

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

**Preenchimento Perceptual em Tricromatas e
Dicromatas**

Márcia Furukawa Couto

Brasília - 2006

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

**PREENCHIMENTO PERCEPTUAL EM TRICROMATAS E
DICROMATAS.**

Márcia Furukawa Couto

Orientador: Professor Doutor Valdir Filgueiras Pessoa

Tese apresentada como parte dos requisitos para defesa de doutorado no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília.

Brasília, abril 2006

Couto, Márcia Furukawa

Preenchimento perceptual em tricromatas e dicromatas/ Márcia Furukawa Couto. Brasília: UnB/ Instituto de Ciências Biológicas, 2006.

viii, 90f. :il. ; 30 cm.

Orientador: Valdir Filgueiras Pessoa

Tese (Doutorado) – Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Pós Graduação em Biologia Animal, 2006.

1. Preenchimento perceptual. 2. Visão. 3. Neurofisiologia – Tese. I. Pessoa, Valdir Filgueiras. II Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Pós Graduação em Biologia Animal. III. Título

Comissão Examinadora:

Professor Doutor Valdir Filgueiras Pessoa

Universidade de Brasília

Presidente/ Orientador

Professor Doutor Luiz de Gonzaga Gawryszewski

Membro Titular Externo Não Vinculado ao Programa

UFF

Professor Doutor Joaquim Pereira Brasil-Neto

Membro Titular Interno Vinculado ao Programa

UnB

Professor Doutor Procópio Miguel dos Santos

Membro Titular Externo Não Vinculado ao Programa

Hospital Distrital de Base

Professor Doutor Leopoldo Pacini Neto

Membro Titular Externo Não Vinculado ao Programa

Hospital Universitário de Brasília

Hospital Pacini de Oftalmologia

Aos voluntários que participaram deste trabalho, pela infinita paciência.

Agradecimentos:

Ao Professor Doutor Valdir Filgueiras Pessoa pelo apoio e muitas idéias na orientação deste trabalho.

À Lúcia Furukawa Couto pelas críticas ferozes.

Ao Laboratório de Neurociências e Comportamento.

Resumo:

Introdução: Um objeto estacionário no campo visual periférico desaparece após alguns segundos de fixação. Esse fenômeno, conhecido como efeito de Troxler, é atribuído ao preenchimento perceptual. A latência deste efeito é influenciada por características da imagem (tamanho, estabilidade, excentricidade, bordas, cor e brilho do objeto). Os objetivos deste trabalho são: (i) avaliar a latência de preenchimento perceptual usando variados parâmetros de imagem; e (ii) comparar esse efeito entre tricromatas e dicromatas.

Métodos: Foram realizados três experimentos. No primeiro experimento o objeto a ser preenchido foi cinza; no segundo estereoscópico; e no terceiro colorido de acordo com os canais de oponência azul/amarelo, verde/vermelho e acromático, testado em duas excentricidades. Em todos os testes variamos a posição do objeto no campo visual.

Resultados: Para tricromatas e dicromatas houve maior latência de preenchimento nas posições campimétricas: (i) horizontais comparadas com verticais; e (ii) inferiores comparadas com superiores. Não houve diferença entre as posições estereoscópicas. Tricromatas apresentaram maior declínio centro-periferia nos canais de oponência azul/amarelo e acromático do que no verde/vermelho, contrariando características retinotópicas destes canais. Dicromatas apresentaram declínio centro-periferia não significativo no canal de oponência azul/amarelo.

Conclusões: (i) existe forte efeito da posição bidimensional do objeto na latência de preenchimento perceptual; (ii) não há influência de variações na posição espacial tridimensional do objeto na latência de preenchimento para valores de disparidade aqui testados; (iii) tricromatas apresentam influência de áreas corticais não retinotópicas para o preenchimento de cor; e (iv) os dicromatas possuem seu único canal de oponência de cor (azul/amarelo) mais homogeneamente distribuído no campo visual do que os tricromatas.

Abstract:

Introduction: A stationary object at the peripheral visual field disappears after a few seconds of fixation. This phenomenon, known as Troxler's effect, is attributed to perceptual filling-in. The filling-in latency is influenced by the image characteristics (object size and stability, eccentricity, borders, color and brightness). The purposes of this investigation are: (i) to evaluate the influence of different visual parameters on the perceptual filling-in latency; and (ii) to compare filling-in results between trichromats and dichromats.

Methods: Altogether there were three experiments with filling-in targets as follows: (i) the first one was gray; (ii) the second one was stereoscopic; and (iii) the third one was colored for blue/yellow, red/green and achromatic opponent channels, tested at two eccentricities. In all the experiments the filling-in was tested at different visual field positions.

Results: Both trichromats and dichromats showed a longer filling-in latency for the following visual field positions: (i) horizontal as compared to vertical; (ii) inferior as compared to superior. There was no filling-in difference when the stereoscopic positions were changed. Trichromats presented higher center to periphery decline for blue/yellow and achromatic than red/green opponent channels, contrary to their retinotopic characteristics. Dichromats presented a nonsignificant center to periphery filling-in latency decline for the blue/yellow channel.

Conclusions: (i) the object's visual field position strongly influences the filling-in latency; (ii) there is no influence of the object's three-dimensional space position on the filling-in latency with the disparity values tested; (iii) trichromats presented influence of non-retinotopic cortical areas on the color filling-in; and (iv) the dichromat's only color opponency channel (blue/yellow) is more evenly distributed throughout the visual field than the trichromat's.

Sumário:

Resumo	iii
Abstract	iv
Lista de figuras e tabelas	vi
Introdução	1
- Preenchimento perceptual	1
- Canais parvocelular, magnocelular e koniocelular	8
- Campos visuais	11
- Diferenças perceptuais entre tricromatas e dicromatas	13
Relevância do trabalho	14
Objetivos do trabalho	15
Materiais e Métodos	15
Experimento 1	18
Experimento 2	24
Experimento 3	39
Discussão final	52
Conclusões	57
Referências	58
Fontes consultadas	67
Anexo 1	68
Anexo 2	69
Anexo 3	70
Anexo 4	83

Lista de figuras e tabelas:

Figura 1: Exemplos de ilusões com preenchimento perceptual	2
Figura 2: Modelo de experimento, com efeito Troxler	3
Figuras 3a e 3b: Campo visual binocular	11 e 12
Figura 4: Página interativa do software experimentos 1 e 3	16
Figura 5: Página interativa do software experimento 2	16
Figura 6: Representação esquemática da tela no experimento 1	19
Figura 7: Resultados do experimento 1	22
Figura 8: Resultados do experimento 1	22
Figura 9: Resultados do experimento 1	23
Figura 10: Representação esquemática da tela no experimento 2	25
Figura 11: Representação esquemática da montagem do experimento 2	26
Figura 12: Resultados do experimento 2	29
Figura 13: Resultados do experimento 2	29
Figura 14: Resultados do experimento 2	30
Figura 15: Resultados do experimento 2	31
Figura 16: Resultados do experimento 2	32
Figura 17: Resultados do experimento 2	33
Figura 18: Curva espectral do cinza	40
Figura 19: Curva espectral do amarelo	40
Figura 20: Curva espectral do azul	41
Figura 21: Curva espectral do vermelho	41
Figura 22: Curva espectral do verde	42
Figura 23: Representação esquemática da tela no experimento 3	42
Figura 24: Resultados do experimento 3	44
Figura 25: Resultados do experimento 3	45
Figura 26: Resultados do experimento 3	46
Figura 27: Resultados do experimento 3	47
Figura 28: Resultados do experimento 3	48
Figura 29: Resultados do experimento 3	49
Quadro 1: Densidade de cones e células ganglionares na retina humana	50

Introdução e Revisão da Literatura:

1 - Preenchimento perceptual:

O preenchimento perceptual é uma estratégia largamente utilizada pelo sistema visual. Trata-se de atividade cerebral que permite o preenchimento de determinada área do campo visual, tornando: (i) imperceptíveis os escotomas (áreas cegas) naturais tais como os gerados pela papila e pela trama vascular e os escotomas adquiridos em lesões das estruturas anatômicas do sistema visual; (ii) imperceptíveis também os breves momentos de escuridão durante o piscamento e os momentos de borramento da visão durante os movimentos sacádicos (Billock, 1997); e (iii) menos onerosa (do ponto de vista computacional) e mais rápida a visão das superfícies dos objetos (Ramachandran, 1992), considerando que o processamento visual de um objeto ocorra em duas etapas: primeiro a aquisição das suas bordas e em seguida o preenchimento de sua superfície ao invés de processá-la ponto a ponto.

O preenchimento perceptual é também evidente em fenômenos visuais ilusórios. A seguir alguns exemplos, tais como o triângulo de Kanizsa, o efeito neon, o efeito de Craik-O'Brien Cornsweet. O triângulo de Kanizsa, representado na figura 1A, aparenta ser mais brilhante do que o 'fundo', havendo indução não somente das suas bordas, mas também o preenchimento da sua superfície. No efeito neon as cores se espalham como uma transparência, que pode ser vista na figura 1B entre as faixas da porção amarela e também entre os discos. No efeito de Craik-O'Brien Cornsweet o brilho das bordas induz alterações na aparência da superfície. Todas faixas da figura 1C possuem a mesma luminância em sua porção central, mas uma discreta alteração de brilho nas bordas se espalha por toda faixa (Seghier e Vuilleumier, 2006; Sasaki e Watanabe, 2004; Davey et al., 1998).

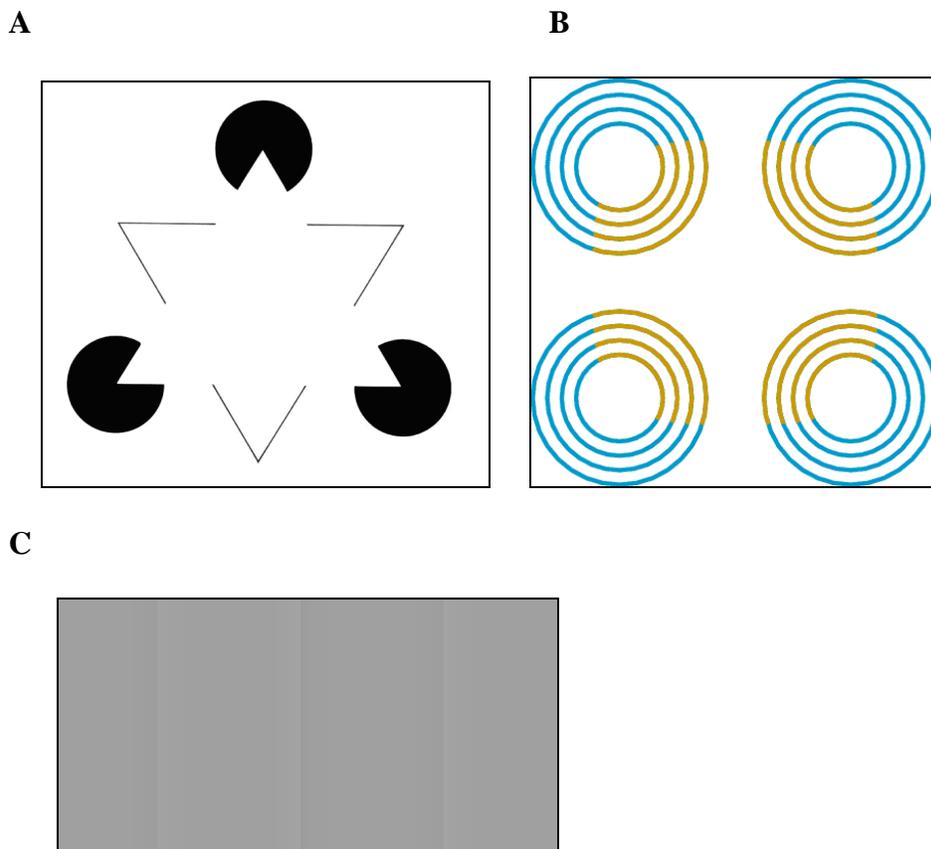


Figura 1: Exemplos de preenchimento perceptual: Triângulo de Kanizsa (http://www.optical-illusions.info/Kanizsa_illusion.htm), no qual a imagem completa do triângulo é induzida pelos vértices (A); Efeito neon (<http://melusine.eu.org/syracuse/metapost/vrac/illusions/neon-1.png>), no qual a cor amarela transparente se espalha pelos intervalos (B); Efeito Craik-O'Brien Cornsweet, no qual o brilho das bordas influencia a aparência das faixas (<http://www.psy.ritsumei.ac.jp/~akitaoka/COCE03.gif>). Aqui todas faixas possuem a mesma luminância na sua porção central, mas uma discreta alteração de brilho na borda se espalha por toda faixa (C).

Em 1804, Troxler descreveu fenômeno no qual um objeto estacionário no campo visual periférico desaparece após alguns segundos de fixação e reaparece imediatamente caso haja movimento ocular (figura 2). Tem sido postulado que o efeito de Troxler ocorra em duas etapas: (i) inicialmente com a quebra ou adaptação das bordas do objeto estacionário; (ii) em seguida com o preenchimento perceptual, ou seja, a invasão do padrão

visual circundante para dentro da área do objeto, por interpolação neuronal. Esse processo é atribuído ao córtex cerebral (Ramachandran et al., 1993) (Safran e Landis, 1998), sem relação direta com o processo de adaptação de fotorreceptores retinianos ou pós imagem (Déruaz et al., 2004) (Stürzel e Spillmann, 2001).

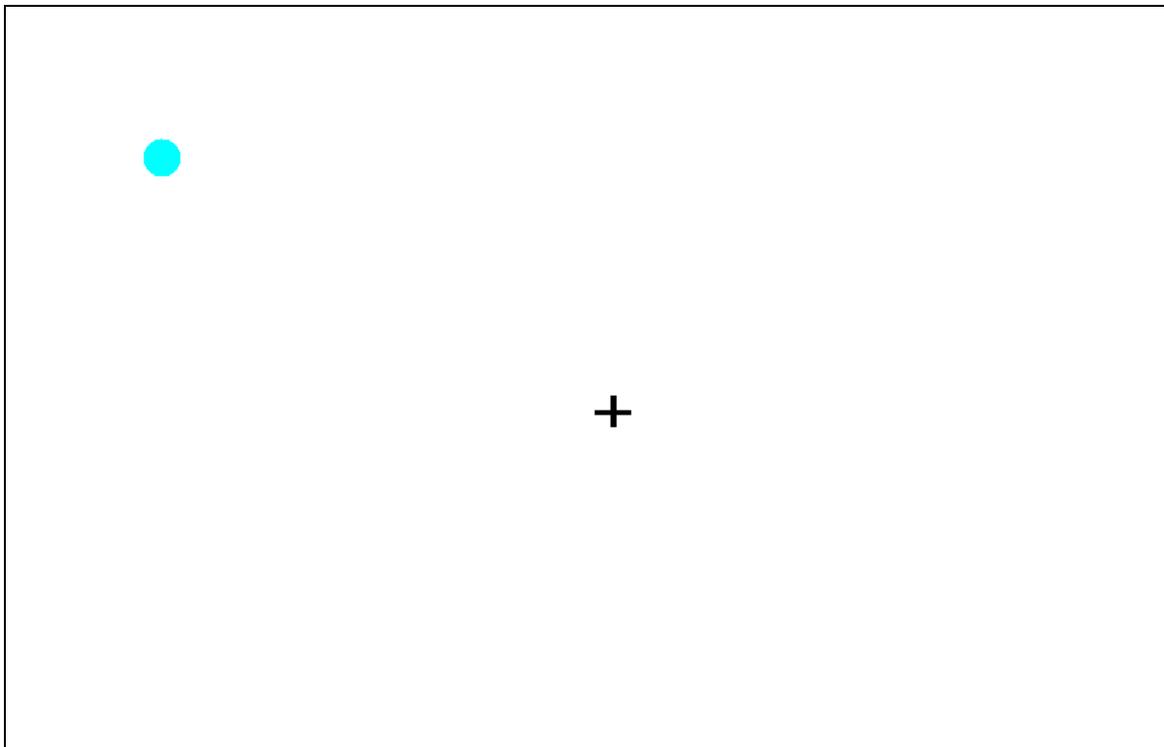


Figura 2: Exemplo de imagem para demonstração do efeito Troxler. Fixe a cruz central e observe que após alguns segundos o círculo azul desaparece, mas ao movimentar os olhos o círculo reaparece imediatamente (fonte: autor).

Um modelo experimental baseado no efeito Troxler foi aqui escolhido para estudar parâmetros de preenchimento perceptual. Essa escolha deve-se: (i) à suposição de que o desaparecimento do objeto estacionário periférico ocorra pelos mesmos mecanismos neurais presentes no preenchimento perceptual, apesar de não o ser de modo instantâneo tal qual o preenchimento no ponto cego e as ilusões mostradas na figura 1; e (ii) à simplicidade

do modelo, que é ao mesmo tempo um poderoso instrumento de investigação, permitindo infinita variação de parâmetros visuais.

Esse modelo experimental foi descrito e utilizado inicialmente por Ramachandran e Gregory (1991). Consiste na criação de imagem em tela de computador com um padrão predominante (de textura, cor e/ou brilho) e em algum ponto da mesma é inserida uma lacuna, ou seja, o padrão está ausente. Ramachandran e Gregory apelidaram essa lacuna de escotoma artificial. Após alguns segundos de fixação estabilizada voluntariamente ocorre o preenchimento do escotoma artificial pelo padrão circundante, fenômeno cuja latência é influenciada por características da imagem tais como tamanho do escotoma, excentricidade em relação à fixação, bordas, cor, brilho (De Weerd et al., 1998), contraste (Sakaguchi, 2001).

A estabilidade da imagem na retina é fundamental para que ocorra o preenchimento perceptual. Os escotomas gerados pelo disco óptico e pela trama vascular retínica não são percebidos porque são naturalmente estabilizados na retina. Nos experimentos com escotomas artificiais, qualquer movimentação ocular acarreta a movimentação das bordas da imagem projetada na retina, dificultando ou até impedindo o preenchimento. Aliás, os constantes movimentos oculares involuntários sacádicos e de refixação são necessários para manter o funcionamento da visão (Riggs et al., 1953).

Apesar desta dificuldade, o preenchimento de cores em imagens foveais e parafoveais foi investigado em alguns trabalhos que utilizaram meios artificiais de estabilização da imagem, como a montagem de lentes de contato sobre a córnea (Riggs et al., 1953; Krauskopf, 1963), a utilização de flashes em diferentes formatos para estudar a pós-imagem (Paradiso e Nakayama, 1991) e sofisticados sistemas de “eye tracking” (Nerger et al., 1993). Outro recurso utilizado para facilitar o preenchimento foi a produção

de escotomas artificiais com bordas borradas e de baixo contraste (Friedman et al., 1999). Mas se o escotoma artificial é apresentado fora da área parafoveal, a fixação e estabilização voluntárias são suficientes para que o preenchimento ocorra em alguns segundos, desde que seja oferecido um ponto de fixação (Ramachandran e Gregory, 1991).

