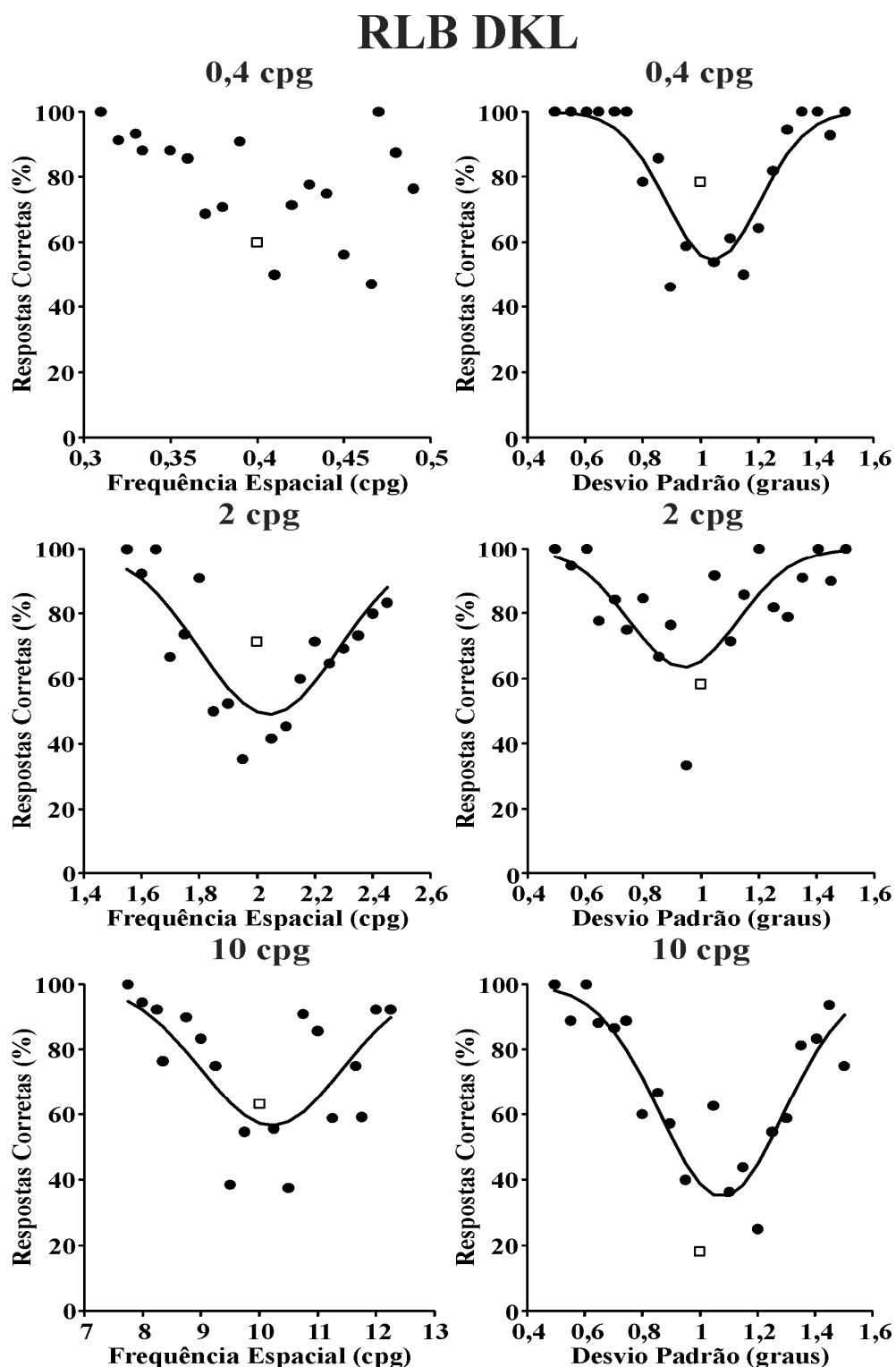


**Figura 78.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

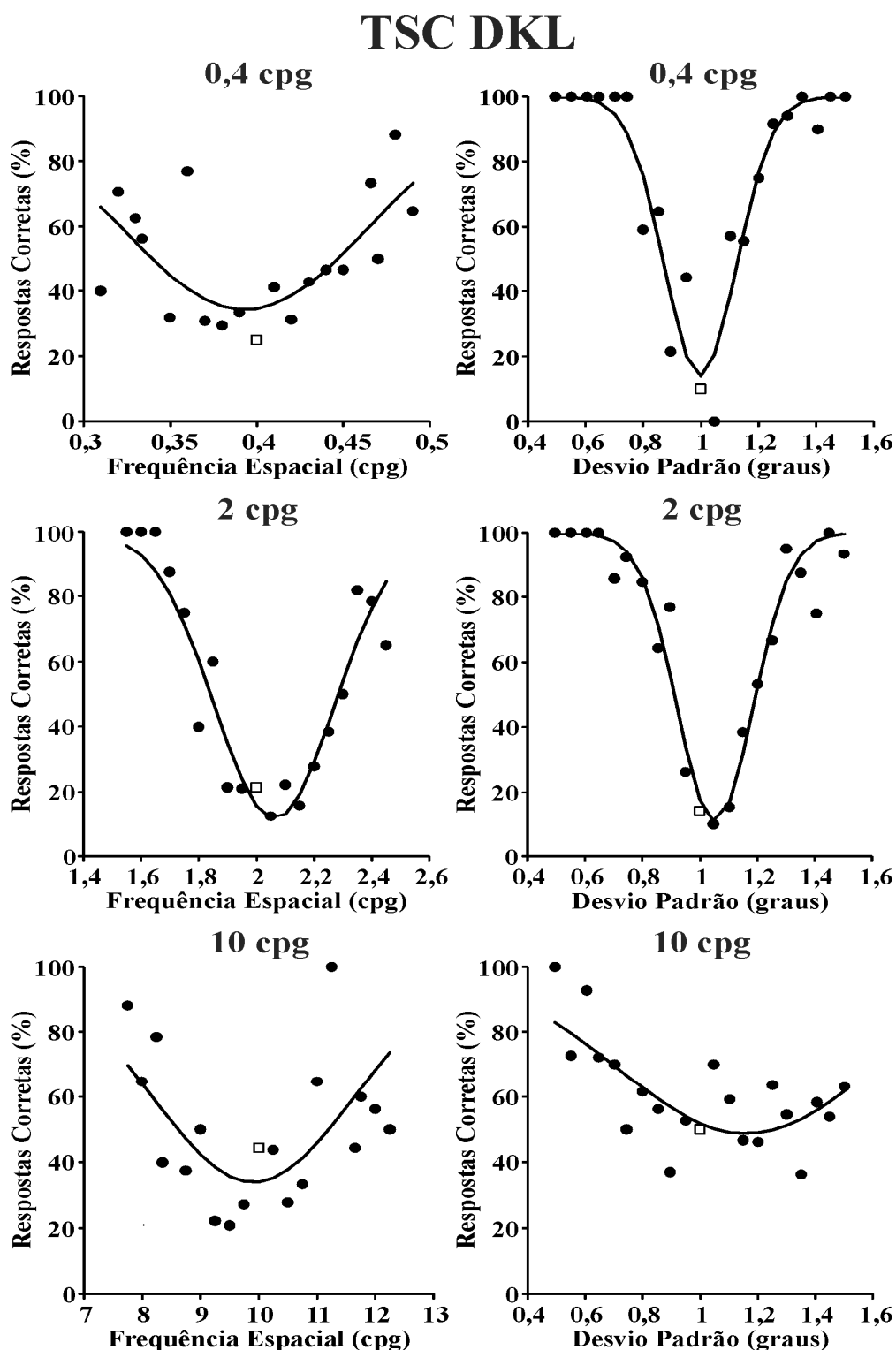
## IFA DKL



**Figura 79.** Sujeito IFA. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cp/g e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