O mecanismo neurofisiológico responsável pelo preenchimento perceptual é ainda desconhecido, mas já existem vários trabalhos psicofísicos com resultados que permitem suposições a esse respeito. Em um experimento realizado através de registro eletrofisiológico direto em córtex visual extraestriado de macacos, foram obtidas fortes evidências de que o preenchimento perceptual é um fenômeno neural ativo. Os macacos foram treinados e monitorados para manter a fixação estável, e durante o preenchimento foi observado aumento de atividade de células de áreas visuais V2 e V3 situadas em área correspondente ao escotoma artificial (De Weerd et al., 1995).

Em outros trabalhos eletrofisiológicos foram estudadas, também em macacos, respostas de células do córtex visual primário (V1) correspondentes à mancha cega (Komatsu et al., 2000; Fiorani et al., 1992). Foram apresentados estímulos visuais estabilizados, de tamanho suficiente para cobrir e ultrapassar a área da mancha cega. Verificou-se que são os neurônios da camada 4 e 6 que respondem aos estímulos durante o preenchimento perceptual. São em sua maioria neurônios com campos receptores binoculares grandes que se estendem para fora da área da mancha cega. Neste caso, têm preferência por estímulos maiores e exibem seletividade para cores (Komatsu et al., 2000). A utilização de máscaras fora da área correspondente à mancha cega induz a interpolação de campos receptores demonstrando atividade celular do preenchimento perceptual (Fiorani et al., 1992).

Ainda em macacos, foram produzidas lesões retínicas monoculares por fotocoagulação a laser. Em apenas dois dias, após a lesão, já foi possível detectar o preenchimento perceptual do escotoma assim induzido. Foi feito também o mapeamento em V1 da área correspondente ao escotoma, não tendo sido encontrada qualquer diferença na organização retinotópica em comparação com áreas normais. Concluiu-se com isso que o sistema visual possui mecanismos que permitem o preenchimento perceptual de áreas retínicas danificadas após o nascimento e que para isso não há necessidade de reorganização topográfica em V1 (Murakami et al., 1997).

Uma outra evidência de que o preenchimento perceptual seja produto de processamento neural ativo ocorreu em experimento baseado no escotoma artificial, em que se utilizou tela de computador com ruído de fundo dinâmico, constituído de pontos em movimentação aleatória, e um quadrado cinza inserido na tela. Durante o experimento, os indivíduos fixaram o centro da tela, e o quadrado cinza foi colocado a uma distância do ponto de fixação que variou entre 12 e 23 graus. Ocorreu então o preenchimento da área do quadrado com os pontos em movimento. Em seguida, foram retirados os pontos, ficando a tela toda cinza, da cor do quadrado. Para os indivíduos testados, a sensação de pontos em movimento persistiu por alguns segundos na região onde havia ocorrido o preenchimento, mesmo após terem sido desligados todos os pontos da tela. Este resultado, representado por uma pós imagem complexa, sugere atividade neural persistente (Ramachandran et al., 1993).

A localização desta atividade neural parece ser o córtex visual, como foi evidenciado em testes utilizando linhas com orientação definida. Indivíduos testados relatam persistência das linhas na região do escotoma artificial. Considerando que a retina e o corpo geniculado lateral não são seletivos para orientação (Wurtz, 2000), esta pós

imagem de preenchimento deve ocorrer em algum local do córtex visual. Evidência adicional para esta teoria foi obtida com testes em dois indivíduos portadores de escotomas produzidos por fotocoagulação a laser. Estes pacientes fixaram uma tela com pontos em movimento durante 20 segundos e em seguida olharam para uma tela homogênea de cor cinza e relataram a persistência de pontos movimentando-se nas áreas correspondentes aos escotomas do laser, durante vários segundos (média de 9.4 segundos). Como esses pacientes não possuem retina nas áreas fotocoaguladas, é provável que a pós imagem preenchida ocorra por atividade cortical (Ramachandran et al., 1993).

Durante o preenchimento observado em escotomas artificiais, as informações sobre a área preenchida não são completamente suprimidas. Mesmo quando a imagem foi completamente apagada do consciente, percebe-se a introdução de novas características do estímulo. Se a área do escotoma artificial diminuir de tamanho ou mudar de lugar, este se torna novamente visível e leva alguns segundos para ser preenchido pela segunda vez. Se um ponto colorido menor que o escotoma é introduzido, o ponto passa a ser visto sem interferir no preenchimento do restante do escotoma. Se dois parâmetros diferentes são utilizados desde o início, tais como cor e pontos em movimento, verifica-se que ocorre primeiro o preenchimento da cor e mais tardiamente o preenchimento dos pontos em movimento. A utilização de variados parâmetros no estudo de preenchimento de escotomas artificiais com respostas em tempos diferentes para cada parâmetro leva a crer que canais neurais separados seriam responsáveis por estas diferenças (Ramachandran e Gregory, 1991).

Nos três experimentos aqui realizados foram investigados os seguintes parâmetros: (i) variação angular de estímulo acromático, com escotoma artificial e fundo da tela na cor cinza com diferença de brilho entre eles; (ii) variação estereoscópica do escotoma artificial

que foi produzido na forma de anaglifo; e (iii) variação de cores e excentricidade do escotoma artificial, cujas cores foram escolhidas para testar os canais de oponência cromática, que são processados pelos canais parvocelular (verde/vermelho), koniocelular (azul/amarelo) e magnocelular (acromático). Em todos os experimentos foram comparados dois grupos de indivíduos, os tricromatas e os dicromatas. Foram comparados ainda resultados obtidos entre campo visual superior e inferior, área perifoveal e perimacular.

2 - Canais Parvocelular, Magnocelular e Koniocelular:

A anatomia do sistema visual de primatas tem sido intensamente estudada em macacos, cujo sistema visual é semelhante ao do ser humano em muitos aspectos. A via óptica começa na retina, passa pelo corpo geniculado lateral, chega ao córtex visual estriado e desta vai para um mosaico de áreas corticais extraestriadas. A partir de informações anatômicas, fisiológicas e comportamentais, foram descritas trinta e duas áreas corticais distintas associadas ao sistema visual. Vinte e cinco são primariamente visuais em função e as outras sete servem à integração multi-sensorial ou controle motor guiado pelo sistema visual. Integrando as trinta e duas áreas, foram identificadas trezentas e cinco vias de interconexão (Van Essen et al., 1992).

As retinas dos primatas tricromatas possuem quatro tipos de fotorreceptores: (i) bastonetes; (ii) cones S; (iii) cones M; e (iv) cones L. Os cones S possuem pigmento com pico de sensibilidade para a cor azul, os cones M para o verde e os cones L para o vermelho. Os fotorreceptores retínicos conectam-se a células ganglionares ainda na retina através de complexos circuitos nervosos, de tal modo que cada célula ganglionar possui um campo receptor do qual participa um número variável de fotorreceptores em duas áreas

concêntricas oponentes (centro “on” e periferia “off” ou centro “off” e periferia “on”). (Hubel e Wiesel, 1966).

Os axônios das células ganglionares fazem conexão com o corpo geniculado lateral definindo três vias principais de processamento, que são a magnocelular, parvocelular e koniocelular. Cerca de 80% das células ganglionares retínicas são do tipo midget e conectam-se à via parvocelular; 10% são do tipo parasol e conectam-se à via magnocelular (Perry et al., 1984); 9% são do tipo biestratificado e conectam-se à via koniocelular (Kaas et al., 1978). O corpo geniculado lateral apresenta seis camadas, sendo as duas ventrais magnocelulares, as quatro dorsais parvocelulares e as camadas intermediárias koniocelulares. Foram identificadas células koniocelulares também dentro das camadas parvo e magnocelulares (Hendry e Yoshioka 1994; Hendry e Reid, 2000).

Propriedades fisiológicas dos neurônios de cada via indicam que elas processam diferentes informações visuais. Cerca de 90% dos neurônios parvocelulares apresentam oponentia de cor vermelho/verde através da aquisição de informação de um cone L ou M para o seu campo receptor central e um ou dois cones antagonistas para o seu campo receptor periférico. Os campos receptores dos neurônios parvocelulares são menores do que os campos dos magnocelulares, conferindo a eles alta resolução espacial. Suas respostas ao estímulo são lentas e mantidas, conferindo a eles baixa resolução de estímulos em movimento (Livingstone e Hubel, 1987).

Campos receptores de neurônios magnocelulares recebem informação de cones L, M e provavelmente também dos S. São chamados de “banda larga”, e em geral não codificam cores, embora alguns deles mostrem alguma sensibilidade a este parâmetro, ao serem tonicamente suprimidos por luz vermelha difusa e não por luz branca. Os neurônios magnocelulares são mais sensíveis a variações de luminância do que os parvocelulares.

Respondem bem a estímulos com menos de 10% de contraste luminoso, mas saturam em contrastes menores do que os parvocelulares. Os magnocelulares possuem menor resolução espacial devido aos seus campos receptores duas a três vezes maiores do que os campos receptores dos parvocelulares, em qualquer excentricidade. Os magnocelulares apresentam ainda menor latência e respostas transitórias ao estímulo, e por isso são mais sensíveis a altas frequências e processam estímulos em movimento. (Livingstone e Hubel, 1987).

Os neurônios koniocelulares foram identificados mais recentemente (Kaas et al., 1978; Casagrande, 1994) e morfologicamente são células muito pequenas (descritas “pequenas como poeira”). Possuem moderada resolução espacial e velocidade de condução intermediária. Seus campos receptores recebem informação de cones S, com a característica de azul “on” e oponência azul/amarelo (Casagrande, 1994).

Portanto, a via parvocelular possui células sensíveis ao canal de oponência vermelho/verde, alta resolução espacial (campos receptores pequenos) e baixa sensibilidade ao contraste e ao movimento (respostas lentas e longas). A via magnocelular possui células sensíveis ao movimento (respostas rápidas e transitórias aos estímulos de alta frequência temporal), baixa resolução espacial (campos receptores grandes) e alta sensibilidade ao contraste luminoso. A via koniocelular possui células sensíveis ao canal de oponência azul/amarelo, resolução espacial intermediária e alta resolução ao estímulo em movimento. Estas características estão bem estabelecidas e separadas entre si nas vias visuais até o corpo geniculado lateral. Ao nível do córtex visual primário a segregação é anatomicamente coerente, mas devido a substanciais interconexões em vários níveis percebe-se que os três sistemas tornam-se intimamente integrados para fornecerem então informações para o reconhecimento de objetos e relações espaciais tridimensionais (Van Essen, 1992; Sincich e Horton, 2005).

3 - Campos visuais:

O campo visual humano consiste de área com formato ovalado podendo ser definido como uma ilha de visão circundada por um mar de escuridão (Kanski, 1989). A delimitação da ilha é de aproximadamente 60° nasais, 90° temporais, 50° superiores e 70° inferiores para cada olho. Em condições binoculares existe uma área central de sobreposição com aproximadamente 120° de largura horizontal e a soma dos dois olhos totaliza 180° (figuras 3a e 3b). A metade superior da retina recebe estímulos do campo visual inferior, a metade inferior da retina recebe estímulos do campo superior. A metade nasal da retina recebe estímulos do campo visual temporal e a metade temporal recebe estímulos do campo nasal. Essa ilha de visão tem ainda o formato de uma montanha com um pico central bastante agudo. Isso porque a área central da retina, a fóvea, possui alta densidade de fotorreceptores, e organização das camadas retínicas de tal modo a conferir alta resolução espacial. A partir da área central, à medida que aumenta a excentricidade, ocorrem mudanças anatômicas e fisiológicas que resultam em declínio a acuidade visual. Esse mapa retínico é mantido nas vias ópticas, estabelecendo assim uma correspondência espacial desde a retina até o córtex visual. Esta correspondência é denominada retinotopia e é evidente até as áreas corticais visuais V1, V2 e V3. Outras áreas visuais perdem progressivamente a retinotopia.

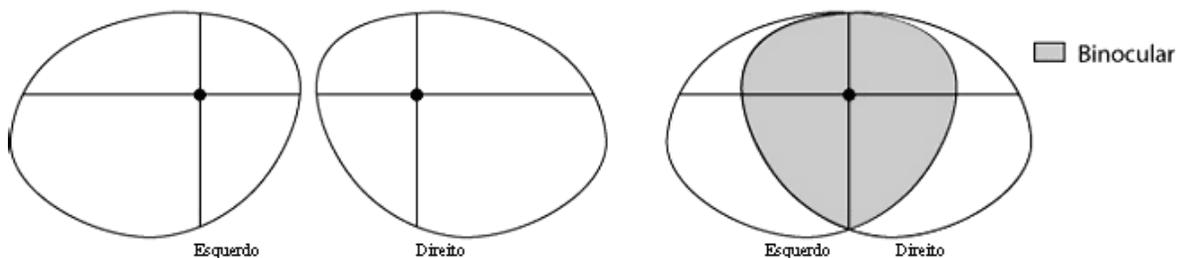


Figura 3a: Representação gráfica dos limites campimétricos em condição monocular e binocular. (modificado de http://www.e-advisor.us/images/normal_field2.gif).

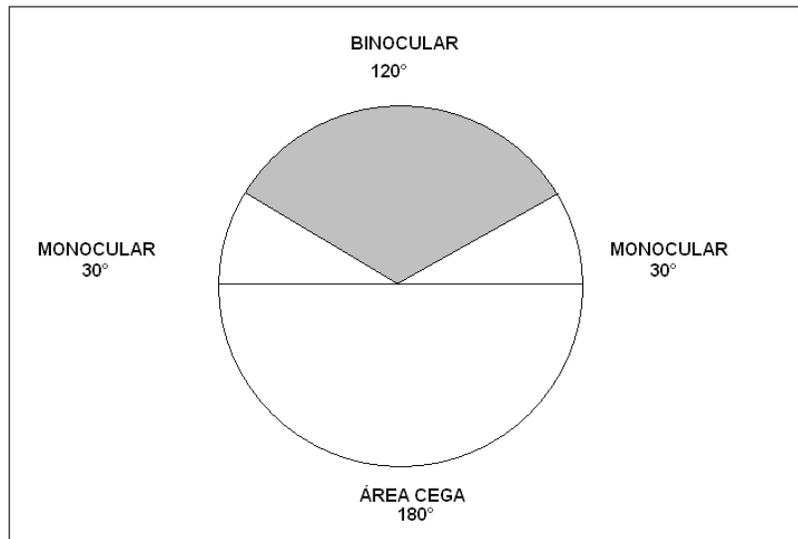


Figura 3b: Representação gráfica dos limites campimétricos em condição monocular e binocular (fonte: autor).

O efeito da excentricidade campimétrica no preenchimento perceptual foi demonstrado em estudo paramétrico (De Weerd et al., 1998). Para excentricidades na faixa de 2° , foi observado preenchimento perceptual de pequenos quadrados de até $0,6^\circ$. Acima deste tamanho, aumenta drasticamente o tempo de preenchimento. Em contrapartida, acima de 20° de excentricidade, quadrados de até 7° são preenchidos em 100% das tentativas. Alguns outros fatores parecem estar relacionados com estes resultados, tais como a área de projeção cortical, extensão das bordas e a utilização de cores no escotoma. O tempo de preenchimento de um escotoma artificial cinza é menor do que o preenchimento de um escotoma vermelho de mesmo tamanho, forma e excentricidade. Talvez isso ocorra porque o vermelho seja mais forte para competir com o padrão de fundo do que o cinza. Além disso, o processo neural no qual se forma a base para o preenchimento perceptual pode ser retardado por um antagonismo que tenta manter uma região uniforme segregada do padrão

adjacente. Contudo, em condições de fixação mantida as bordas começam sofrer adaptação e o preenchimento se difunde além destes contornos (De Weerd et al., 1998).

4 - Diferenças perceptuais entre tricromatas e dicromatas:

Tem sido demonstrado que os dicromatas possuem maior capacidade para detectar objetos camuflados do que os tricromatas, em situações onde a camuflagem foi feita através de cores distribuídas aleatoriamente (Morgan et al., 1992; Cunha, 2005).

Considerando que os dicromatas possuam uma lacuna no sistema parvocelular devido à falta de um tipo de cone, é provável que isto seja compensado com um maior desenvolvimento do sistema magnocelular. Esse fato seria responsável pela melhor discriminação, de variações mínimas de luminância ou brilho, demonstrada pelos dicromatas (Verhulst e Maes, 1998; Gomes et al., 2002). Nessa mesma linha de raciocínio, surge a hipótese de que o sistema koniocelular seja mais favorecido nos dicromatas do que nos tricromatas.

Além deste fato, os dicromatas melhoram sua capacidade de discriminar cores em situações onde o campo de estimulação é estendido para fora da região foveal. Comparando-se a desempenho dos dicromatas na discriminação de verde e vermelho em testes com área do campo de 1°, 2°, 4° e 8°, verificou-se que todos aceitaram pareamentos anormais em 1°, mas todos rejeitaram pareamentos anormais em 8°. Este fato pode ser atribuído à habilidade dos dicromatas em discriminar diferenças mínimas de saturação (menos de 1%) entre duas fontes de luz quando são utilizados campos estendidos (Smith e Pokorny, 1977). Salientamos, entretanto, que o efeito de campo estendido não foi comprovado em testes realizados com macacos do Novo Mundo (Gomes et al., 2005).

Outra diferença dos dicromatas em relação aos tricromatas aparece na detecção de estímulos modulados em alta (16 Hz) e baixa (1 Hz) frequência temporal. Dicromatas apresentam vantagem na detecção de estímulos com alta frequência temporal em relação aos tricromatas e perdem para estes na detecção de estímulos de baixa frequência. Aqui novamente sugere-se que dicromatas possuam vantagem no processamento visual via sistema magnocelular, que é favorecido nas altas frequências temporais (Sharpe et al., 2006).

Relevância do trabalho:

Preenchimento perceptual tem sido considerado como eficiente ferramenta para investigar o caráter das representações visuais (Pessoa e Neumann, 1998). A criação de componentes ilusórios, o preenchimento de áreas vazias, o desaparecimento de componentes presentes no campo de visão indicam que o cérebro reconstrói a cena visual. Em determinadas condições, tais como no triângulo de Kanizsa, a partir de informações esparsas o sistema visual gera a hipótese mais provável (Pessoa e Neumann, 1998).

O exato mecanismo neural responsável pelo preenchimento perceptual é ainda desconhecido. O estudo deste fenômeno através do modelo baseado no efeito de Troxler oferece sólidos indícios a respeito dos mecanismos corticais de processamento visual. Trata-se de método não invasivo, de fácil compreensão por parte dos indivíduos testados. É também um modelo que abre possibilidades para trabalhos futuros através da variação de parâmetros visuais e através do estudo de patologias geradoras de escotomas.

Não existem estudos comparando o preenchimento perceptual de cores nos canais de oponência em diferentes excentricidades, como também não existem estudos comparando o tempo de preenchimento perceptual de tricromatas com o de dicromatas.

Objetivos do trabalho:

- 1) Montagem de linha de pesquisa para estudo de preenchimento perceptual no Laboratório de Neurociências e Comportamento da Universidade de Brasília.
- 2) Elaboração de software para produção de imagens teste e computação de resultados.
- 3) Avaliação do preenchimento perceptual de escotoma artificial com variação paramétrica.
- 4) Comparação de resultados de preenchimento perceptual entre dicromatas e tricromatas.

Materiais e Métodos:

A primeira fase do trabalho consistiu na montagem do programa de computador utilizado nos experimentos. A programação foi feita pelos estudantes do Departamento de Engenharia da UnB, Roberto Vieira de Paula e Sauro Salomoni.

Utilizou-se o software Matlab R12 para a elaboração do programa, que possibilita ao experimentador: (i) a montagem de cada experimento em página interativa onde pode-se escolher os parâmetros de cada tela a ser apresentada (figura 4) e decidir o número de telas para cada teste; (ii) a realização do experimento, com a apresentação de telas na sequência escolhida; (iii) a computação automática da latência de preenchimento para cada tela; e (iv) a elaboração de planilhas Excel com todos os parâmetros visuais utilizados e os resultados.

Com o intuito de estabilizar a fixação, em todas telas aparece uma cruz de cor preta no seu centro e os voluntários foram instruídos para fixar somente nesta cruz embora prestando atenção ao que acontece com o disco na visão periférica (figuras 4 e 5).

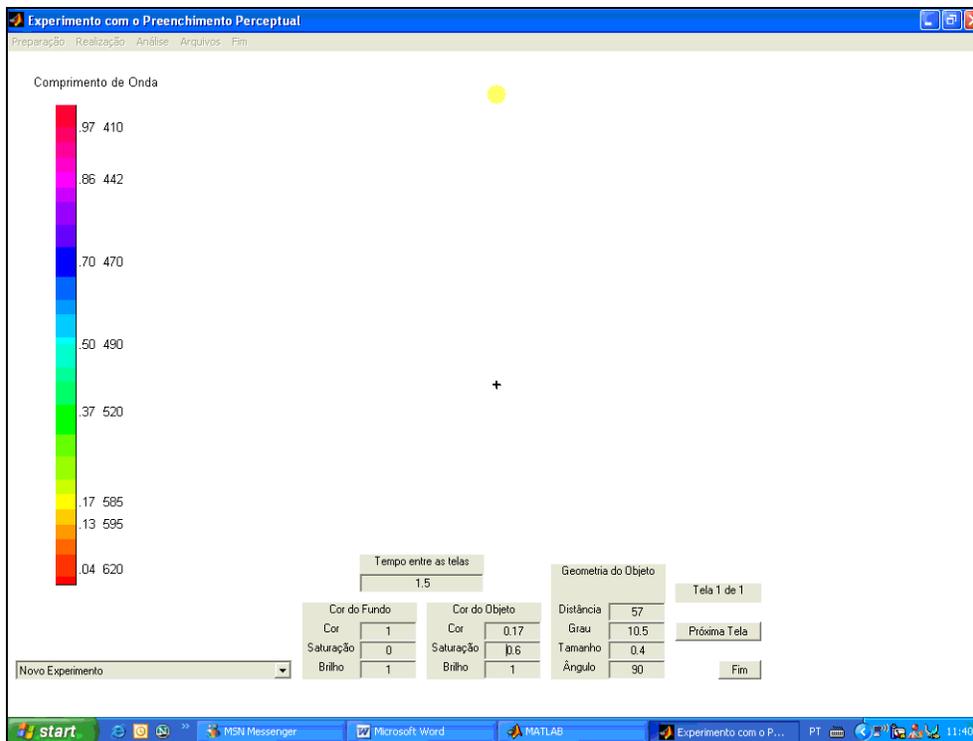


Figura 4: Página interativa do software, que permitiu escolha dos parâmetros para os experimentos 1 e 3 (fonte: autor).

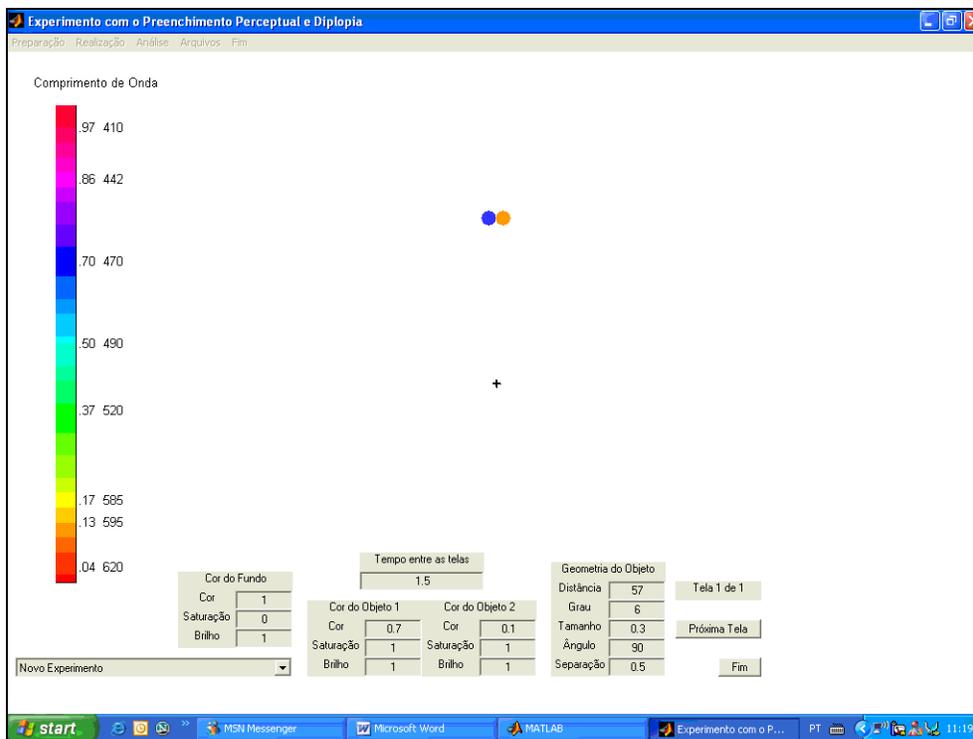


Figura 5: Página interativa do software, após modificações que permitiram a escolha de dois objetos (discos) para a construção dos anaglifos do experimento 2 (fonte: autor).

Em testes preliminares verificou-se que: (i) a latência de preenchimento perceptual tende a aumentar ao final de protocolos muito extensos, então optou-se por testes de curta duração que foram repetidos com intervalos de descanso até atingirmos o número de telas desejado; (ii) embora o preenchimento ocorra tanto em condições monoculares quanto binoculares, testes monoculares são extremamente incômodos devido à sensação de apagamento intermitente de todo o campo visual, portanto todos os testes foram realizados em condição binocular; (iii) objetos foveais ou parafoveais dificilmente preenchem sob fixação voluntária, então foram adotadas excentricidades maiores ou iguais a 4,5 graus, ou seja, a partir da área perifoveal (Moses, 1981).

Foram definidos também alguns parâmetros dos estímulos que foram utilizados em todos os experimentos: (i) o objeto a ser preenchido foi um disco circular com borda lisa bem definida; (ii) o fundo da tela ou área circundante foram de cor e brilho homogêneos.

O software Matlab adota o sistema HSB (“hue”, “saturation” e “brightness”) na definição de cores, ou seja, pode-se escolher o matiz, a saturação e o brilho para cada cor utilizada na tela. Embora o HSB seja um sistema de cores universalmente aceito, foi feito ainda um controle de cores através de medidas espectrais utilizando espectrômetro da Ocean Optics, modelo USB2000 e software OOIRRAD-B. Com esse equipamento foram obtidos valores CIE (Commission International de l’Eclairage) e curvas espectrais para cada cor.

EXPERIMENTO 1:

Materiais e métodos:

1 - Voluntários:

Foram selecionados doze tricromatas: seis femininos e seis masculinos. Foram selecionados nove dicromatas: todos masculinos, quatro protanômalos, três protanopos, um deuteranômalo e um deuteranopo, todos foram testados e classificados com o teste pseudoisocromático H.R.R. Todos os voluntários apresentavam acuidade visual para perto normal. Todos assinaram termo de consentimento livre e esclarecido. Esse projeto foi aprovado pelo Comitê de Ética de Pesquisa em Humanos da Universidade de Brasília. Todos os voluntários, exceto a autora, desconheciam o objetivo do experimento.

2 - Aparato e Estímulo visual:

O estímulo foi gerado por computador equipado com software Matlab, e apresentado em monitor colorido de 17 polegadas (Samsung Sync Master 753 DFX) em todos os experimentos descritos neste trabalho. O software foi programado para apresentar telas cinza, um ponto de fixação central em forma de cruz e um disco também cinza a ser preenchido (figura 6). A luminância do disco era de 22 candelas/m² e da área circundante 20 candelas/m². O disco possuía 0,8° de diâmetro, 9° de excentricidade a partir do ponto de fixação e apareceu nas posições horizontais (0° e 180°) e verticais (90° e 270°). Cada posição foi testada 30 vezes, de modo aleatório.

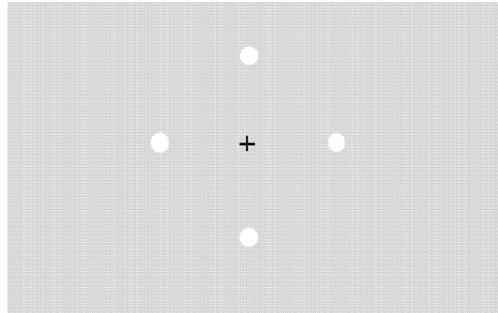


Figura 6: Representação esquemática das telas utilizadas no experimento 1 sendo que cada posição do estímulo foi apresentada de forma isolada, intercalada com tela sem estímulo durante 2 segundos para eliminar pós imagem (fonte: autor).

3 - Procedimento:

Os voluntários foram mantidos em condições escotópicas durante cinco minutos antes do teste com o intuito de induzir adaptação uniforme no início do experimento. Foram posicionados a 57 cm da tela com apoio de queixo. Experimento realizado em ambiente escuro.

Os voluntários foram instruídos para manter fixação estável na cruz central, e para apertar a tecla “enter” assim que sentissem que o disco havia desaparecido. Foram instruídos para piscar normalmente. O tempo entre a apresentação do estímulo e a resposta do indivíduo foi gravado como a latência de preenchimento.

Entre cada tela de teste foi introduzida uma tela sem o disco durante dois segundos para eliminar a pós imagem do estímulo prévio. Testes realizados em condição binocular. Cada sessão demorou aproximadamente uma hora, incluindo curtos períodos de descanso entre os blocos.

A luminância da tela, do fundo e do escotoma, foi verificada com um fotômetro digital Tektronix modelo J6503.

4- Análise estatística:

Dados são mostrados na forma de média das latências de preenchimento \pm erro médio padrão. Dados foram submetidos a análise pelo método ANOVA One Way, post hoc Bonferroni. O nível de significância adotado foi o de 5%; a hipótese nula é de que não há efeito da posição do estímulo no tempo de preenchimento. A comparação de médias entre dicromatas e tricromatas foi feita com o teste-t de Student, com o nível de significância 5%.

Resultados:

Ambos os grupos apresentaram o preenchimento mais rápido a 90° (campo visual superior), comparado com as outras posições. A latência mais longa para ambos os grupos foi a 0° (campo visual direito).

Houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre: (i) posições verticais e horizontais; (ii) direita e esquerda; (iii) superior e inferior (figura 7). As latências mais longas foram nas posições horizontais, em campo direito e campo inferior. Não houve diferença significativa entre dicromatas (média 9,87 seg.) tricromatas (média 9,20 seg.) ($p > 0,05$), que apresentaram resultados similares em todas as posições testadas.

Figuras 8 e 9 mostram resultados individuais de preenchimento. Foram computadas as diferenças de latência entre as posições inferior e superior e entre as posições direita e esquerda.

Discussão parcial:

A latência de preenchimento aumenta à medida que aumenta o contraste entre o escotoma artificial e a área que o circunda (Sakaguchi, 2001). Entretanto, utilizou-se o

mesmo nível de contraste em todas as posições testadas, e foi observada variação significativa de latência de preenchimento entre elas. Esse resultado sugere a influência de variações anatômicas e/ou fisiológicas das diferentes áreas do campo visual na latência de preenchimento perceptual. A contagem de cones e de células ganglionares na retina humana evidencia maior concentração das mesmas nas áreas nasal e temporal (horizontais) do que nas áreas superior e inferior (verticais) (Curcio et al., 1990; Curcio e Allen, 1990). Essa diferença na densidade de cones pode estar relacionada à maior latência de preenchimento nas posições horizontais do que nas verticais. A assimetria entre os campos tem sido demonstrada para funções visuais tais como menor tempo de reação e maior sensibilidade ao contraste no campo visual inferior quando comparado ao campo superior (Previc, 1990; Rubin et al., 1996), o que poderia explicar a maior latência de preenchimento em campo visual inferior quando comparada ao campo visual superior.

Observou-se também a diferença de preenchimento entre hemisférios (hemicampos) direito e esquerdo. Tem sido demonstrado que o hemisfério direito é ativado preferencialmente durante o processamento de estímulos globais enquanto que o esquerdo é ativado para estímulos locais (Martinez et al., 1997). Adicionalmente, existem evidências de que o hemisfério esquerdo favorece o processamento de estímulos com alta frequência espacial, enquanto que o hemisfério direito o faz com estímulos de baixa frequência espacial (Kitterle et al., 1990). Considerando as características predominantemente locais do estímulo aqui utilizado, supõe-se que haja influência dessa assimetria cerebral no resultado do preenchimento perceptual.

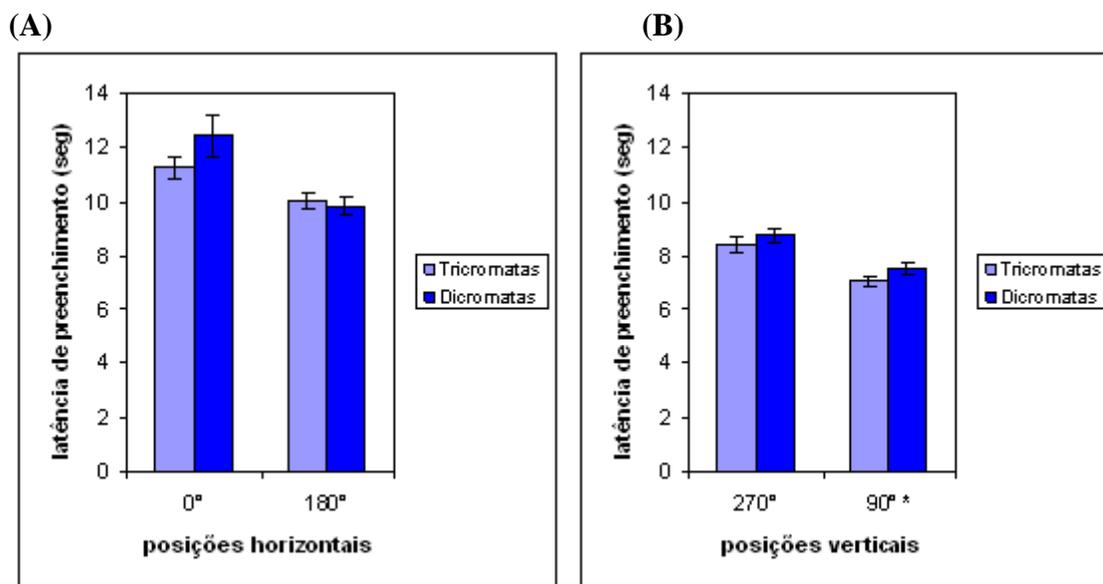


Figura 7: Média (\pm erro médio padrão) das latências de preenchimento para posições horizontais (A) e verticais (B). Comparação de resultados para tricromatas e dicromatas, que apresentaram diferença significativa entre grupos somente a 90° (*). Ambos grupos apresentaram latências significativamente mais longas nas posições horizontais, principalmente no campo direito ($p < 0,05$).

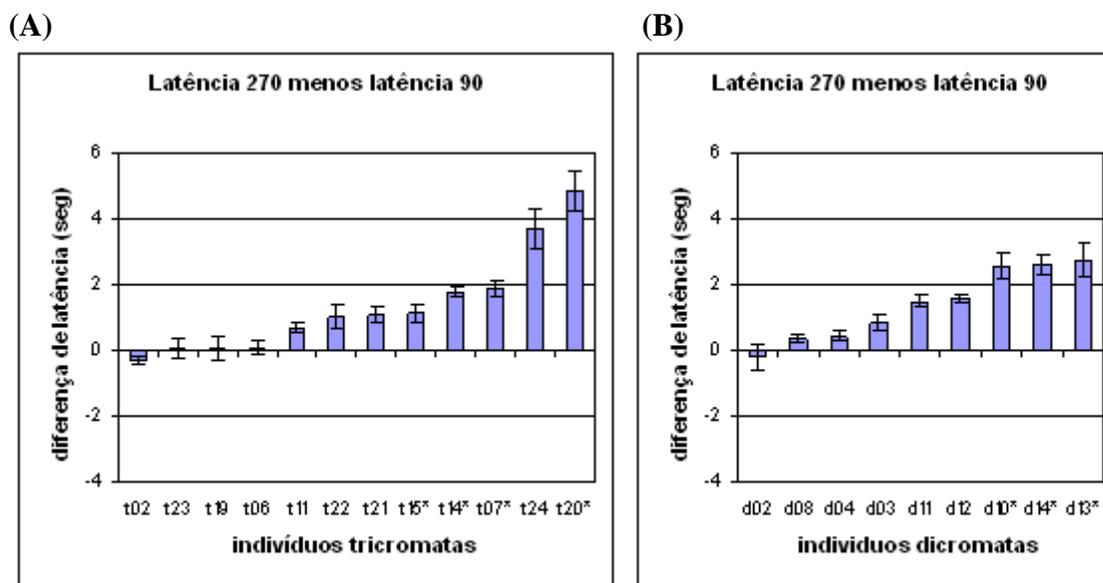
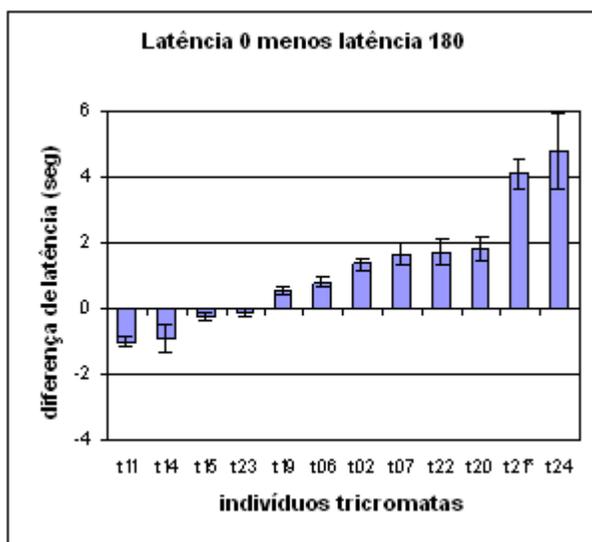


Figura 8 : Latência de preenchimento do escotoma artificial no campo visual inferior (a 270°) menos a do campo visual superior (a 90°). Dados individuais (média \pm erro médio padrão) para tricromatas (A) e dicromatas (B). Resultados positivos para aqueles que apresentaram maior tempo de preenchimento a 270°. Ambos grupos com maioria significativa de resultados positivos.