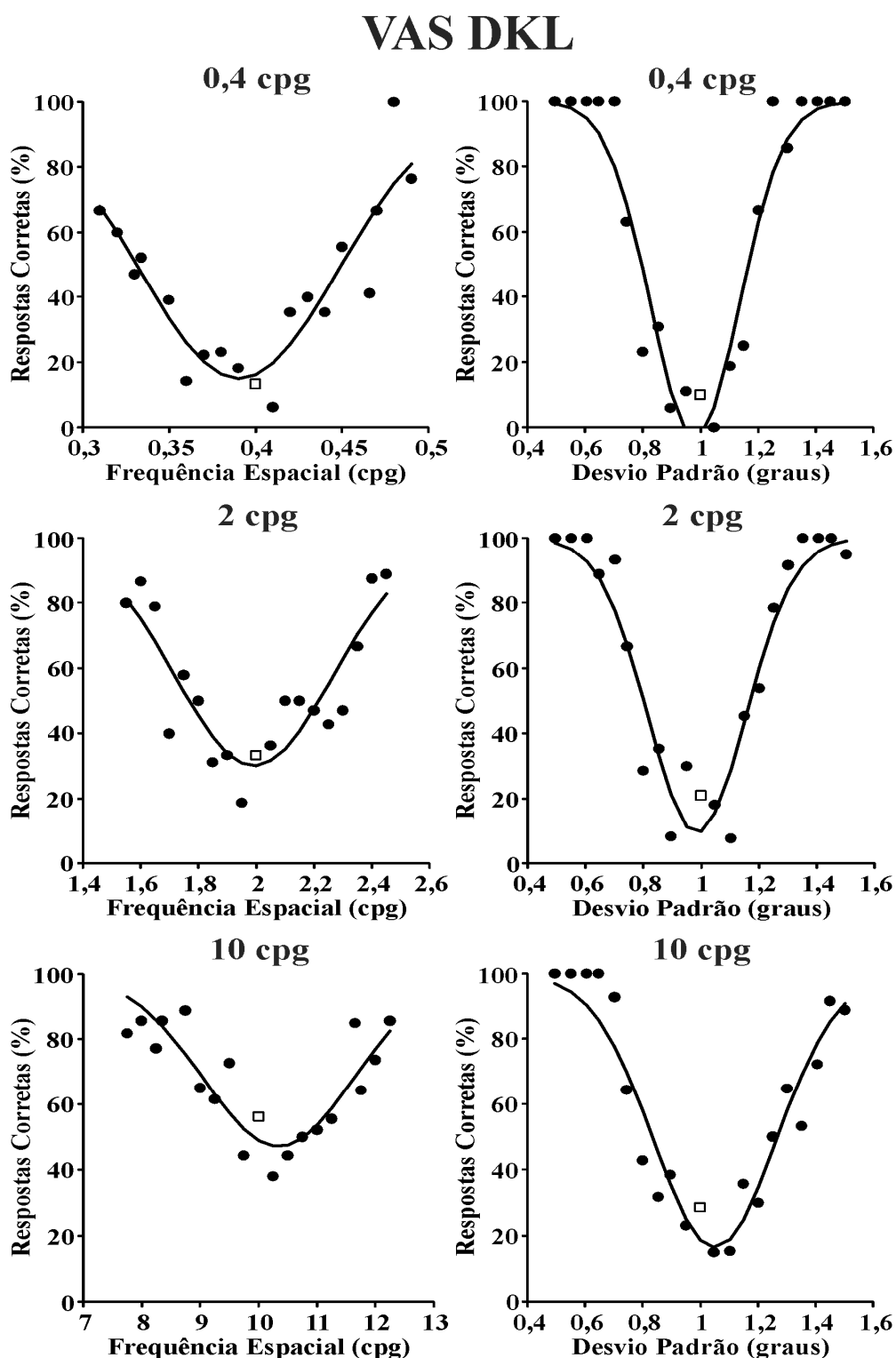


**Figura 80.** Sujeito RLB. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

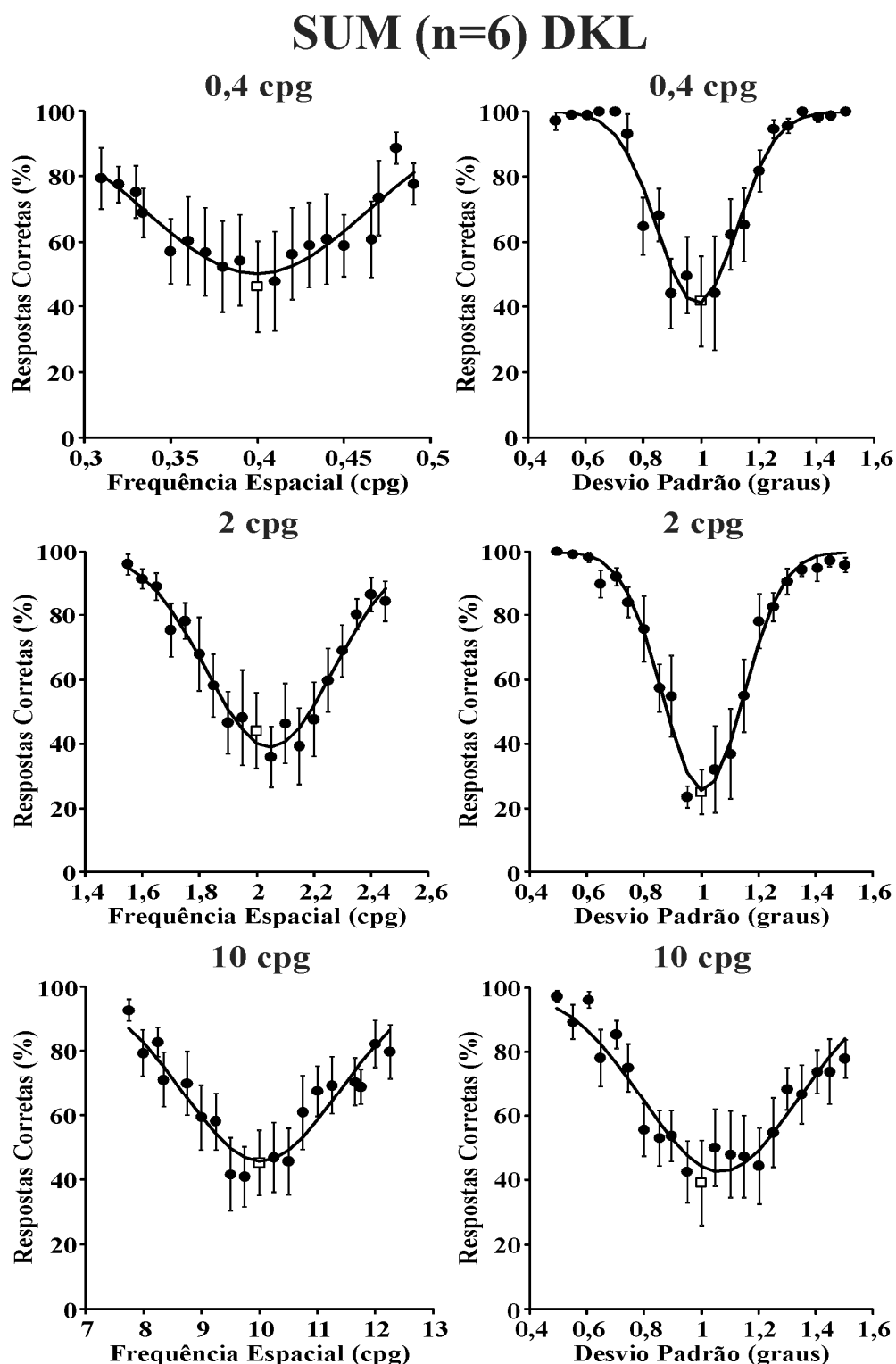


**Figura 81.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpd e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



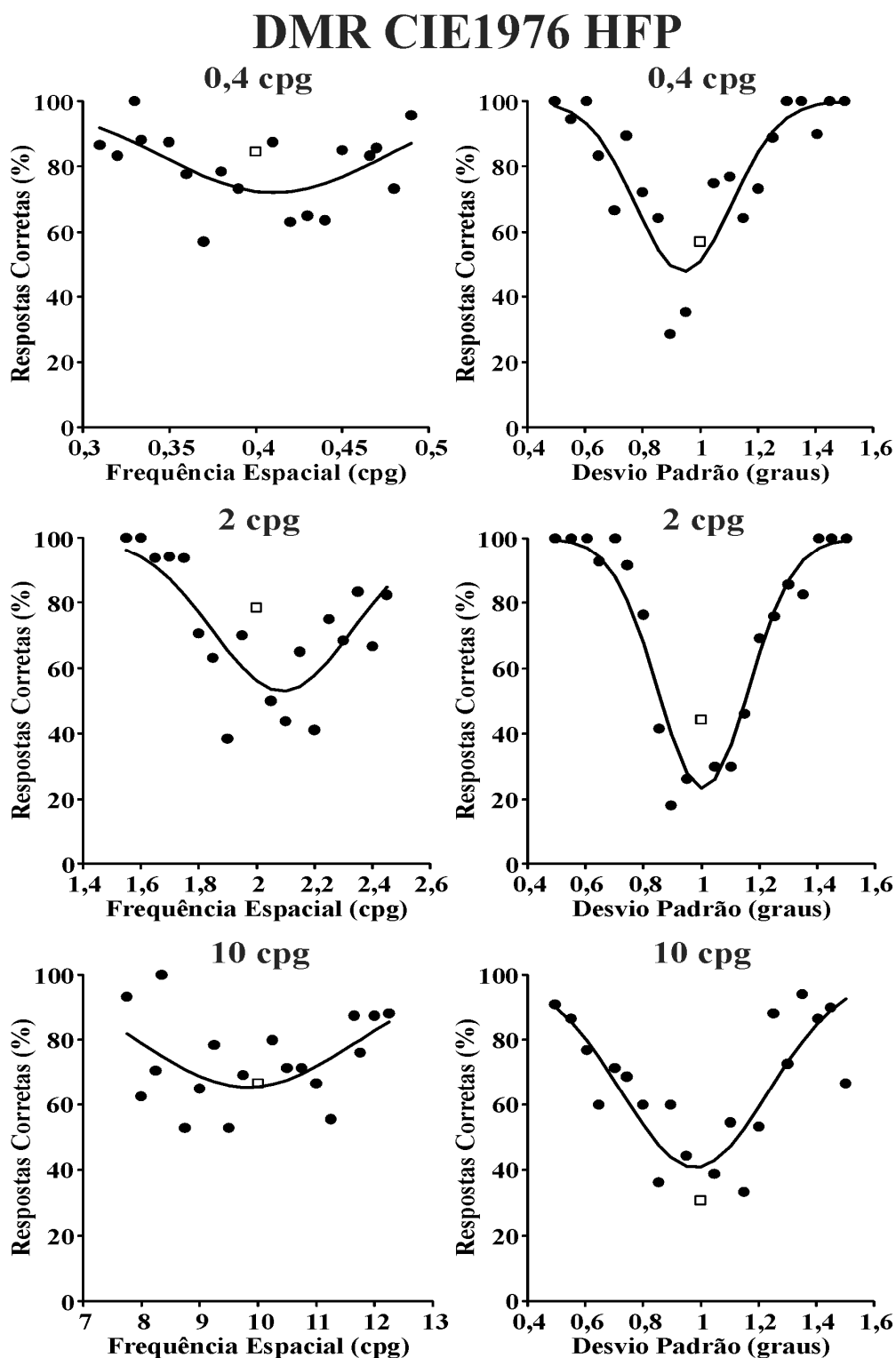


**Figura 82.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cp/g e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