(*) Resultados individuais significativos.

(A)



(B)

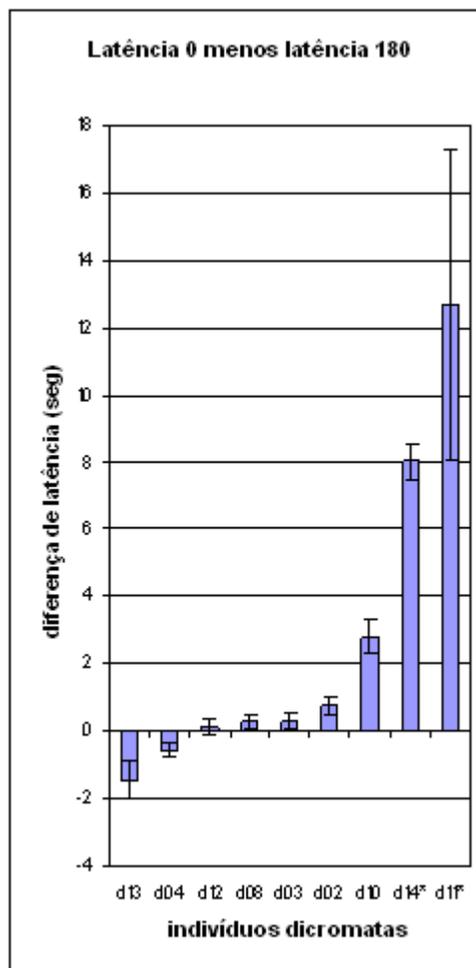


Figura 9: Latência de preenchimento do escotoma artificial no campo visual direito (a 0°) menos a do campo visual esquerdo (a 180°). Dados individuais (média \pm erro médio padrão) para tricromatas (A) e dicromatas (B). Resultados positivos para aqueles que apresentaram maior tempo de preenchimento a 0°. Ambos grupos com maioria significativa de resultados positivos.

(*) Resultados individuais significativos.

Os dicromatas levaram mais tempo em média para o preenchimento perceptual do que os tricromatas. Embora a diferença não tenha sido estatisticamente significativa, esse resultado corrobora a teoria de que os dicromatas possuem melhor percepção de brilho do que os tricromatas (Verhulst e Maes, 1998; Cunha J.F., 2005).

EXPERIMENTO 2:

Materiais e métodos:

1 - Voluntários:

Foram selecionados dezoito tricromatas, sete masculinos e onze femininos, incluindo a autora, todos com estereoacuidade de 50 segundos de arco ou melhor e acuidade visual de perto corrigida normal. A idade dos tricromatas variou de 18 a 50 anos. Foram selecionados nove dicromatas, todos masculinos, quatro protans e cinco deutans, com estereoacuidade de 50 segundos de arco ou melhor e acuidade visual de perto corrigida normal. A idade dos dicromatas variou de 20 a 48 anos.

2 - Aparato e Estímulo visual:

Foi utilizado mesmo computador e monitor descritos para o experimento anterior. Os estímulos do tipo anaglifos foram criados com a associação de dois discos situados lado a lado em disposição horizontal, um disco azul (CIE $x=0,238$; $y=0,233$) e outro laranja (CIE $x=0,359$; $y=0,470$), com $0,3^\circ$ de diâmetro, $0,5^\circ$ de disparidade e 6° de excentricidade do ponto de fixação. Os discos apareceram em fundo cinza uniforme com 36cd/m^2 . Um filtro azul com banda passante de 420 a 475nm foi usado no olho direito; um filtro laranja com banda passante de 616 a 627 nm foi usado no olho esquerdo para produzir o estímulo estereoscópico (figura 10).

A excentricidade de 6° foi escolhida devido à diplopia notada para estereo-estímulos mais afastados e latências muito maiores para estímulos mais próximos do centro. Utilizada uma cruz preta no centro do monitor como ponto de fixação.

Os estímulos foram apresentados na linha central vertical do campo visual, a 90° e 270° . Foram usadas disparidades cruzadas e não cruzadas (figuras 10 e 11).

Uma sessão do experimento consistiu de oito blocos. Cada bloco com oito tentativas, onde as quatro possibilidades (90° cruzado, 90° não cruzado, 270° cruzado, 270° não cruzado) foram aleatoriamente distribuídas em pequenos protocolos de oito telas. Pequenos protocolos foram utilizados pois observou-se que a latência de preenchimento tende a aumentar ao final de experimentos mais longos. Os voluntários realizaram 32 preenchimentos para cada uma das quatro possibilidades do experimento (total 128).

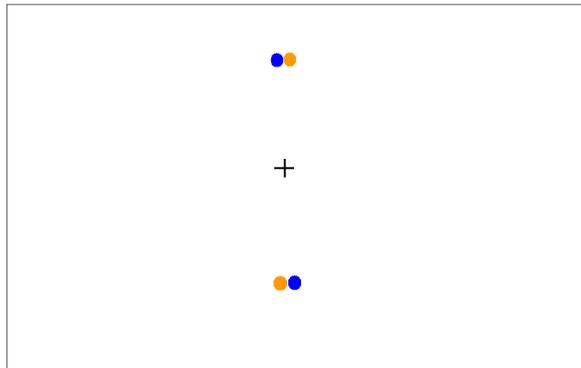


Figura 10: Representação esquemática das telas utilizadas no experimento 2 sendo que cada posição do estímulo foi apresentada de forma isolada, intercalada com tela sem estímulo durante 1,5 segundos para eliminar pós imagem. O filtro azul foi colocado diante do olho direito permitindo a este somente a visão do disco laranja. O filtro laranja foi colocado diante do olho esquerdo permitindo a este somente a visão do disco azul. Desse modo, quando na tela o disco laranja aparece à direita do azul, produz-se estímulo estereoscópico não cruzado. Quando na tela o disco laranja aparece à esquerda do azul produz-se estímulo estereoscópico cruzado (fonte: autor).

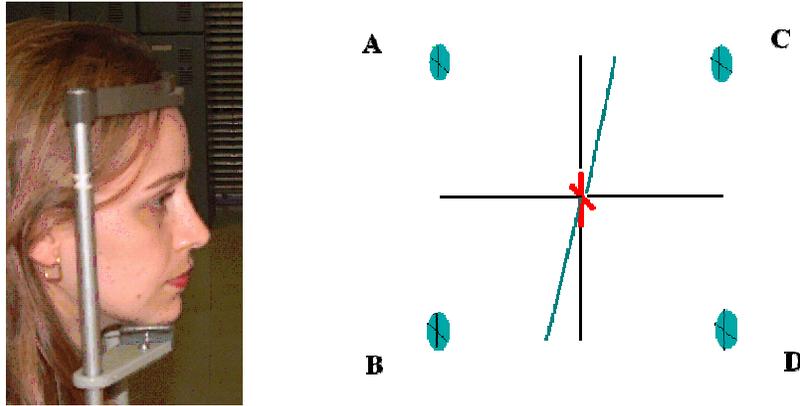


Figura 11: Foto ilustrativa de sujeito com apoio de queixo diante dos estímulos estereoscópicos: em “A” a representação do estímulo estereoscópico cruzado a 90° , em “B” do cruzado a 270° , em “C” do não cruzado a 90° e em “D” do não cruzado a 270° . A linha azul representa o horóptero vertical e sua inclinação (fonte: autor).

3 - Procedimento:

Os voluntários foram mantidos em condições escotópicas durante cinco minutos antes do teste com o intuito de induzir adaptação uniforme no início do experimento. Os voluntários foram posicionados a 57 cm da tela com apoio de queixo. Os experimentos foram realizados em ambiente escuro.

Os voluntários foram instruídos para manter fixação estável na cruz central, e apertar a tecla “enter” assim que sentissem que o disco havia desaparecido. Foram instruídos para piscar normalmente. O tempo entre a apresentação do estímulo e a resposta do indivíduo foi gravado como a latência de preenchimento.

Entre cada tela de teste foi introduzida uma tela sem o disco durante 1,5 segundos para eliminar a pós imagem do estímulo prévio. Os testes foram realizados em condição

binocular. Cada sessão demorou aproximadamente uma hora, incluindo curtos períodos de descanso entre os blocos.

4 – Análise estatística:

Dados são mostrados na forma de média das latências de preenchimento \pm erro médio padrão. Dados foram submetidos a análise pelo método ANOVA Two Way. O nível de significância adotado foi o de 5%; a hipótese nula é de que não há efeito da posição do estímulo no tempo de preenchimento. A comparação de médias entre dicromatas e tricromatas foi feita com o teste-t de Student, também com o nível de significância de 5%.

Resultados:

Em cada grupo as latências de preenchimento são avaliadas em dois aspectos: (i) posição no campo visual; (ii) parâmetros estereoscópicos (tipo de disparidade e proximidade com a linha vertical do horóptero). Two way ANOVA (i vs. ii) revela que os tricromatas apresentam uma diferença significativa entre os campos visual superior e inferior ($p < 0,05$; $F_{3,8} = 59,642$). Entretanto não houve diferença significativa entre os parâmetros estereoscópicos ($p > 0,05$; $F_{2,6} = 0,259$) nem houve interação entre os fatores ($p > 0,05$) (fig. 12).

Os dicromatas também apresentaram diferença significativa entre campos superior e inferior ($p < 0,05$; $F_{3,8} = 23,421$) e não houve diferença significativa entre os parâmetros estereoscópicos ($p > 0,05$; $F_{2,6} = 0,939$) nem interação entre fatores ($p > 0,05$) (fig. 13).

A figura 14 mostra resultados individuais da latência de preenchimento perceptual de estímulos com disparidade não cruzada menos a dos estímulos com disparidade cruzada. Resultados positivos aparecem para indivíduos que levaram mais tempo para preencher os

estímulos com disparidade não cruzada e resultados negativos para aqueles que levaram mais tempo com os de disparidade cruzada: nove tricromatas e três dicromatas apresentaram latências mais longas para disparidade cruzada. Essas diferenças não são estatisticamente significativas, indicando que não há influência desse parâmetro no fenômeno de preenchimento perceptual.

A figura 15 mostra resultados individuais da latência de preenchimento de estímulos situados longe do horóptero vertical menos a dos estímulos situados perto do horóptero. Aqui também as diferenças não são estatisticamente significativas, exceto para 3 indivíduos em cada grupo (t1, t12, t13 e d2, d3, d9).

A figura 16 mostra resultados individuais da latência de preenchimento de estímulos situados no campo visual inferior menos a dos estímulos do campo superior. Dez tricromatas e sete dicromatas apresentaram latências mais longas no campo visual inferior; oito tricromatas e dois dicromatas apresentaram latências mais longas no campo visual superior. Apesar de resultados semelhantes entre dicromatas e tricromatas em relação à influência dos parâmetros estereoscópicos, os dicromatas levaram mais tempo (media total 11,8 segundos) para preencher do que os tricromatas (10,08 segundos) ($p < 0,05$) (figura 17).

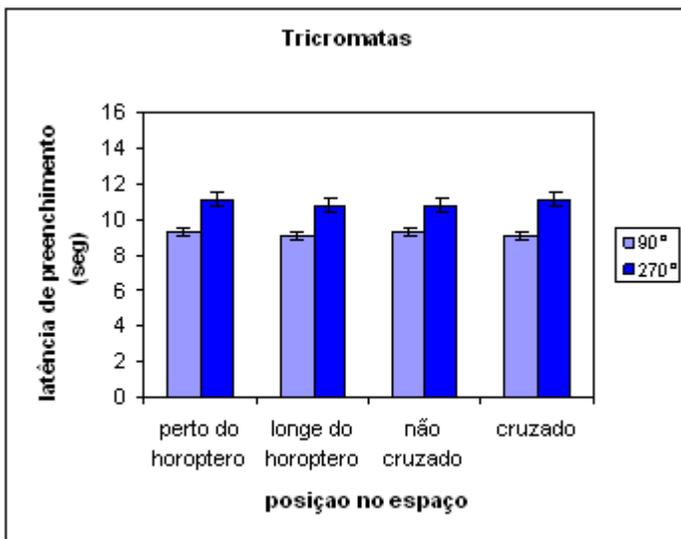


Figura 12: Médias de preenchimento perceptual de todos tricromatas mostrando a comparação entre 90° e 270° para estímulos: (i) perto e (ii) longe do horóptero vertical; (iii) disparidade cruzada e (iv) não cruzada. Existiu diferença significativa entre as posições 90° e 270°. Não existiu diferença significativa entre os parâmetros estereoscópicos. As barras de erro representam \pm erro médio padrão.

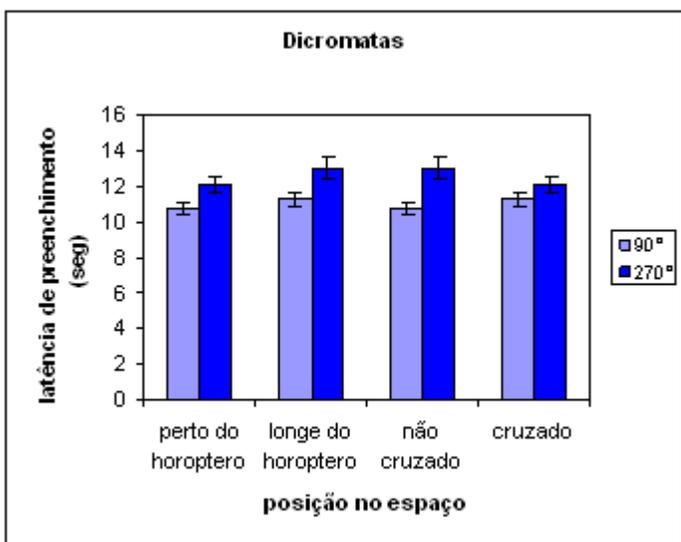
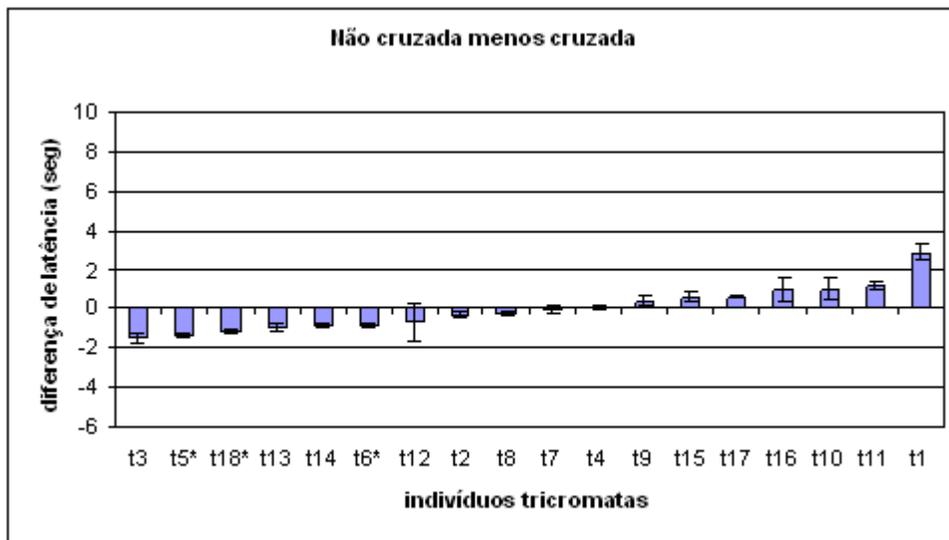


Figura 13: Médias de preenchimento perceptual de todos dicromatas mostrando a comparação entre 90° e 270° para estímulos: (i) perto e (ii) longe do horóptero vertical; (iii) disparidade cruzada e (iv) não cruzada. Existiu diferença significativa entre as posições 90° e 270°. Não existiu diferença significativa entre os parâmetros estereoscópicos. As barras de erro representam \pm erro médio padrão.

(A)



(B)

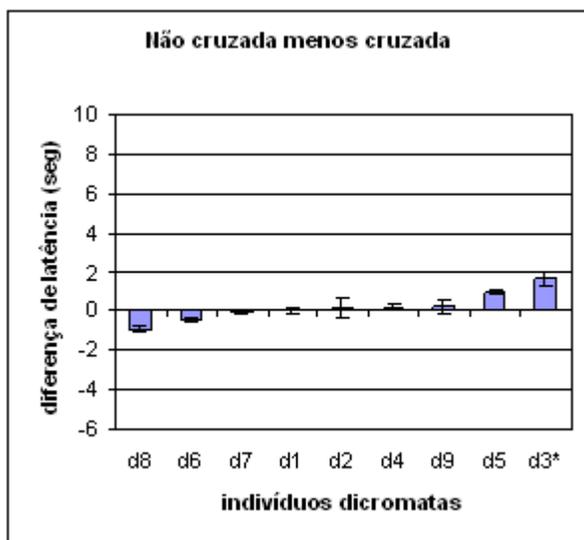
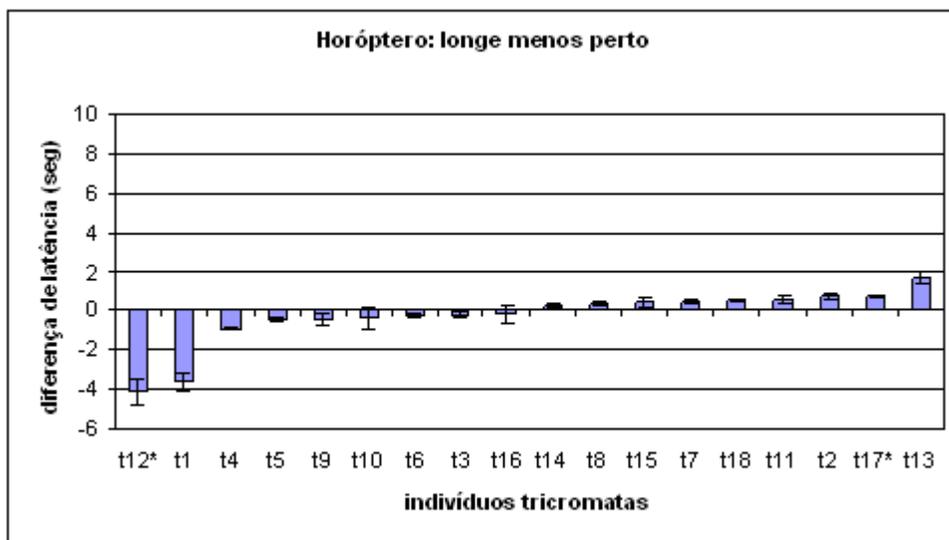


Figura 14: Latência de preenchimento do escotoma artificial com disparidade não cruzada menos a do escotoma com disparidade cruzada. Dados individuais (média \pm erro médio padrão) para tricromatas (A) e dicromatas (B). Resultados positivos para aqueles que apresentaram maior tempo de preenchimento a 270°. Não houve diferença significativa para os grupos entre as duas posições, apesar de alguns (*) resultados individuais significativos.

(A)



(B)

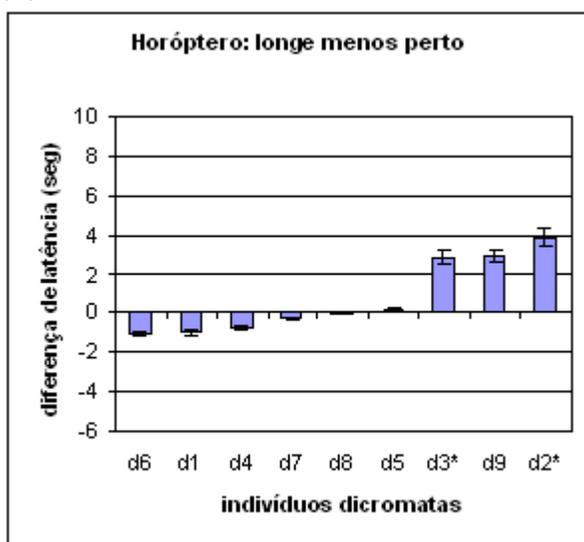
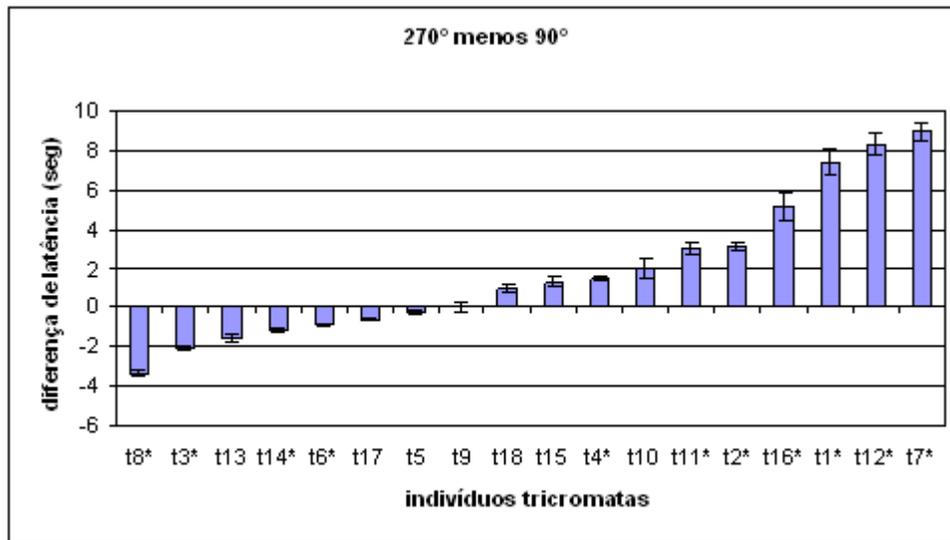


Figura 15: Latência de preenchimento do escotoma artificial situado mais longe da linha do horóptero vertical menos a do situado mais perto do horóptero. Dados individuais (média \pm erro médio padrão) para tricromatas (A) e dicromatas (B). Resultados positivos para aqueles que apresentaram maior tempo de preenchimento a 270°. Não houve diferença significativa para os grupos entre as duas posições, apesar de alguns (*) resultados individuais significativos.

(A)



(B)

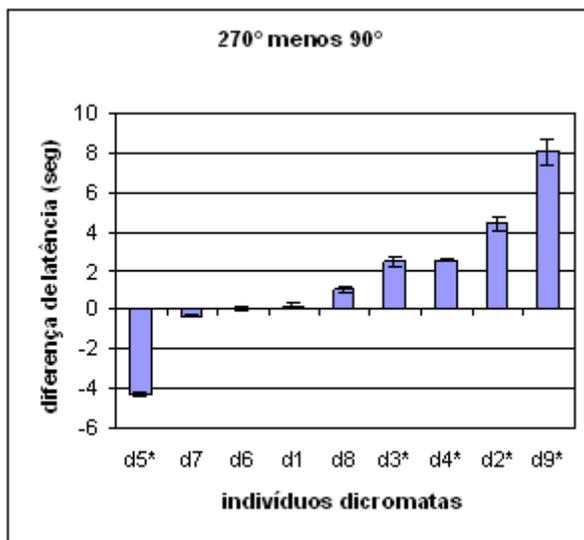


Figura 16: Latência de preenchimento do escotoma artificial no campo visual inferior (a 270°) menos a do campo visual superior (a 90°). Dados individuais (média \pm erro médio padrão) para tricromatas (A) e dicromatas (B). Resultados positivos para aqueles que apresentaram maior tempo de preenchimento a 270°. Ambos grupos com maioria significativa de resultados positivos. (*) Resultados individuais significativos.

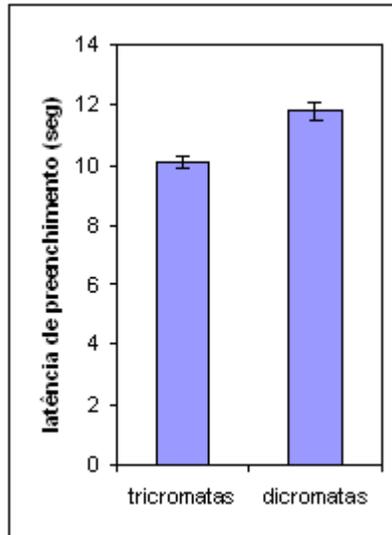


Figura 17: Média total da latência de preenchimento perceptual (\pm erro médio padrão) para tricromatas e dicromatas. Diferença significativa ($p < 0.01$) entre os dois grupos.

Discussão parcial:

Neste experimento investigou-se a relação da posição do objeto no espaço e o seu preenchimento perceptual. Estudos paramétricos anteriores utilizando o modelo de escotoma artificial indicam que o contraste escotoma/area circundante, excentricidade, tamanho e cor facilitam ou dificultam o preenchimento perceptual (Ramachandran e Gregory, 1991) (De Weerd et al., 1998) (Friedman et al., 1999) (Welchman e Harris, 2001) (Sakaguchi, 2001). Escotomas situados mais perto do ponto de fixação e com aumento de tamanho e contraste com o fundo são mais difíceis de preencher do que os menores, mais periféricos e com menos contraste.

Estímulos com disparidade cruzada dão ao observador a sensação de que o objeto está mais próximo dele, ao contrário da disparidade não cruzada que produz a sensação de maior distância. Além disso, os estímulos estereoscópicos com disparidade cruzada são mais fáceis de detectar do que aqueles com disparidade não cruzada em todas as posições

do campo visual (Manning et al., 1987), especialmente no campo inferior (Breitmeyer et al., 1975). Estudos psicofísicos e eletrofisiológicos mostram que disparidades cruzadas e não cruzadas são provavelmente processadas por grupos ou classes separadas de células neurais que possuem: (i) sensibilidades diferentes; (ii) propriedades espaciais distintas; e (iii) talvez diferentes constantes temporais (Mustillo, 1985). Adicionalmente, estímulos mais próximos do observador são favorecidos em relação aos mais distantes em experimentos envolvendo atenção (Gawryszewski et al., 1987).

Entretanto, no presente experimento, o tipo de disparidade não influenciou a latência de preenchimento, a despeito das diferenças entre o processamento visual de estímulos estereoscópicos cruzados e não cruzados listados acima. Apesar da utilização de uma excentricidade correspondente à área parafoveal (6°), esta é perto o suficiente do ponto de fixação central para garantir uma boa acuidade estereoscópica (Burian, 1951) e para evitar diplopia (Bishop, 1981).

Comparou-se os dados agrupados de acordo com sua proximidade em relação ao horóptero vertical, considerando que os estímulos deste experimento foram dispostos na linha vertical central do campo visual. O horóptero vertical é definido como uma linha no espaço onde ocorre o menor limiar estereoscópico; essa linha apresenta uma inclinação de tal modo que passa através do ponto de fixação e de um ponto próximo aos pés do observador. A inclinação do horóptero é atribuída à uma distorção da correspondência retiniana e/ou a movimentos oculares torsionais (Siderov et al., 1999). Essa inclinação é em média de 12° a 2 metros e cai para 3° a 50 centímetros, com alguma variação entre observadores (Siderov et al., 1999) e tem sido utilizada pela indústria de telas de computador e óculos para melhorar o conforto dos usuários (Ankrum, 1997). Além disso, existem evidências de especialização funcional dos campos visuais superior e inferior,

levando a um melhor processamento peripessoal (ou de disparidades cruzadas) no campo inferior e melhor processamento extrapessoal (ou de disparidades não cruzadas) no campo superior (Previc, 1990).

Neste experimento, os estímulos não cruzados do campo superior e os cruzados do campo inferior estavam situados próximos do horóptero vertical. Os estímulos cruzados do campo superior e não cruzados do campo inferior estavam mais afastados do horóptero vertical.

Entretanto, não encontrou-se diferença significativa de latência de preenchimento entre estímulos próximos ou afastados do horóptero vertical. Esses resultados indicam que a influência da variação de parâmetros visuais no preenchimento perceptual é limitada. Se um objeto situado no campo periférico se torna invisível pelo efeito de preenchimento neural, provavelmente esse fato é influenciado principalmente por parâmetros tais como brilho do objeto e o tamanho de sua projeção cortical. Diferenças induzidas por degradação de borda (Welchman e Harris, 2003) ou variação de profundidade a partir do ponto de fixação não exercem efeito significativo no tempo que ele leva para preencher, pelo menos na extensão avaliada neste experimento.

O resultado significativo foi a diferença de latência de preenchimento entre os campos superior e inferior, corroborando os resultados do experimento 1 e o de Sakaguchi 2003. Dez tricromatas e sete dicromatas apresentaram latências mais longas no campo visual inferior; oito tricromatas e dois dicromatas apresentaram latências mais longas no campo visual superior. Esse resultado sugere que apesar do estímulo no campo inferior ser significativamente mais difícil de preencher do que no campo superior para a maioria, essa não é uma característica uniforme para todos os indivíduos. Sakaguchi sugeriu que diferenças de magnificação cortical entre os campos inferior e superior poderiam explicar

essa anisotropia. Entretanto, estudos fisiológicos e de ressonância magnética funcional mostram que não há diferença significativa de magnificação entre os campos visuais superior e inferior (Sakaguchi, 2003) (Daniel e Whitteridge, 1961) (Horton e Hoyt, 1991) (Serenio et al., 1995).

Por outro lado, as diferenças de processamento entre os campos visuais superior e inferior podem explicar nossos resultados. Evidências de assimetria vertical de campo visual foram apresentadas para diferentes parâmetros visuais. A concentração de células ganglionares é maior na retina superior do que na inferior (Curcio e Allen, 1990), o que leva a uma maior representação do campo visual inferior nas áreas do córtex visual. Isso contribui para a explicação do fato de que campo visual inferior é mais eficiente do que o superior na maioria das funções estudadas. A percepção de: (i) contornos ilusórios (Rubin et al., 1996); (ii) estereogramas com disparidade cruzada (Breitmeyer et al; 1975); (iii) movimento cromático (Bilodeau e Faubert, 1997); (iv) avaliação de comprimento (Fukushima e Faubert, 2001), é melhor no campo visual inferior. A percepção de estereogramas com disparidade não cruzada é melhor no campo visual superior (Breitmeyer et al., 1975).

Tem sido demonstrado que o campo visual inferior possui vantagem na coordenação visuo-motora (Danckert e Goodale, 2001) e em tarefas de memória espacial (Genzano et al., 2001) enquanto que o campo visual superior possui vantagem em atividades visuais tais como procura e reconhecimento de objetos (Previc e Neagele, 2001). Essa relativa separação de funções foi também demonstrada para as vias visuais que se estabelecem a partir de V1, que são a via ventral e a via dorsal. A via ventral se projeta para o lobo temporal (V4) e a via dorsal para o lobo parietal (MT). A via ventral possui um papel importante na identificação de objetos, enquanto que a via dorsal intermedia as

transformações sensoriomotoras necessárias para ações guiadas pela visão (Goodale e Milner, 1992). A especialização do campo visual inferior em processamento visuo-motor estabelece uma relação deste principalmente com a via visual dorsal, enquanto que o campo visual superior estaria ligado principalmente ao sistema ventral para mecanismos de procura e reconhecimento visual. Adicionalmente, existe vantagem do campo visual superior para julgamentos espaciais aloccêntricos requeridos para tarefas de localização e vantagem do campo visual inferior quando são necessários julgamentos espaciais egocêntricos. Essa dissociação foi interpretada como sendo devida à atividade de duas vias neurais separadas realizando transformações de informação de entrada para diferentes saídas: reconhecimento de cenas pela via visual ventral e ação pela via visual dorsal (Sdoia et al., 2004). Outras assimetrias entre campo visual superior e inferior: (i) a capacidade de achar um objeto num espaço tridimensional é melhor quando este aparece nos campos visuais superior e direito (Previc e Blume, 1993); (ii) EEG occipitais apresentam pico muito mais precoce para estimulação de hemirretina superior (campo visual inferior) do que de hemirretina inferior (campo visual superior) (Lehman et al., 1977). Tem sido sugerido que essas diferenças funcionais podem estar relacionadas a aspectos ecológicos e filogenéticos do sistema visual (Previc, 1990) Todas essas diferenças poderiam contribuir para aumentar a saliência de objetos situados no campo visual inferior e conseqüentemente retardar seu preenchimento.

A comparação entre dicromatas e tricromatas não mostrou diferença significativa em relação à influência de variação de posição espacial. Ambos grupos não foram influenciados por parâmetros estereoscópicos e ambos apresentaram diferença significativa entre campos visuais superior e inferior. Apesar de recentes evidências a respeito da contribuição cromática no processamento e construção de imagens estereoscópicas

(Domini, 2000), não encontrou-se interferência do dicromatismo no preenchimento estereoscópico. Os dicromatas apresentaram média total de latências maior do que os tricromatas, mas isso pode ser atribuído a diferenças de percepção de brilho entre esses grupos (Verhulst e Maes, 1998).

Concluiu-se que: (i) a variação paramétrica estereoscópica não é crucial para o processamento do preenchimento perceptual, ao contrário do tamanho, excentricidade e contraste de brilho; (ii) a especialização do campo visual superior em tarefas de busca e identificação, e do campo inferior em tarefas de ação influencia o processo neural de preenchimento; essas diferenças podem ser responsáveis por um retardo no preenchimento de um objeto ou estímulo situado no campo visual inferior, já que além de ser identificado ele é submetido a processamento adicional preparando o indivíduo para ações motoras guiadas pela visão; (iii) os dicromatas e os tricromatas apresentam performance similar no preenchimento de estímulos estereoscópicos.

EXPERIMENTO 3:

Métodos:

1 - Voluntários:

Foram selecionados doze tricromatas, cinco masculinos e sete femininos, incluindo a autora, todos com visão cromática normal confirmada com o teste pseudoisocromático H.R.R. e acuidade visual de perto corrigida normal. A idade dos tricromatas variou de 18 a 50 anos. Foram selecionados nove dicromatas, todos masculinos, quatro protans e cinco deutans, diagnosticados com o teste pseudoisocromático H.R.R. e acuidade visual de perto corrigida normal. A idade dos dicromatas variou de 20 a 48 anos.

2 - Aparato e Estímulo:

Sistema de oponência vermelho-verde testado com disco vermelho (CIE $x=0,60$; $y=0,32$) e fundo da tela verde (CIE $x=0,26$; $y=0,45$). Sistema de oponência azul-amarelo testado com disco amarelo (CIE $x=0,38$; $y=0,53$) e fundo da tela azul (CIE $x=0,15$; $y=0,06$). Sistema de oponência acromática testado com disco cinza e fundo da tela também cinza com variação de brilho do disco (figura 23). Foram feitas curvas espectrais de cada cor (figuras 18, 19, 20, 21, 22). Disco com $0,4^\circ$ de diâmetro, apresentado a $4,5^\circ$ e $10,5^\circ$ de excentricidade do ponto central de fixação, alternando entre as posições de 90° e 270° do campo visual (figura 23). Cada posição foi testada 36 vezes. Cada canal de oponência foi testado separadamente.

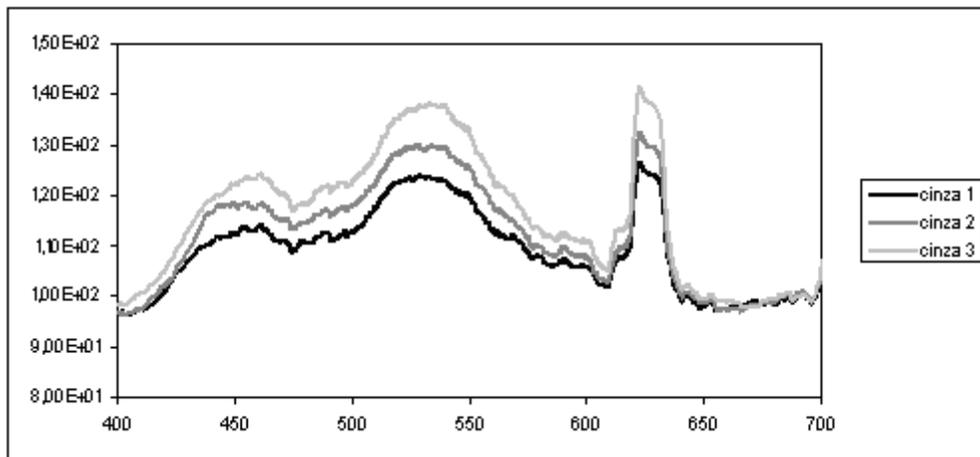


Figura 18: Curvas espectrais da cor cinza. Cinza 1 e 3 foram utilizados no disco; cinza 2 foi utilizado no fundo da tela.

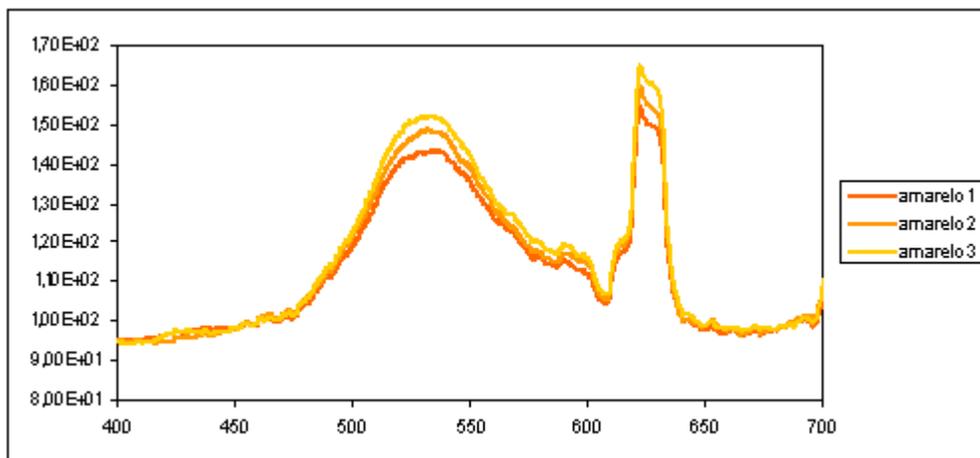


Figura 19: Curvas espectrais do amarelo utilizado no disco, em três intensidades de brilho.