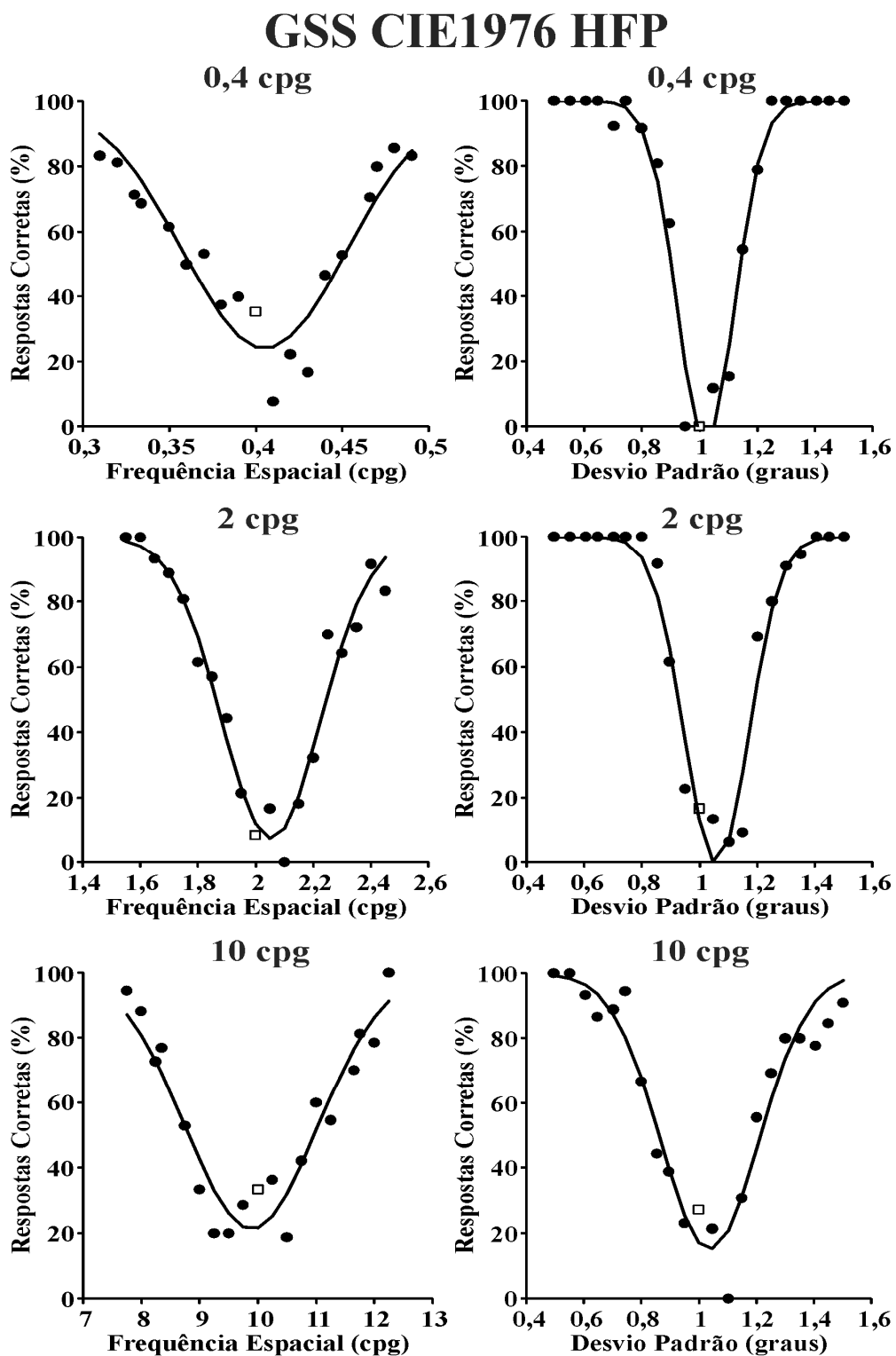


**Figura 83.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

**14 APÊNDICE 3: RESULTADOS EXPERIMENTAIS DA ESTIMATIVA DA ENTROPIA NOS DOMÍNIOS DO ESPAÇO E DAS FREQUÊNCIAS ESPACIAIS COM ESTÍMULOS CROMÁTICOS EQUILUMINANTES**

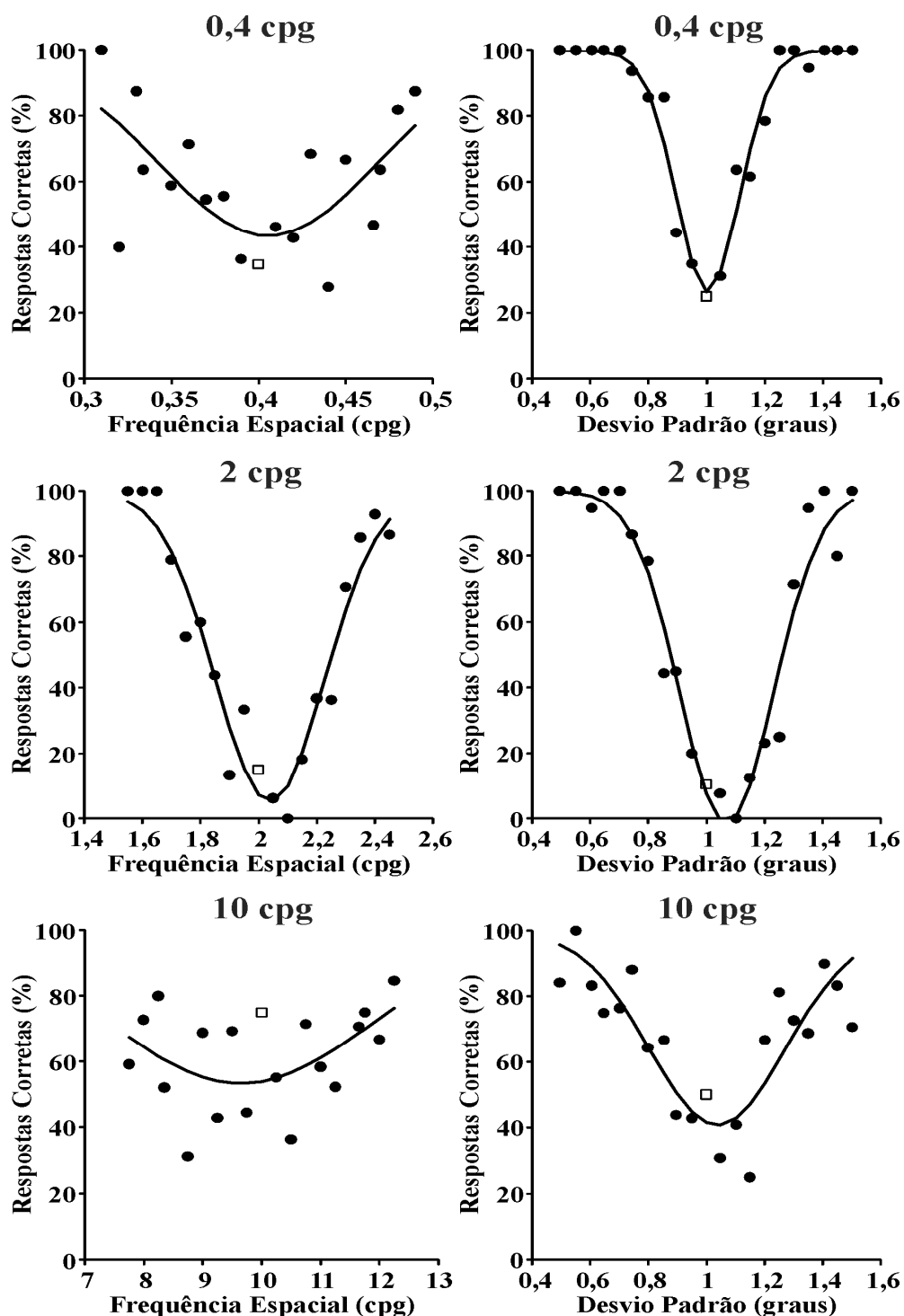


**Figura 84.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

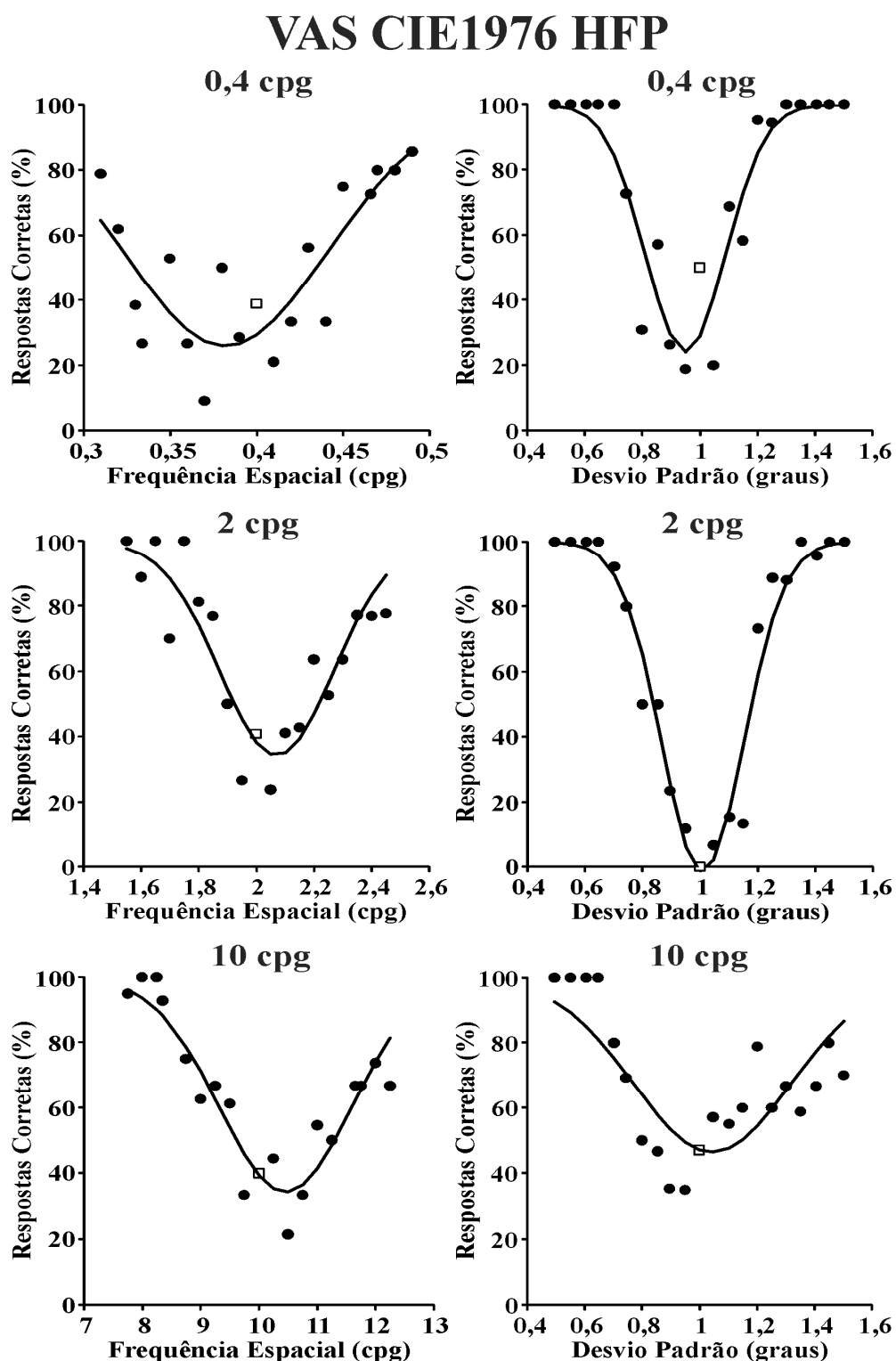


**Figura 85.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

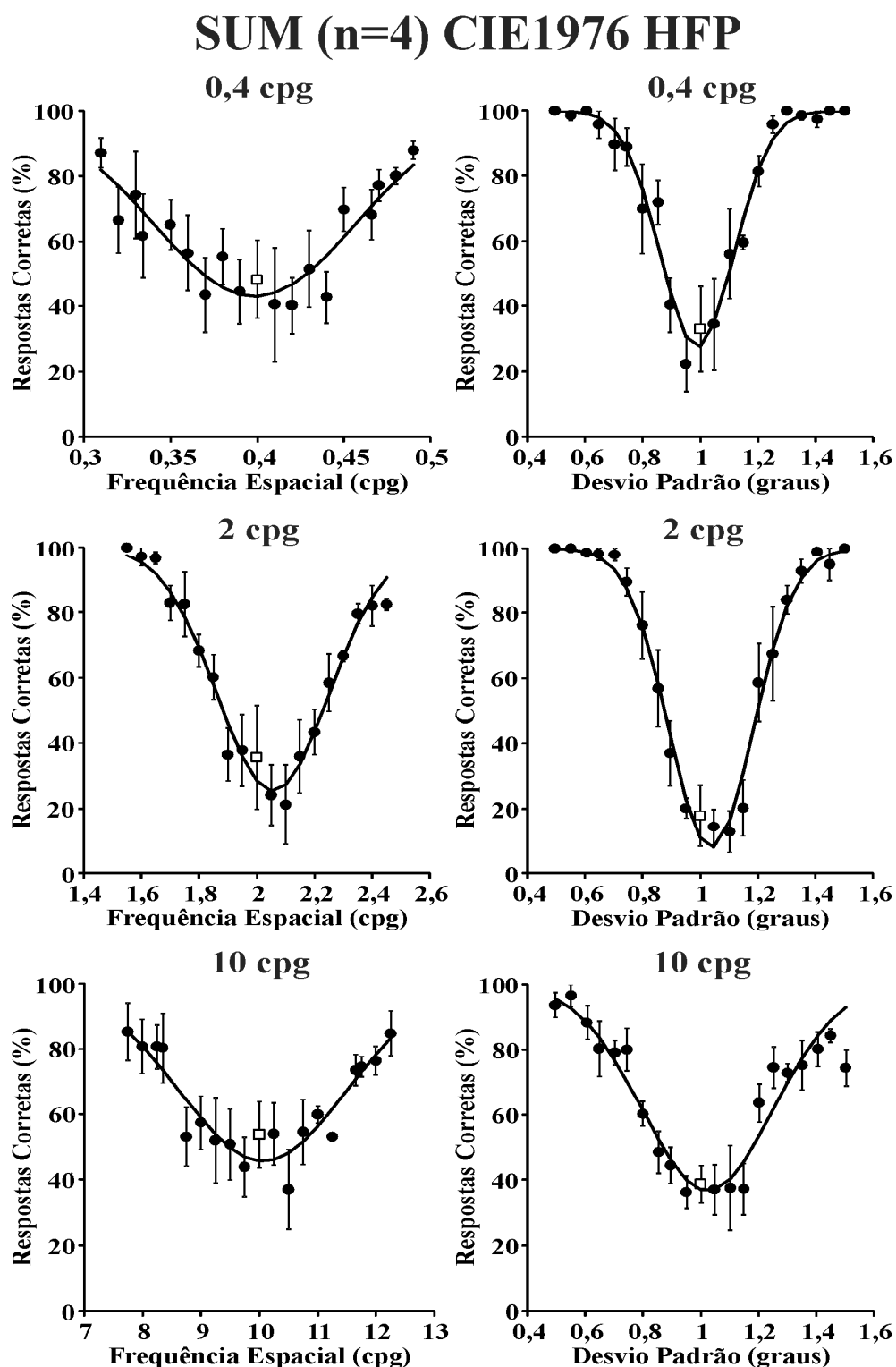
## TSC CIE1976 HFP



**Figura 86.** Sujeito TSC. Discriminação de freqüência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de freqüências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