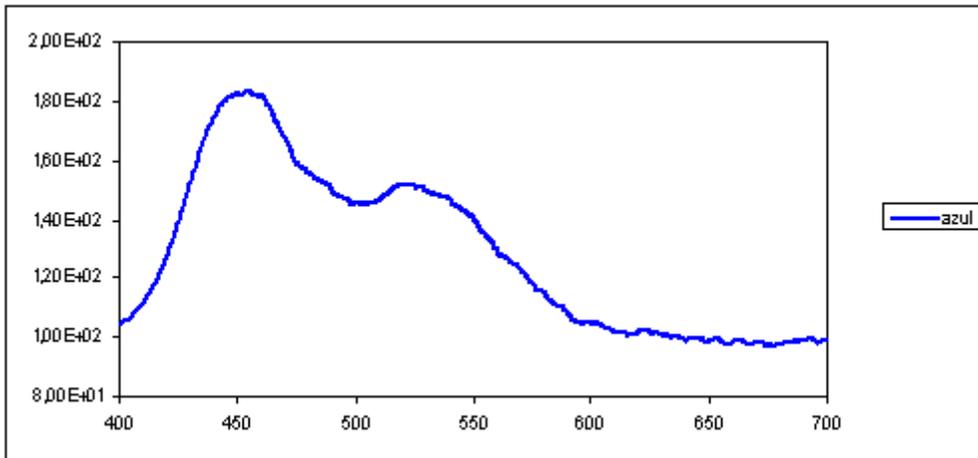


Figura 20: Curva espectral do azul utilizado no fundo da tela.

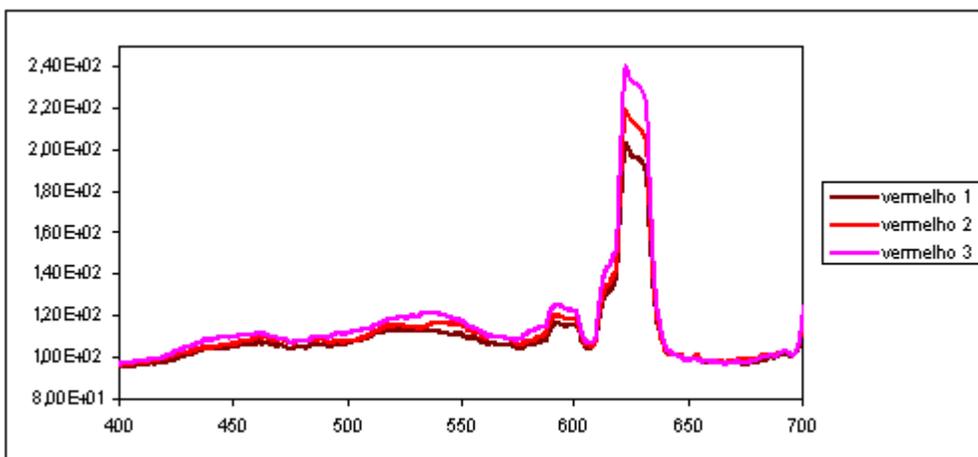


Figura 21: Curvas espectrais do vermelho utilizado no disco, em três intensidades de brilho.

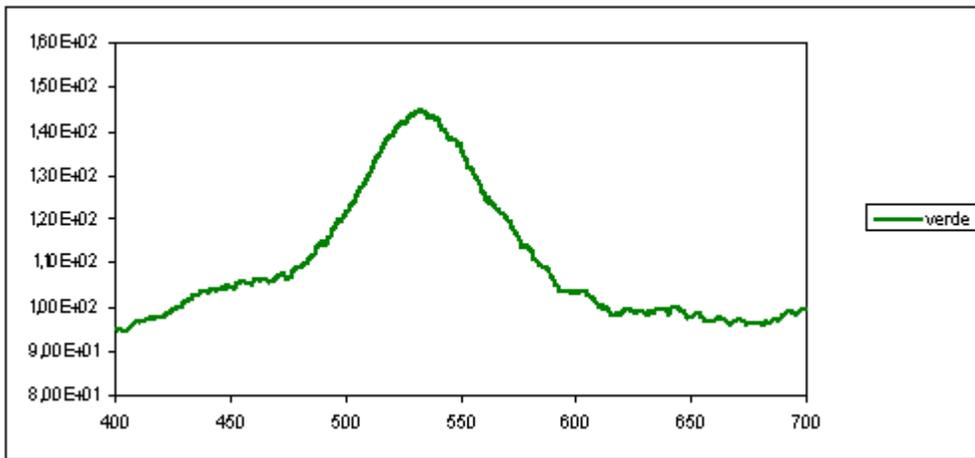


Figura 22: Curva espectral do verde utilizado no fundo da tela.

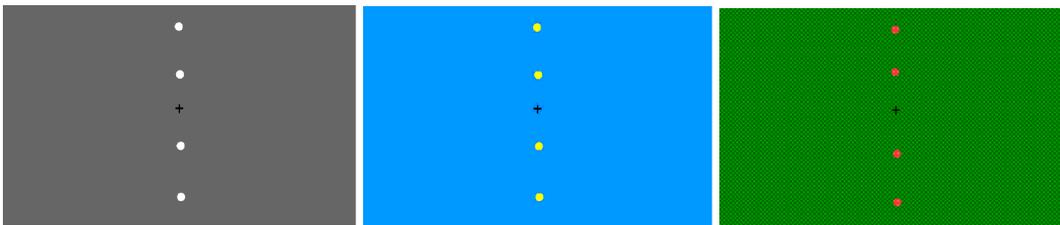


Figura 23: Representação esquemática das telas utilizadas no experimento 3 sendo que cada posição do estímulo foi apresentada de forma isolada, intercalada com tela sem estímulo durante 2 segundos para eliminar pós imagem (fonte: autor).

3 – Procedimento:

Os voluntários foram mantidos em condições escotópicas durante cinco minutos antes do teste com o intuito de induzir adaptação uniforme no início do experimento. Foram posicionados a 57 cm da tela com apoio de queixo. O experimento foi realizado em ambiente escuro.

Os voluntários foram instruídos para manter fixação estável na cruz central, e apertar a tecla “enter” assim que sentissem que o disco havia desaparecido. Foram instruídos para piscar normalmente. O tempo entre a apresentação do estímulo e a resposta do indivíduo foi gravado como a latência de preenchimento.

Entre cada tela de teste foi introduzida uma tela sem o disco durante dois segundos para eliminar a pós-imagem do estímulo prévio. Os testes foram realizados em condição binocular.

Cada sessão demorou aproximadamente uma hora, incluindo curtos períodos de descanso entre os blocos.

4 – Análise estatística:

Os dados são mostrados na forma de média das latências de preenchimento \pm erro médio padrão. Os dados foram submetidos a análise pelo método ANOVA One Way. O nível de significância adotado foi o de 1%; a hipótese nula é de que não há efeito da excentricidade do estímulo no tempo de preenchimento. A comparação de médias entre canais de oponência e entre dicromatas e tricromatas foi feita com o teste-t de Student, também com o nível de significância de 1%. Foram apresentados ainda resultados individuais das diferenças de latência entre as excentricidades (média \pm erro médio padrão).

Resultados:

Para o estímulo acromático houve redução significativa ($p < 0,01$) da latência na excentricidade mais periférica para ambos os grupos (dicromatas e tricromatas), tanto no campo superior quanto no campo inferior. As latências foram significativamente maiores para dicromatas em todas as posições ($p < 0,01$). As latências foram significativamente maiores para estímulos no campo visual inferior quando comparadas com o campo visual superior ($p < 0,01$) (figura 24). Resultados individuais para o estímulo acromático são mostrados na figura 25, onde aparece a diferença da latência de preenchimento do escotoma a $10,5^\circ$ de excentricidade menos o situado a $4,5^\circ$ para tricromatas e dicromatas, tanto no campo visual superior quanto no inferior. Os resultados foram negativos (maioria) para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a $4,5^\circ$.

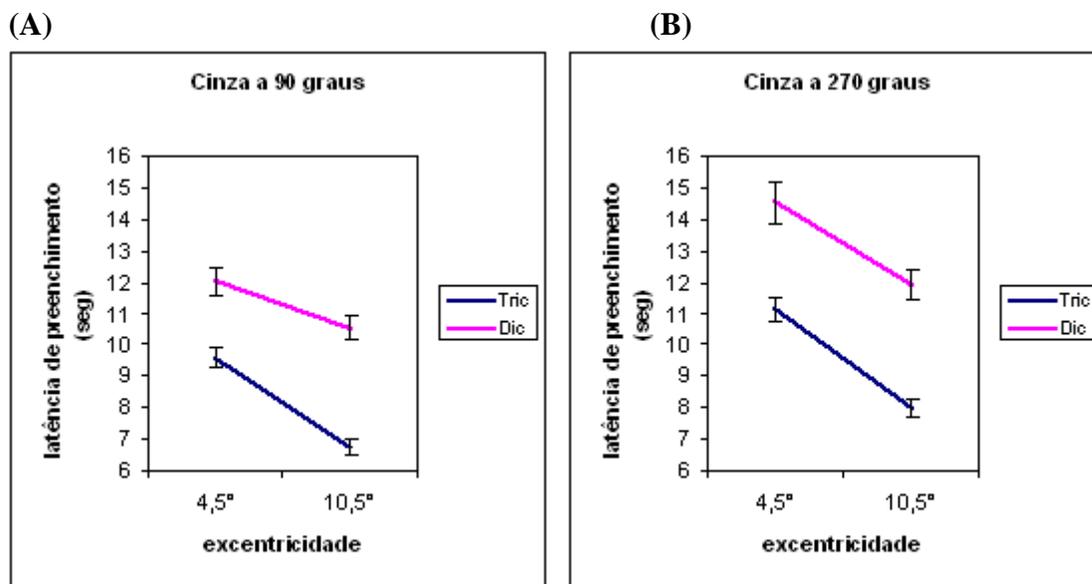


Figura 24: Comparação de latências (valores absolutos da média \pm erro médio padrão) de preenchimento nas excentricidades $4,5^\circ$ e $10,5^\circ$ para estímulos cinza a 90° (A) e a 270° (B). Redução significativa ($p < 0,01$) da latência na excentricidade mais periférica para ambos os grupos (dicromatas e tricromatas). Latências significativamente ($p < 0,01$) maiores para dicromatas em todas as posições.

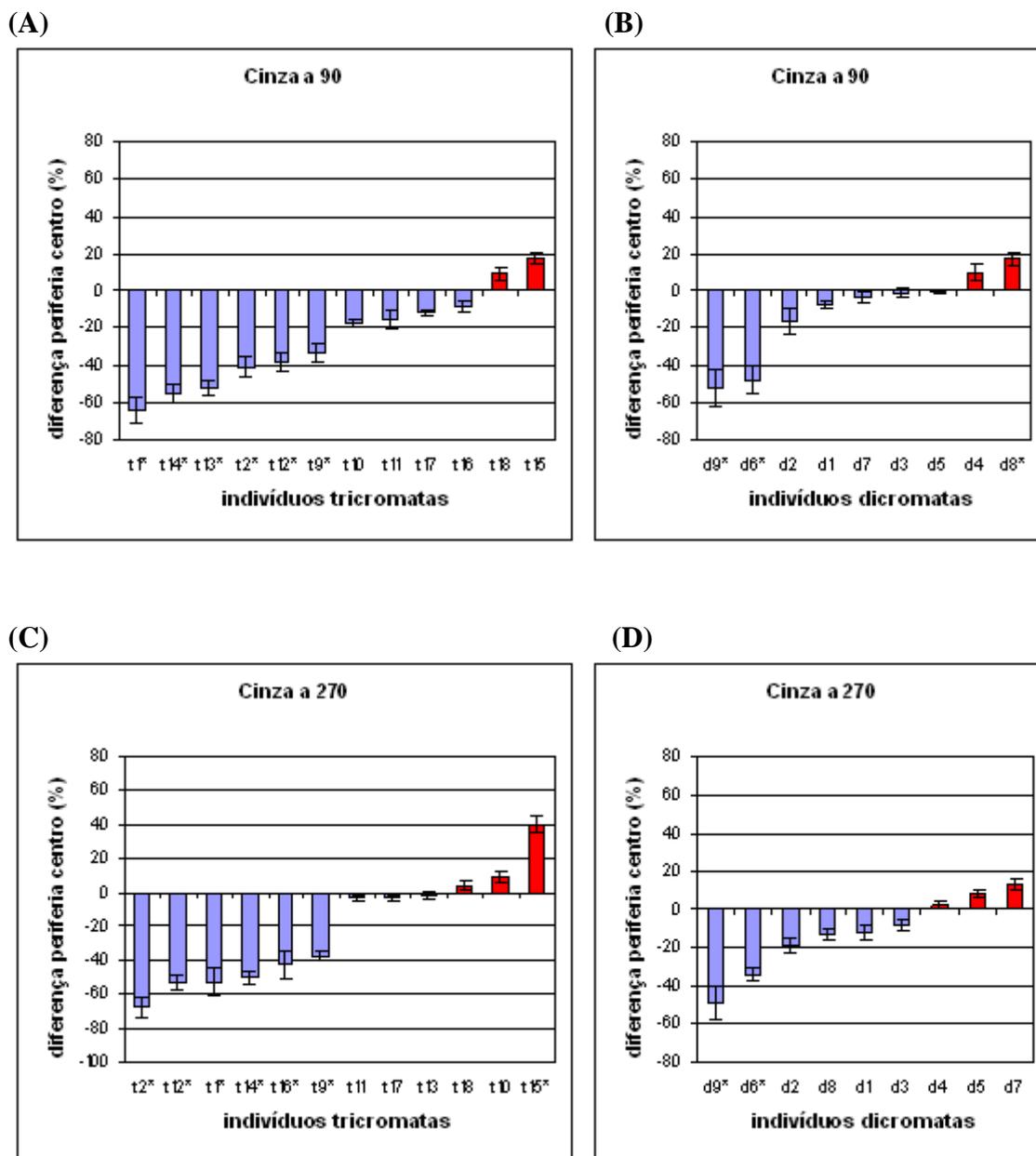


Figura 25: Diferença da latência de preenchimento do escotoma artificial cinza a 10,5° de excentricidade menos o situado a 4,5° para tricromatas a 90° (A), dicromatas a 90° (B), tricromatas a 270° (C) e dicromatas a 270° (D). Dados individuais (média \pm erro médio padrão). Resultados negativos para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a 4,5°.

Para o estímulo azul/amarelo houve redução significativa ($p < 0,01$) da latência na excentricidade mais periférica para tricromatas, tanto no campo superior quanto no campo

inferior. Os dicromatas apresentaram aumento não significativo ($p>0,01$) de latência na excentricidade periférica no campo superior e queda não significativa em campo inferior ($p>0,01$). As latências foram significativamente maiores para dicromatas a $10,5^\circ$ de excentricidade tanto no campo inferior quanto no superior quando comparadas com tricromatas. A latência foi significativamente ($p<0,01$) menor para dicromatas a $4,5^\circ$ de excentricidade no campo superior. As latências foram significativamente maiores para estímulos no campo visual inferior quando comparadas com o campo visual superior (figura 26).

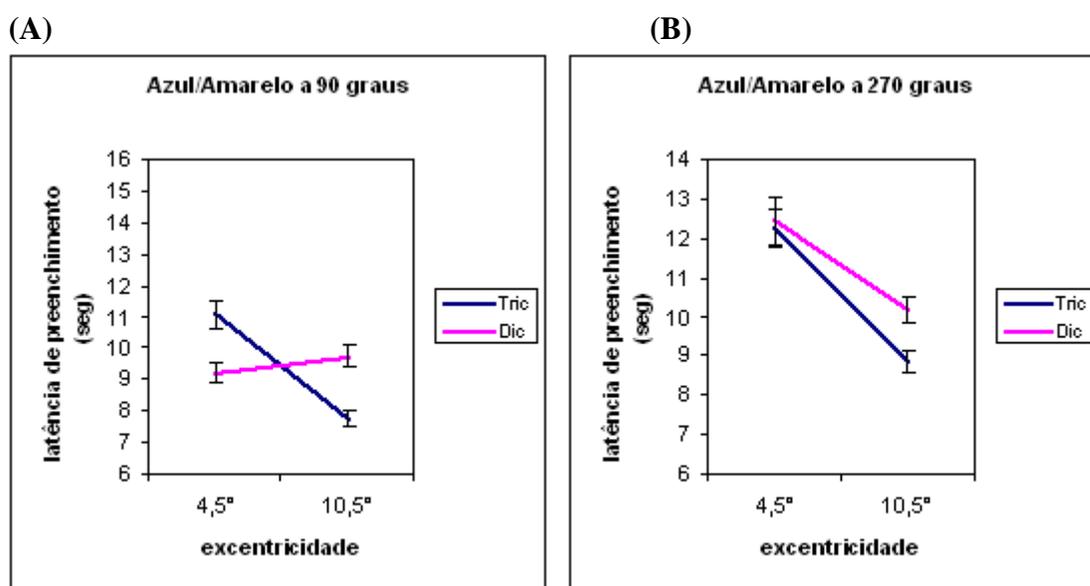


Figura 26: Comparação de latências (valores absolutos da média \pm erro médio padrão) de preenchimento nas excentricidades $4,5^\circ$ e $10,5^\circ$ para estímulos amarelos com fundo azul a 90° (A) e a 270° (B). Redução significativa da latência na excentricidade mais periférica para tricromatas nas duas posições e para dicromatas a 270° ($p<0,01$). Aumento, embora não significativo ($p>0,01$), da latência de preenchimento na posição mais excêntrica para dicromatas na posição a 90° .