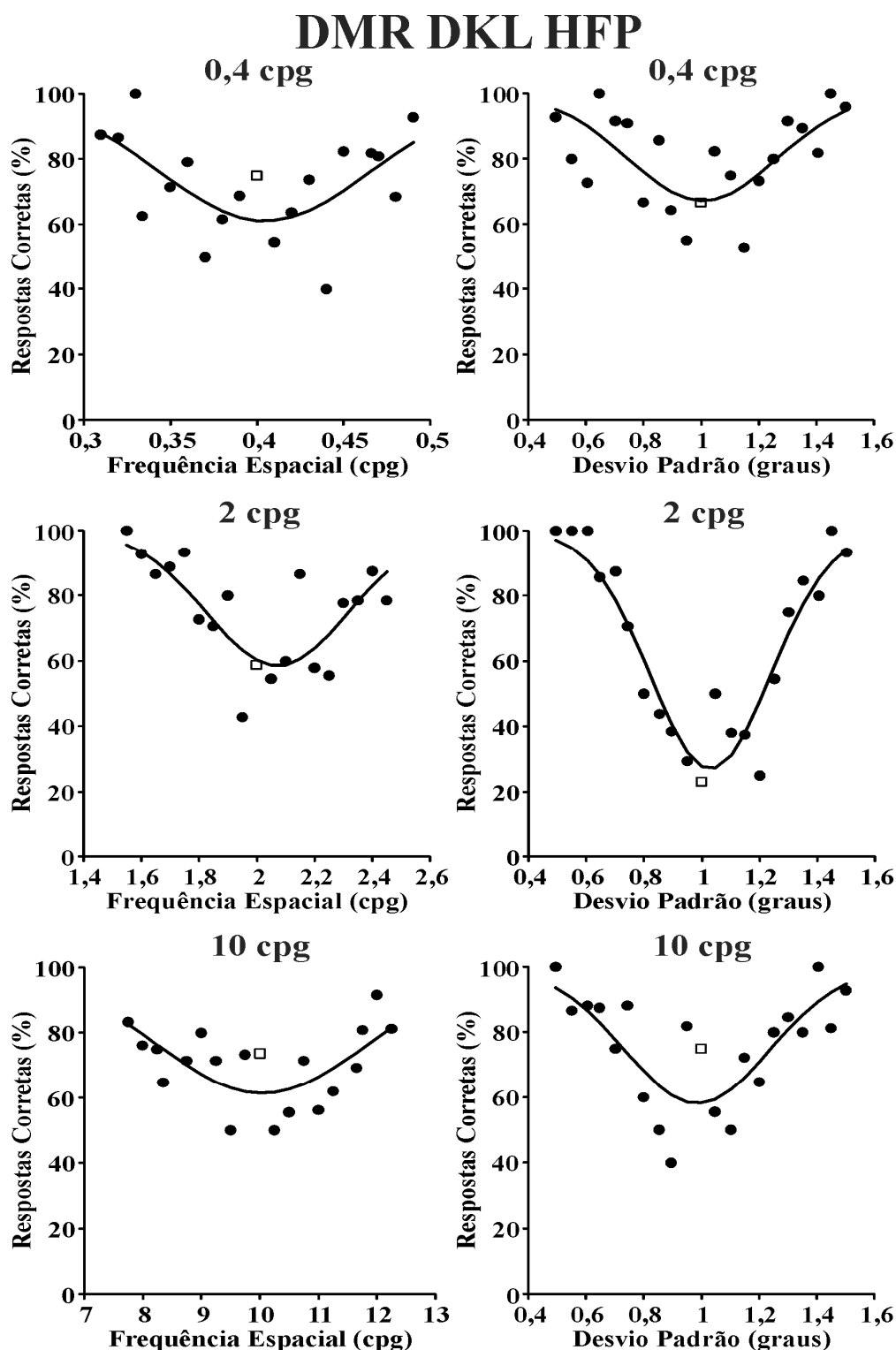


**Figura 87.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

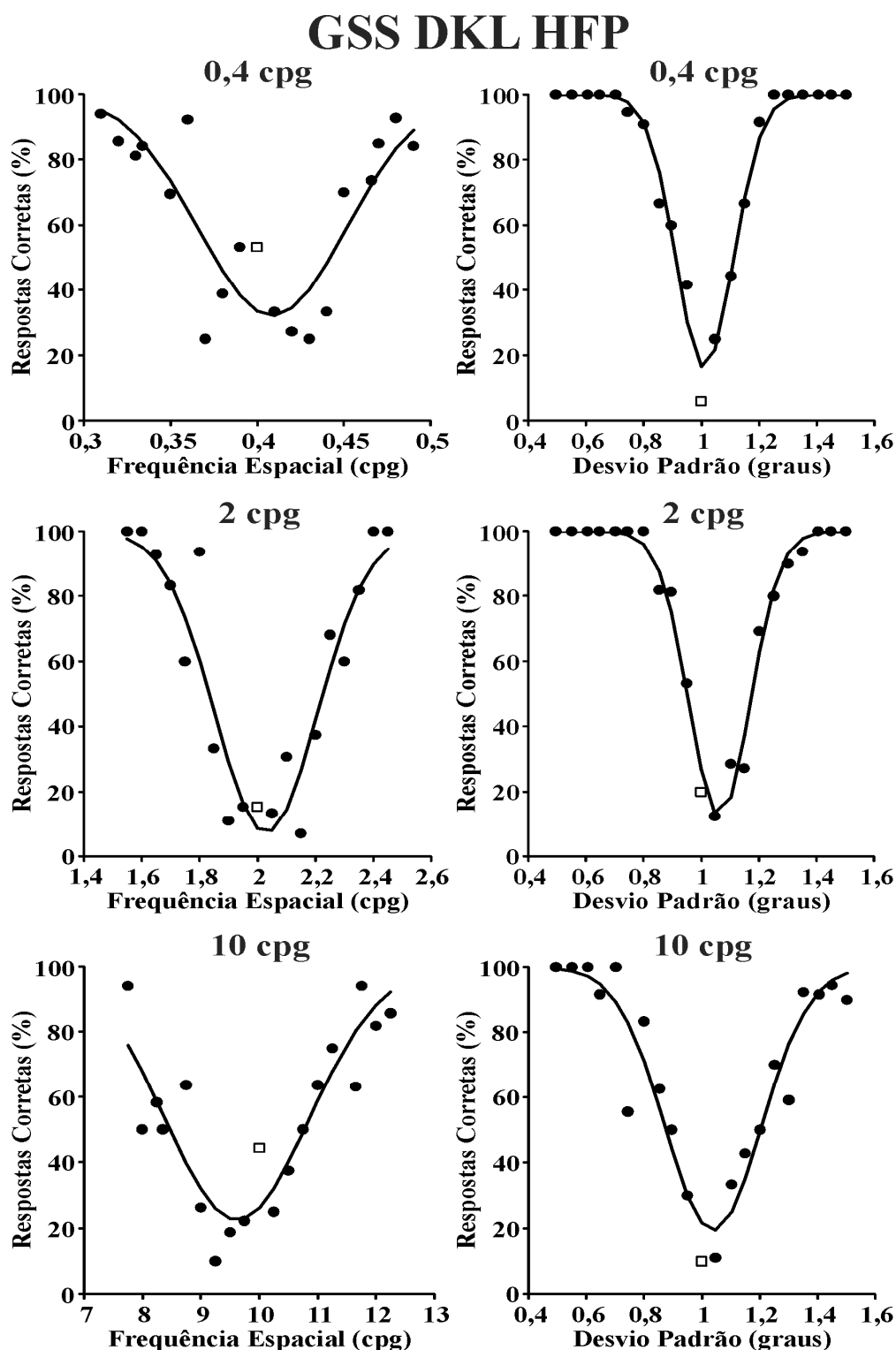


**Figura 88.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,15$ ,  $v'=0,48$ ; vermelho,  $u'=0,255$ ,  $v'=0,48$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