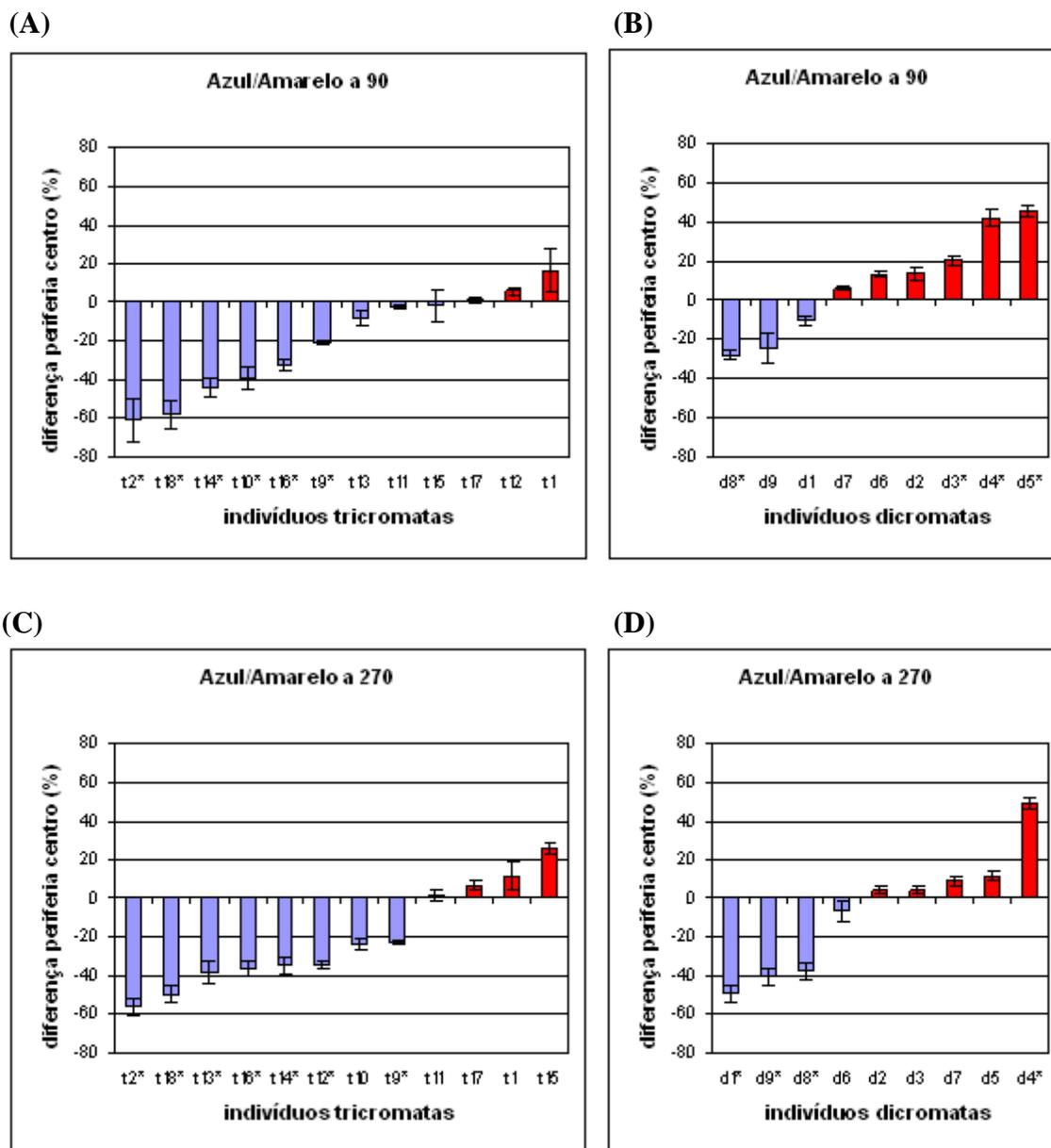


Figura 27: Diferença da latência de preenchimento do escotoma artificial amarelo (com fundo da tela azul) a $10,5^\circ$ de excentricidade menos o situado a $4,5^\circ$ para tricromatas a 90° (A), dicromatas a 90° (B), tricromatas a 270° (C) e dicromatas a 270° (D). Dados individuais (média \pm erro médio padrão). Resultados negativos para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a $4,5^\circ$.

Os resultados individuais para o estímulo azul/amarelo são mostrados na figura 27, onde aparece a diferença da latência de preenchimento do escotoma a $10,5^\circ$ de excentricidade menos o situado a $4,5^\circ$ para tricromatas e dicromatas, tanto no campo visual

superior quanto no inferior. Os resultados foram negativos (maioria tricromatas) para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a 4,5°. Os resultados foram positivos (maioria dicromatas em campo superior) onde houve maior latência para preenchimento a 10,5°.

Para o estímulo verde/vermelho houve redução significativa ($p < 0,01$) da latência na excentricidade mais periférica para ambos os grupos (dicromatas e tricromatas), tanto no campo superior quanto no campo inferior. As latências foram significativamente maiores para dicromatas em todas as posições. As latências foram significativamente maiores para estímulos no campo visual inferior quando comparadas com o campo visual superior (figura 28).

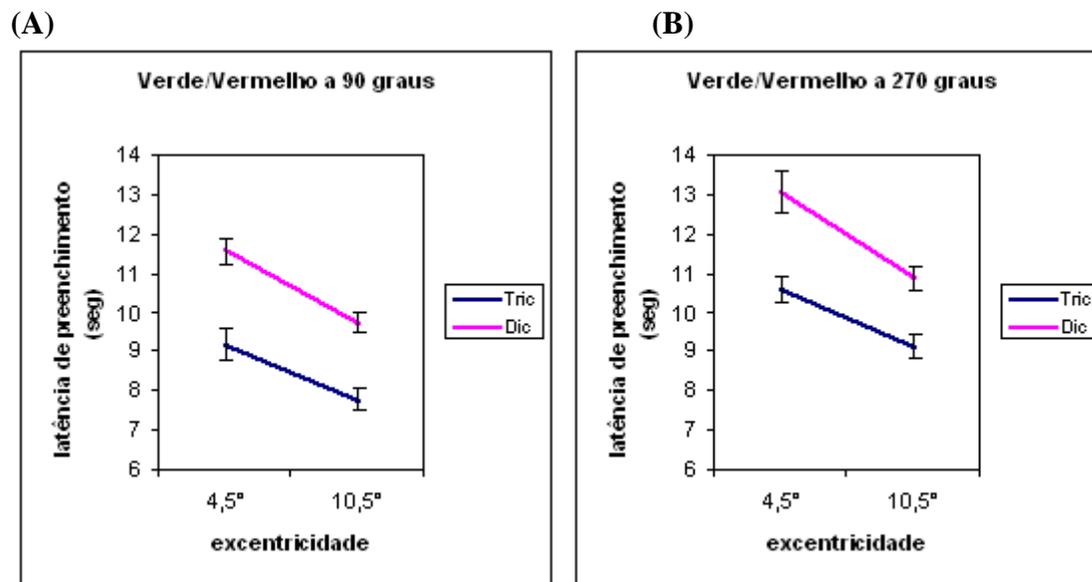


Figura 28: Comparação de latências (valores absolutos da média \pm erro médio padrão) de preenchimento nas excentricidades 4,5° e 10,5° para estímulos vermelhos em fundo verde a 90° (A) e a 270° (B). Redução significativa ($p < 0,01$) da latência na excentricidade mais periférica para ambos os grupos (dicromatas e tricromatas). Latências significativamente ($p < 0,01$) maiores para dicromatas em todas as posições.

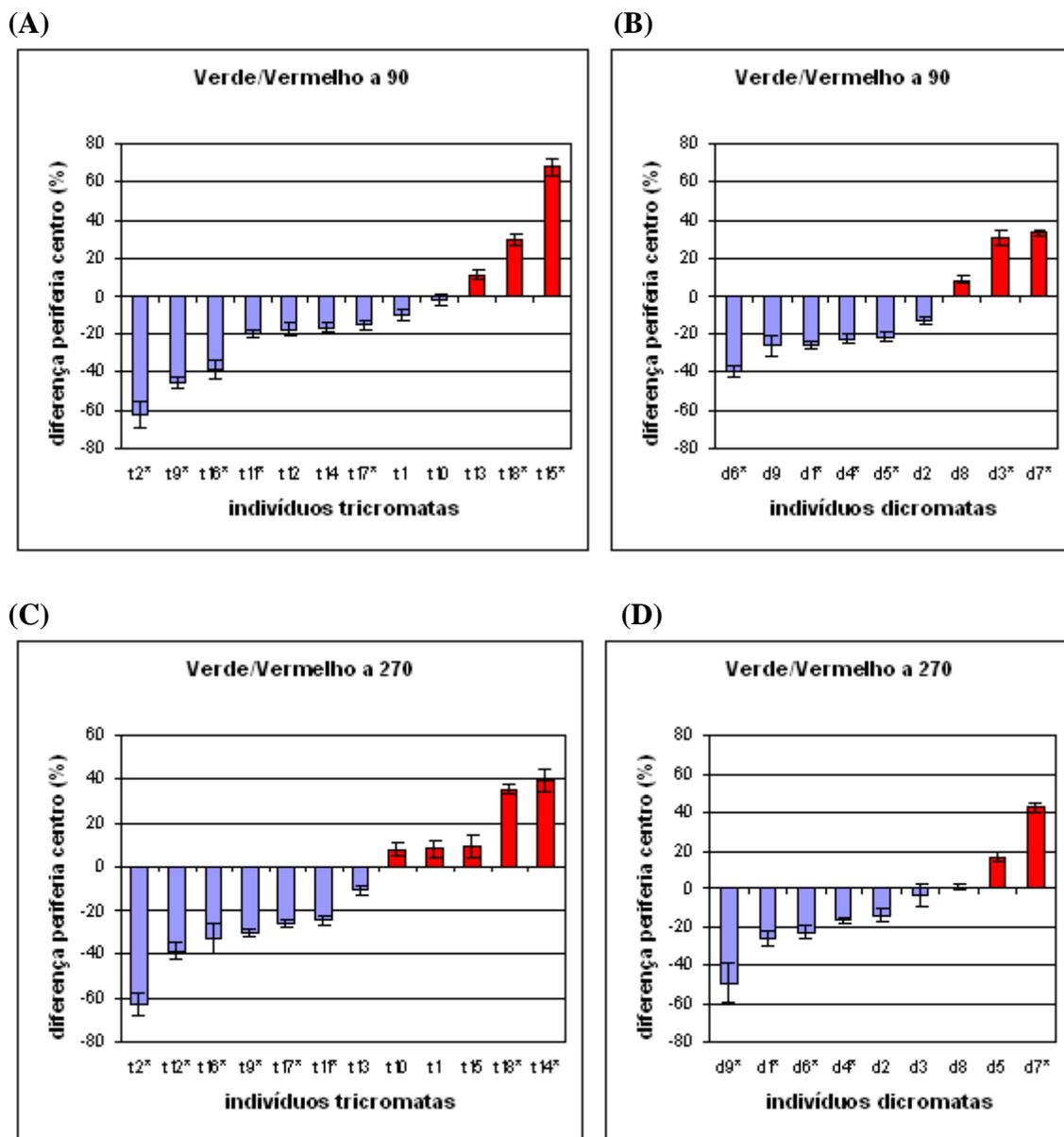


Figura 29: Diferença da latência de preenchimento do escotoma artificial vermelho (com fundo da tela verde) a $10,5^\circ$ de excentricidade menos o situado a $4,5^\circ$ para tricromatas a 90° (A), dicromatas a 90° (B), tricromatas a 270° (C) e dicromatas a 270° (D). Dados individuais (média \pm erro médio padrão). Resultados negativos para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a $4,5^\circ$.

Os resultados individuais para o estímulo vermelho/verde são mostrados na figura 29, onde aparece a diferença da latência de preenchimento do escotoma a $10,5^\circ$ de excentricidade menos o situado a $4,5^\circ$ para tricromatas e dicromatas, tanto no campo visual

superior quanto no inferior. Os resultados negativos (maioria) são para aqueles que apresentaram maior latência para o preenchimento a 4,5°.

Observou-se adicionalmente que o declínio centro periferia nos tricromatas foi mais acentuado para o canal de oponência azul/amarelo do que para o vermelho/verde ($p < 0,01$).

Discussão parcial:

Baseados em dados publicados na literatura (Curcio et al., 1990; Curcio e Allen, 1990) avaliou-se a densidade de cones e de células ganglionares nas excentricidades adotadas em todos os experimentos (quadro 1). Notar que de 4,5° para 10,5° existe uma redução na densidade de cones em aproximadamente 50%, e de células ganglionares em 80%, o que justifica o declínio de sensibilidade, de um modo geral, entre essas duas posições.

Excentricidade	4,5° (terceiro exp)	6° (segundo exp)	9° (primeiro exp)	10,5° (terceiro exp)
N° cones/mm ² *	14.600(V)	11.800(V)	8.700(V);10.000(H)	7.500(V)
N° cel.gg/mm ² **	21.200(V)	13.900(V)	6.300(V);9.500(H)	4.300(V)

Quadro 1: Média do número de cones e de células ganglionares por mm² de retina humana nas excentricidades adotadas em nossos experimentos. Dados publicados por Curcio et al, 1990* e Curcio e Allen, 1990**. O valor “V” é a média dos valores da área superior e da inferior, enquanto que “H” é a média da nasal e da temporal.

O declínio centro-periferia da sensibilidade para cores varia de acordo com o canal de oponência. A visão de cores em primatas do velho mundo e humanos possui dois sistemas de oponência cromática: um é formado pela diferença entre cones L e M (canal verde/vermelho) e o outro pela diferença entre cones S e a combinação de L e M (canal azul/amarelo). A alta densidade de cones L e M em área foveal torna essa área

especializada em oponência verde/vermelho, o que se reduz rapidamente quando se afasta da área central. Já os cones S estão ausentes no 0,35° central da fóvea, concentram-se a 1° e a redução de densidade centro/periferia não é tão acentuada quanto a que se observa para cones L e M (Curcio et al., 1990). Essas observações morfológicas são comprovadas em experimentos psicofísicos (Mullen e Kingdom 2002).

Os dicromatas possuem dois tipos de cones, S e L (deutans) ou S e M (protans) e possuem apenas o canal de oponência cromática azul/amarelo. A distribuição de cones S nos dicromatas é similar à dos tricromatas e o número de cones L ou M é igual à soma dos cones L e M dos tricromatas (Cicerone e Nerger, 1989; Gegenfurtner e Sharpe, 1999).

Em áreas visuais primárias observa-se retinotopia, ou seja, a correspondência de mapeamento de áreas corticais com áreas retinianas. No presente experimento, para cada canal de oponência variou-se apenas a posição do estímulo. Para os tricromatas, se o preenchimento de cor fosse processado principalmente em áreas visuais primárias, teria sido observada maior redução de latência no canal verde/vermelho do que nos canais azul/amarelo e acromático. Entretanto o resultado foi oposto ao esperado, o que sugere a influência de áreas não retinotópicas de córtex visual no preenchimento perceptual de cor.

Na comparação entre dicromatas e tricromatas esperava-se um declínio centro/periferia similar entre os dois grupos para o canal azul/amarelo. Os resultados sugerem que o único canal de oponência cromática dos dicromatas é mais uniformemente distribuído no seu campo visual, especialmente o campo superior.

Concluiu-se que: (i) O preenchimento perceptual mais rápido para objetos mais periféricos encontrado na maioria dos nossos testes corrobora o declínio da oponência do centro para a periferia do campo visual; (ii) O resultado contrário ao do esperado para tricromatas, com maior declínio da latência de preenchimento no sistema de oponência

azul/amarelo (e no acromático) do que no sistema vermelho/verde, sugere que o fenômeno preenchimento de cor é pouco influenciado pelo declínio centro/periferia de oponência cromática; sugere ainda que o preenchimento de cor seja processado em áreas visuais superiores não retinotópicas; (iii) Campos visuais superior e inferior são similares quanto ao declínio centro periferia no preenchimento de cor; (iv) O resultado dos dicromatas no canal azul amarelo sugere que o seu único canal de oponência cromática é mais uniformemente distribuído; (v) A diferença de resposta entre os canais vermelho/verde e azul/amarelo corrobora evidências recentes de que estes são sistemas funcionalmente distintos.

Discussão final:

Embora se tenha obtido resultados estatisticamente significativos através de extensas repetições durante os experimentos, ficou evidente em nossos gráficos a grande variabilidade entre os indivíduos. Em métodos psicofísicos de investigação é esperada essa variabilidade devido à influência de múltiplos fatores. Para experimentos envolvendo fenômenos da área visual com resultados baseados em respostas subjetivas há que se considerar: (i) a variabilidade anatômica de todas as estruturas envolvidas, desde a retina até o córtex visual; (ii) variações individuais quanto à motivação e atenção. Baseados em dados obtidos da literatura (abaixo descritos), concluiu-se que a segunda opção é a mais provável, apesar da conhecida existência de grandes variações anatômicas entre indivíduos.

Na retina humana a contagem de células fotorreceptoras apresenta grande variabilidade nos dois graus centrais, com alguns indivíduos apresentando até três vezes mais cones do que outros (Curcio et al., 1990). No entanto, nas excentricidades adotadas em nossos experimentos, a contagem de cones e de células ganglionares torna-se bastante

homogênea entre indivíduos (Curcio et al., 1990; Curcio e Allen, 1990). Adicionalmente, verificou-se que existe uma correlação anatômica entre o volume de células ganglionares (e consequentemente o nervo óptico) com o corpo geniculado lateral e o córtex estriado (Andrews et al., 1997). Concluiu-se assim, que nas excentricidades adotadas nos presentes experimentos não deve haver variação anatômica significativa entre os indivíduos tricromatas, ao nível do corpo geniculado lateral e do córtex estriado.

A proporção de cones do tipo L em relação ao tipo M nos tricromatas pode variar de 0.6:1 a 12:1 (40% L a 92% L) (Carroll et al., 2000). A exata proporção de cada tipo de cone (S, M e L) nas excentricidades utilizadas nos presentes experimentos é ainda pouco conhecida, sendo que a maioria dos dados disponíveis na literatura mostra estas proporções dentro dos dois graus centrais, onde os três tipos de cones aparecem distribuídos de forma aleatória (Roorda et al., 2001; Hofer et al; 2005). Uma contagem de cones realizada em área parafoveal, a 4° de excentricidade, mostrou proporção L:M de 2:1 (Nerger e Cicerone, 1992). De qualquer modo, existem evidências de que essa variabilidade na proporção L: M não afeta significativamente a discriminação de cores (Roorda e Williams, 1999; Brainard et al., 2000), exceto para estímulos muito pequenos, na faixa de 0,3 minutos de arco (Hofer et al., 2005). Como utilizamos estímulos com 0,4° (=24 minutos de arco) considera-se que os estímulos do experimento 3 foram homogêneos do ponto de vista da cor para os tricromatas. Adicionalmente, existe a possibilidade de uma normalização neural plástica que permitiria ao sistema visual compensar diferenças individuais das proporções de cones L/M e tornar a percepção final uniforme (Pokorny e Smith, 1987; Neitz et al., 2002).

Em se tratando de dicromatas, vários trabalhos indicam que estes possuem um número de cones equivalente ao dos tricromatas (Cicerone e Nerger, 1989; Wesner et al., 1991; Gegenfurtner e Sharpe, 1999). Isso é possível nos casos em que ocorre a substituição

de uma classe de cones por outra. O deuteranopo, por exemplo, não possui cones M, que seriam substituídos por cones L, gerando assim um número total de cones normal, embora acabe com um número muito maior de cones L do que o tricromata. Entretanto, tem sido sugerida a existência de um grupo de aproximadamente 15% dos dicromatas para os quais não há substituição, mas sim a perda de toda uma classe de cones devido a uma mutação gerando fotopigmento não funcional (Carroll et al., 2004). Esses indivíduos não apresentam qualquer perda da função visual, exceto a discriminação de cor. Entretanto não se pode deixar de levantar a hipótese de que essa variação entre indivíduos dicromatas possa influenciar no resultado final do preenchimento perceptual de cores, exceto se houver também para estes casos a suposta normalização neural plástica nivelando a sua percepção final de cores (Neitz et al., 2002).