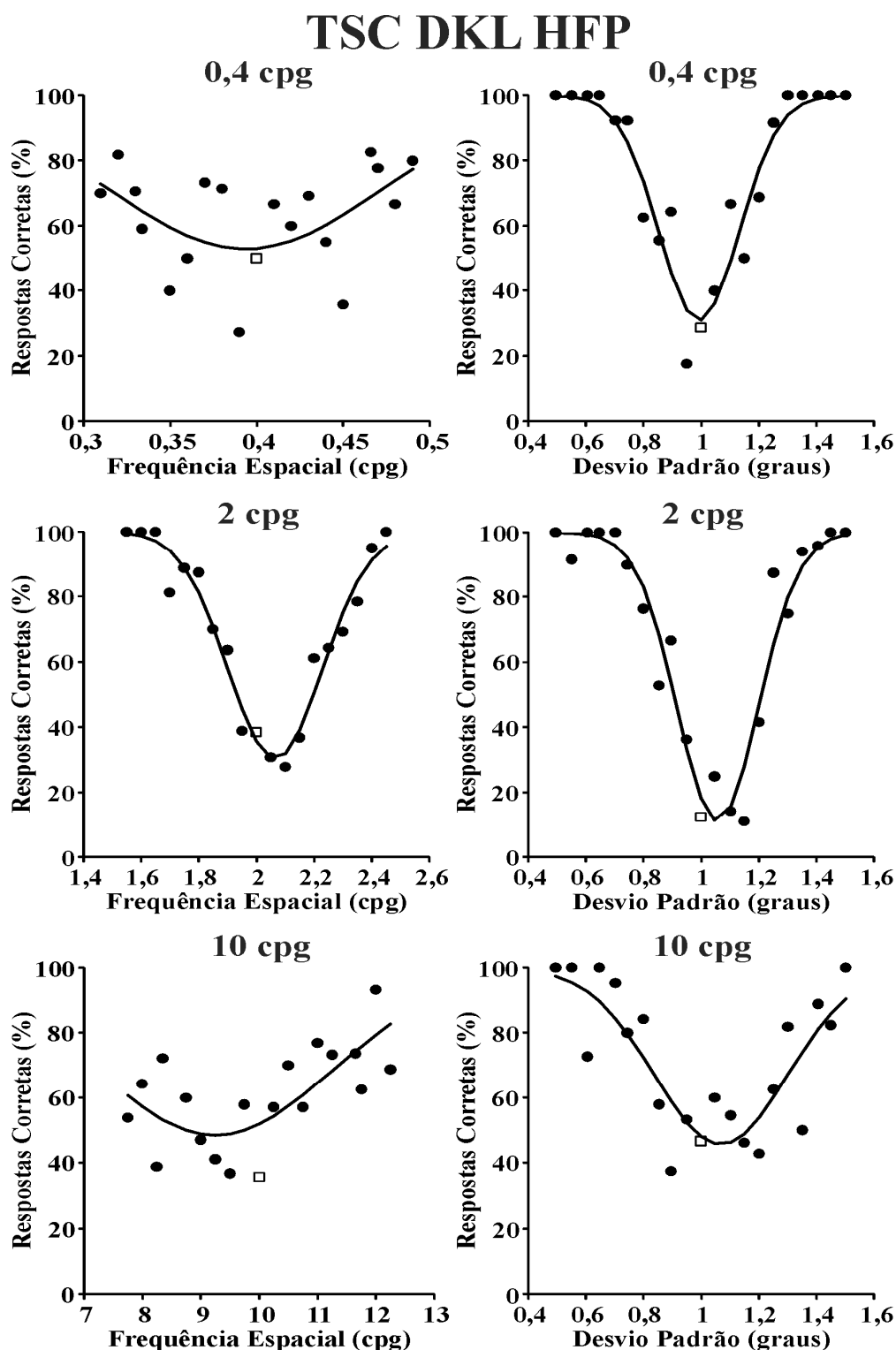




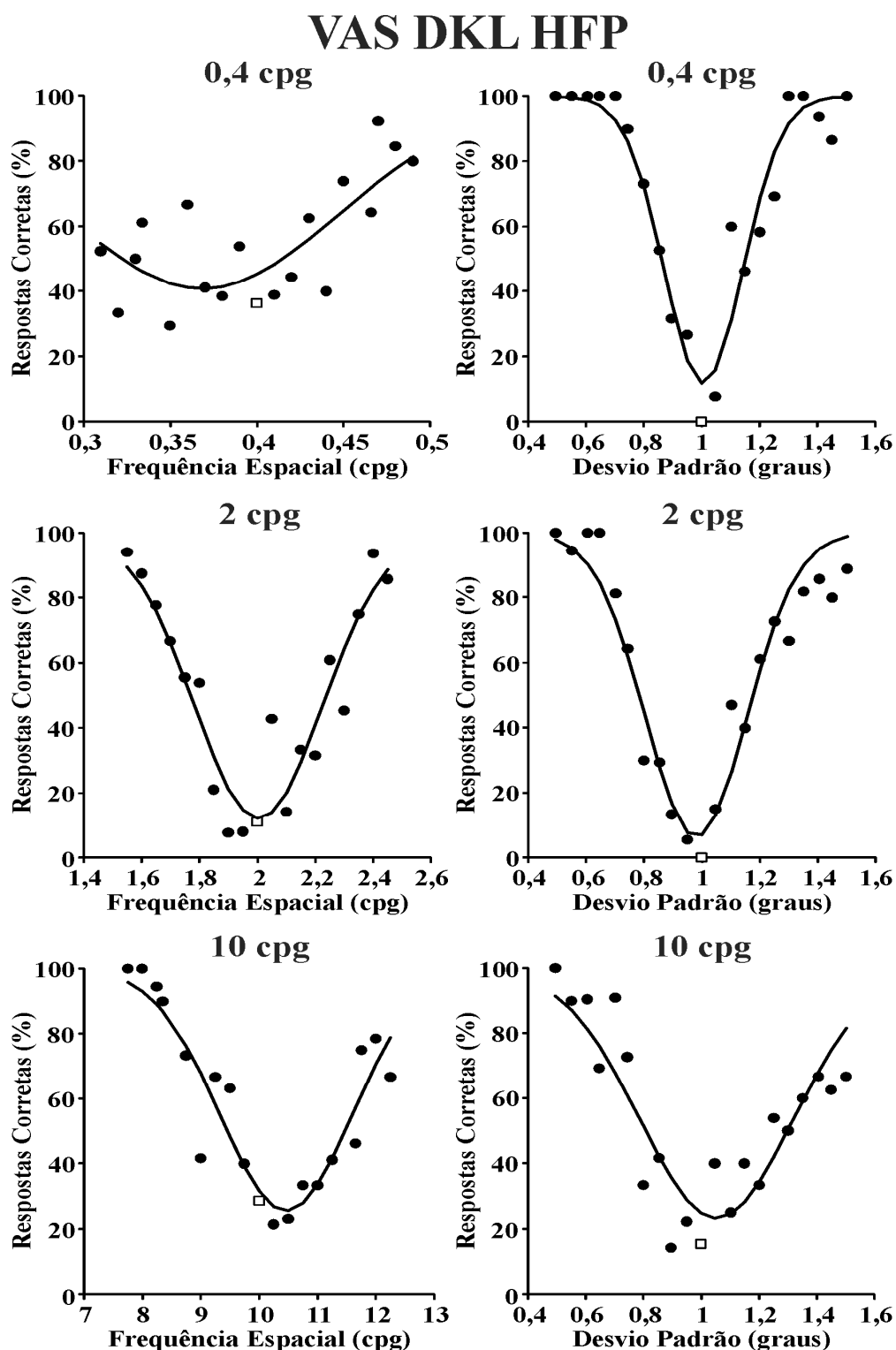
**Figura 89.** Sujeito DMR. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 90.** Sujeito GSS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

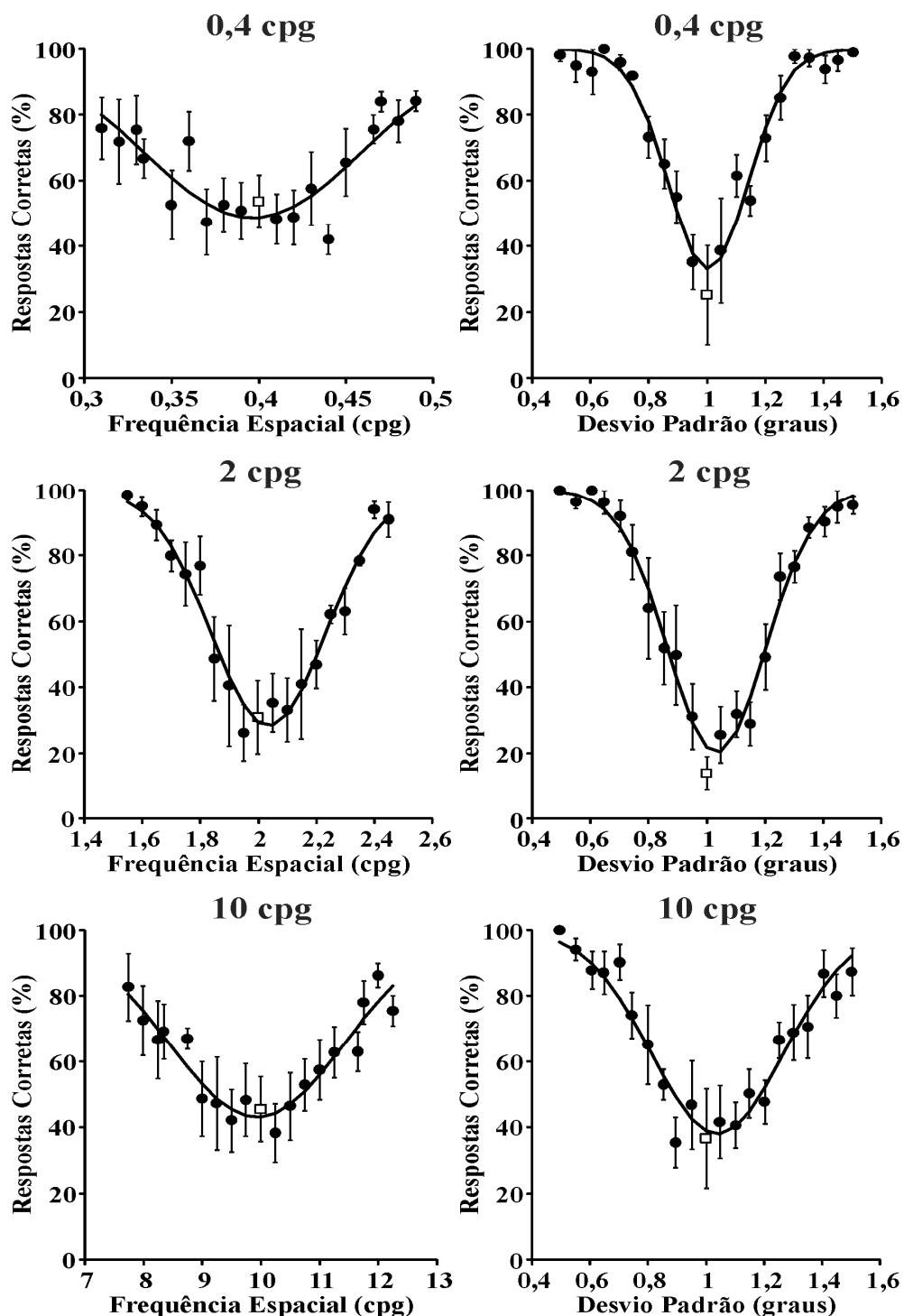


**Figura 91.** Sujeito TSC. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).



**Figura 92.** Sujeito VAS. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpg e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).

## SUM (n=4) DKL HFP



**Figura 93.** Sujeito SUM. Discriminação de frequência espacial (gráficos à esquerda) e extensão espacial (gráficos à direita) em três condições de frequências espaciais: 0,4, 2 e 10 cpd e desvio padrão de 1 grau. Contraste agrupado dos cones 17%. Contraste verde-vermelho. CIE1976: verde,  $u'=0,131$ ,  $v'=0,380$ ; vermelho,  $u'=0,216$ ,  $v'=0,371$ . Os dados experimentais foram ajustados com funções gaussianas (curvas contínuas).