As variações quanto à atenção durante o experimento e quanto aos critérios individuais na decisão de “preenchido”, são inerentes a esse tipo de experimento. Procurou-se minimizar a influência do fator atenção através da montagem de protocolos de curtíssima duração, que foram repetidos com intervalos de aproximadamente um minuto entre eles, permitindo aos voluntários relaxar e tirar o queixo do apoio entre um protocolo e o seguinte. Todos os voluntários foram instruídos para fixar a cruz central durante o experimento de modo mais estável possível, mas supõe-se que os indivíduos mais dispersos podem ter introduzido considerável variação em nossos resultados.

Se por um lado, a variabilidade individual quanto à capacidade de manter a atenção pode de algum modo dificultar a interpretação dos resultados nos presentes experimentos, um fato curioso é que a atenção é um facilitador para o preenchimento perceptual. De uma maneira geral, a atenção possibilita que estímulos relevantes para uma determinada situação atinjam um grau/nível de processamento maior do que outros estímulos presentes no

ambiente (Posner, 1988). Na presença de mais de um escotoma artificial, aquele no qual o indivíduo concentra sua atenção desaparece mais rapidamente (Lou, 1999). Observou-se que os protocolos muito longos levavam ao aumento significativo da latência de preenchimento, à medida que se aproximava o final do teste, o que provavelmente estava relacionado a uma redução do nível de atenção.

A influência da atenção no processamento da ilusão gerada por cores transparentes neon, foi demonstrada em experimento que comparou áreas de ativação cortical com e sem controle de atenção (Sasaki e Watanabe, 2004). A visualização do efeito neon de modo simultâneo com outra tarefa, ativou apenas a área cortical V1. Por outro lado, o efeito neon sem outra tarefa simultânea gerou ativação das áreas corticais V1, V2, V3/VP, V3A e V4v. Tal diferença indica que o grau de atenção pode causar variações na qualidade e/ou latência do preenchimento perceptual, ao recrutar extensões de áreas corticais muito diferentes.

Os presentes resultados apontam para a influência de áreas corticais superiores não retinotópicas (experimento 3) e após a divisão em vias dorsal e ventral (experimento 2) no processamento do preenchimento perceptual de escotomas artificiais. Esses resultados são corroborados por outros trabalhos presentes na literatura. Em estudo com ressonância magnética funcional durante o preenchimento perceptual de escotoma artificial cinza (Mendola et al., 2006) apresentado nos quadrantes visuais superior e inferior esquerdos, verificou-se significativa redução da ativação nas áreas correspondentes ao escotoma em V1 e V2. Entretanto observou-se aumento na ativação de V3A, V4v, sulco intraparietal, sulco temporal posterior superior, região ventral occipital-temporal e pulvinar, tanto para escotomas do campo superior, quanto para os do campo inferior, sugerindo que o preenchimento perceptual de escotomas artificiais recruta áreas visuais superiores para seu processamento.

Em registro eletrofisiológico do córtex visual V1 e V2 de macacos durante o preenchimento de cores oponentes vermelho/verde (von der Heydt, 2003) verificou-se que as células ativadas para a cor dentro de área cortical correspondente ao escotoma artificial não revertem de acordo com a mudança perceptual induzida pelo preenchimento. Ou seja, para escotoma artificial vermelho e fundo verde, após o preenchimento perceptual a área do escotoma torna-se perceptualmente verde, mas as células de V1 e V2 com campos receptores correspondentes ao escotoma persistem na sinalização da presença da cor vermelha (von der Heydt, 2003). Esse achado corrobora a impressão de que o preenchimento de cor ocorre com grande influência de áreas visuais superiores à área visual primária.

Por outro lado, em extenso trabalho de revisão (Seghier e Vuilleumier, 2006), fica patente que, até o presente momento, não há consenso em relação às áreas corticais responsáveis pelo preenchimento perceptual. Foram compilados vários trabalhos (Seghier e Vuilleumier, 2006) sobre as áreas corticais ativadas durante o processamento visual de contornos ilusórios de Kanizsa. Muitos mostraram ativação de V1 e V2, outros apresentaram V1 e V2 completamente inativas ou ativadas de modo inconsistente. Esses trabalhos compilados por Seghier e Vuilleumier, nos quais se verifica a ativação cortical através da ressonância magnética funcional, apontaram com grande frequência a ativação de áreas visuais superiores tais como o complexo cortical lateral-occipital (LOC) durante a visualização de contornos ilusórios. A área LOC é frequentemente associada ao reconhecimento de objetos e superfícies com bordas estando nesse caso provavelmente relacionada ao reconhecimento global da figura ilusória (Grill-Spector et al., 2001).

Apesar das controvérsias citadas, é provável que todas as áreas corticais estejam de algum modo envolvidas no processamento do preenchimento perceptual, em maior ou

menor grau, dependendo dos parâmetros visuais do objeto preenchido. Esses parâmetros definem as vias iniciais do processamento como a parvocelular, a koniocelular ou a magnocelular, que embora extensamente conectadas entre si ao nível do córtex cerebral, ativam preferencialmente determinados sítios cerebrais.

Conclusões:

- 1) Foi criada linha de pesquisa para avaliação de preenchimento perceptual visual no Laboratório de Neurociências e Comportamento da UnB.
- 2) Foi elaborado software que possibilita a montagem de protocolos, a aplicação de testes e a coleta resultados de experimentos com preenchimento perceptual.
- 3) Existe importante efeito da posição bidimensional do escotoma artificial na latência de preenchimento perceptual.
- 4) Não há influência de variações estereoscópicas na latência de preenchimento perceptual para os valores de disparidade aqui testados.
- 5) A diferença de resposta entre os canais vermelho/verde e azul/amarelo corrobora evidências recentes de que estes são sistemas funcionalmente distintos.
- 6) Dicromatas apresentam em média maior latência de preenchimento perceptual do que os tricromatas em decorrência de sua maior sensibilidade ao brilho.
- 7) Tricromatas apresentam influência de áreas corticais não retinotópicas para o preenchimento de cor.
- 8) Dicromatas possuem seu único canal de oponência de cor (azul/amarelo) mais homoganeamente distribuído no campo visual do que tricromatas.

Referências:

- Andrews, T.J.; Halpern, S.D.; Purves, D. Correlated size variations in human visual cortex, lateral geniculate nucleus, and optic tract. **J. Neurosci.**, v.17, n.8, p.2859-2868, 1997.
- Ankrum, D.R. A Challenge to Eye-Level, Perpendicular-to-Gaze Monitor Placement. **Proceedings of the 13th Triennial Congress of the International Ergonomics Association.**, v.5, p.35-37, 1997.
- Billock, V.A. Very short term visual memory via reverberation: a role for the cortico-thalamic excitatory circuit in temporal filling-in during blinks and saccades? **Vision Res.**, v.37, n.7, p.949-953, 1997.
- Bilodeau, L.; Faubert, J. Isoluminance and chromatic motion throughout the visual field. **Vision Res.**, v.37, n.15, p.2073-2081, 1997.
- Bishop, P.O. Binocular Vision. In: Moses, R.A. (Ed). **Adler's Physiology of the eye clinical application.** 7th edition. St Louis: The C.V. Mosby Company, 1981. p. 575-649.
- Brainard, D.H. et al. Functional consequences of the relative numbers of L and M cones. **J. Opt. Soc. Am. A Opt. Image Sci. Vis.**, v.17, n.3, p.607-614, 2000.
- Breitmeyer, B.; Julesz, B.; Kropfl, W. Dynamic random-dot stereograms reveal up down anisotropy and left-right isotropy between cortical hemifields. **Science**, v.187, p.269-270, 1975.
- Burian, H.M. Stereopsis. **Doc. Ophthalmol.**, v.5, n.6, p.169-183, 1951.
- Caputo, G. Texture brightness filling-in. **Vision Res.**, v.38, p.841-851, 1997.
- Carroll, J. et al. Flicker-photometric electroretinogram estimates of L:M cone photoreceptor ratio in men with photopigment spectra derived from genetics. **J. Opt. Soc. Am. A Opt. Image Sci. Vis.**, v.17, n.3, p.499-509, 2000.

- Carroll, J. et al. Functional photoreceptor loss revealed with adaptive optics: an alternate cause of color blindness. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v.101, n.22, p.8461-8466, 2004.
- Casagrande, VA. A third parallel visual pathway to primate area V1. **Trends Neurosci.**, v.17, n.7, p.305-310, 1994.
- Cicerone, C.M.; Nerger, J.L. The density of cones in the fovea centralis of the human dichromat. **Vision Res.**, v.29, n.11, p.1587-95, 1989.
- Cunha, J.F. **Segregação de texturas camufladas por cor em indivíduos dicromatas e tricromatas**. 2005. Dissertação (Mestrado) - Biologia Animal, UnB, Brasília DF.
- Curcio, C.A.; Allen, K.A. Topography of ganglion cells in human retina. **J. Comp. Neurol.**, v.300, p.5-25, 1990.
- Curcio, C.A. et al. Human photoreceptor topography. **J. Comp. Neurol.**, v.292, p.497-523, 1990.
- Curcio, C.A. et al. Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry. **Science**, v.236, p.579-581, 1987.
- Danckert, J.; Goodale, M.A. Superior performance for visually guided pointing in the lower visual field. **Exp. Brain Res.**, v.137, p.303-308, 2001.
- Daniel, P.M.; Whitteridge D. The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. **J. Physiol.**, v.159, p.203-221, 1961.
- Davey M.P., Maddess T., Srinivasan M.V. The spatiotemporal properties of the Craik-O'Brien-Cornsweet effect are consistent with 'filling-in'. **Vision Res.**, v.38, n.13, p.2037-46, 1998.
- Déruaz, A. et al. Can fixation instability improve text perception during eccentric fixation in patients with central scotomas? **Br. J. Ophthalmol.**, v.88, p.461-463, 2004.

- De Weerd, P. et al. Responses of cells in monkey visual cortex during perceptual filling-in of an artificial scotoma. **Nature**, v.377, p.731-734, 1995.
- De Weerd, P.; Desimone, R.; Ungerleider, L.G. Perceptual filling-in: a parametric study. **Vision Res.**, v.38, p.2721-2734, 1998.
- Domini, F.; Blaser, E.; Cicerone, C.M. Color-specific depth mechanisms revealed by a color-contingent depth aftereffect. **Vision Res.**, v.40, p.359-364, 2000.
- Fiorani Jr., M. et al. Dynamic surrounds of receptive fields in primate striate cortex: a physiological basis for perceptual completion? **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v.89, p.8547-8551, 1992.
- Friedman, H.S.; Zhou, H.; von der Heydt, R. Color filling-in under steady fixation: Behavioral demonstration in monkeys and humans. **Perception**, v.28, p.1383-1395, 1999.
- Fukushima, S.; Faubert, J. Perceived length in the central visual field: Evidence for visual field asymmetries. **Vision Res.**, v.41, p.2119-2126, 2001.
- Gawryszewski, L.G. et al. Movements of attention in the three spatial dimensions and the meaning of "neutral" cues. **Neuropsychologia**, v.25, p.19-29, 1987.
- Gegenfurtner, K.R.; Sharpe, L.T. **Opsin genes, cone photopigments, color vision, and color blindness**. In: Color vision. 1sted. Cambridge University Press, 1999.
- Genzano, V.R.; Di Nocera, F.; Ferlazzo, F. Upper/lower visual field asymmetry on a spatial relocation memory task. **Neuroreport** v.12, p.1227-1230, 2001.
- Gomes U.R., Pessoa D.M.A., Tomaz C., Pessoa V.F. A reevaluation of color vision perception in the capuchin monkey *Cebus apella*. **Behav. Brain Res.**, v.129, p.153-157, 2002.

- Gomes, U.R. et al. Influence of stimuli size on color discrimination in capuchin monkeys. **Am. J. Primatol.**, v.67, p.437-446, 2005.
- Goodale, M.A.; Milner, A.D. Separate visual pathways for perception and action. **Trends Neurosci.**, v.15, n.1, p.20-25, 1992.
- Grill-Spector, K.; Kourtzi, Z.; Kanwisher, N. The lateral occipital complex and its role in object recognition. **Vision Res.**, v.41, p.1409–1422, 2001.
- Hendry, S.H.C.; Yoshioka, T. A neurochemically distinct third channel in macaque dorsal lateral geniculate nucleus. **Science**, v.264, p.575–77, 1994.
- Hendry, S.H.; Reid, R.C. The koniocellular pathway in primate vision. **Annu. Rev. Neurosci.**, v.23, p.127-53, 2000.
- Hofer, H. et al. Organization of the human trichromatic cone mosaic. **J. Neurosci.**, v.25, n.42, p.9669-9679, 2005.
- Hofer, H.; Singer, B.; Williams, D.R. Different sensations from cones with the same photopigment. **J. Vision**, v.5, n.5, p.444-454, 2005.
- Horton, J.B.; Hoyt, W.F. The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. **Arch. Ophthalmol.**, v.109, p.816-824, 1991.
- Hubel, D.H.; Wiesel, T.N. Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in Rhesus monkeys. **Proc. Natl. Acad. Sci. U S A**, v.55, n.6, p.1345–1346, 1966.
- Kaas, J.H. et al. Patterns of retinal terminations and laminar organization of the lateral geniculate nucleus of primates. **J. Comp. Neurol.**, v.182, p.517–54, 1978.
- Kanski, J.J. Glaucoma. In: Kanski, J.J. (Ed). **Clinical ophthalmology, a systematic approach**. 2nd ed. Butterworth Heinemann, 1989. p.182-231.

- Kitterle, F.; Christman, S.; Hellige, J. Hemispheric differences are found in the identification, but not detection, of low vs. high spatial frequencies. **Perception and Psychoph.**, v.48, p.297-306, 1990.
- Komatsu, H.; Kinoshita, M.; Murakami I. Neural responses in the retinotopic representation of the blind spot in the macaque V1 to stimuli for perceptual filling-in. **J. Neurosci.**, v.20, p.9310-9319, 2000.
- Krauskopf, J. Effect of retinal image stabilization on the appearance of heterochromatic targets. **J. Opt.Soc.Am.**, v.53, p.741-743, 1963.
- Lehman, D.; Meles, H.P.; Mir, Z. Average multichannel EEG potential fields evoked from upper and lower hemi-retina: latency differences. **Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.**, v.43, n.5, p.725-731, 1977.
- Liebmann, S. **Psych.Forsch.** v.9, p.300, 1927. apud Krauskopf, **J. Opt.Soc.Am.**, v.53, p.741-743, 1963.
- Livingstone, M.S.; Hubel, D.H. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. **J. Neurosci.**, v.7, p.3416-3468, 1987.
- Lou, L. Selective peripheral fading: evidence for inhibitory sensory effect of attention. **Perception**, v.28, n.4, p.519 – 526, 1999.
- Manning, M.L. et al. Detection threshold differences to crossed and uncrossed disparities. **Vision Res.**, v.27, n.9, p.1683-1686, 1987.
- Martinez, A. et al. Hemispheric asymmetries in global and local processing: evidence from fMRI. **Neuroreport**, v.8, p.1685–89, 1997.
- Mendola, J.D. et al. fMRI Measures of perceptual filling-in in the human visual cortex. **J. Cogn. Neurosci.**, v.18, n.3, p.363-75, 2006.

- Morgan, M.J.; Adam, A.; Mollon, J.D. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. **Proc. R. Soc. Lond. B**, v.248, p.291-295, 1992.
- Mullen, K.T.; Kingdom, F.A.A. Differential distributions of red-green and blue-yellow cone opponency across the visual field. **Visual Neurosci.**, New York, v.19, p.109-118, 2002.
- Murakami I., Komatsu H., Kinoshita M. Perceptual filling-in at the scotoma following a monocular retinal lesion in the monkey. **Visual Neurosci.**, New York, v.14, p.89-101, 1997.
- Mustillo, P. Binocular mechanisms mediating crossed and uncrossed stereopsis. **Psychol. Bull.**, v.97, n.2, p.187-201, 1985.
- Neitz, J. et al. Color perception is mediated by a plastic neural mechanism that is adjustable in adults. **Neuron**, v.35, p.783-792, 2002.
- Nerger, J.L.; Cicerone C.M. The ratio of L cones to M cones in the human parafoveal retina **Vision Res.**, v.32, n.5, p.879-888, 1992.
- Nerger, J.L.; Piantanida, T.P.; Larimer J. Color appearance of filled-in backgrounds affects hue cancellation, but not detection thresholds. **Vision Res.**, v.33, p.165-172, 1993.
- Paradiso, M.A.; Nakayama, K. Brightness perception and filling-in. **Vision Res.**, v.31, p.1221-1236, 1991.
- Perry, V.H.; Oehler, R.; Cowey, A. Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. **Neuroscience**, v.12, n.4, p.1101-23, 1984.
- Pessoa, L.; Neumann, H. Why does the brain fill in? **Trends Cogn. Sci.**, v.2, n.11, p.422-424, 1998.

- Pessoa, L.; Thompson, E.; Noe A. Finding out about filling in: a guide to perceptual completion for visual science and the philosophy of perception. **Behav. Brain Res.**, v.21, p.723-802, 1998.
- Pokorny, J.; Smith, V.C. L/M cone ratios and the null point of the perceptual red/green opponent system. **Die Farbe**, v.34, p.53–57, 1987.
- Posner, M.I. Structures and functions of selective attention. In: Boll, T.; Bryant, B. (Eds) **Clinical Neuropsychology and Brain Function: Research, Measurement and Practice.**, American Psychological Association, 1988. p.169-302,
- Previc, F.H. Functional specialization in the lower visual fields in humans: its ecological origins and neurophysiological implications. **Behav. Brain. Sci.**, v.13, p.519-575, 1990.
- Previc, F.H.; Blume, J.L. (1993) Visual search asymmetries in three-dimensional space. **Vision Res.**, v.33, p.2697-2704, 1993.
- Previc, F.H.; Neagele, P.D. Target-tilt and vertical-hemifield asymmetries in free-scan search for 3-D targets. **Percept. Psychophys.**, v.633, p.445-457, 2001.
- Ramachandran, V.S.; Gregory, R.L. (1991) Perceptual filling in of artificially induced scotomas in human vision. **Nature**, v.350, p.699-702, 1991.
- Ramachandran, V.S. The blind spot. **Scientific Am.**, v.266, n.5, p.86-91, 1992.
- Ramachandran, V.S.; Gregory, R.L.; Aiken, W. Perceptual fading of visual texture borders **Vision Res.**, v.33, p.717-721, 1993.
- Riggs, L.A et al. The disappearance of steadily fixated visual test objects. **J. Op. Soc. Am.**, v.43, p.495-501, 1953.
- Roorda, A.; Williams, D.R. The arrangement of the three cone classes in the living human eye. **Nature**, v.397, p.520-522, 1999.

- Rubin, N.; Nakayama, K.; Shapley, R. Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper visual hemifields. **Science**, v.271, p.651-653, 1996.
- Safran, A.B.; Landis, T. The vanishing of the sun: A manifestation of cortical plasticity. **Surv Ophthalmol.**, v.42, p.449-451, 1998.
- Sakaguchi, Y. Target/surround asymmetry in perceptual filling-in. **Vision Res.**, v.41, p.2065-2077, 2001.
- Sakaguchi, Y. Visual field anisotropy revealed by perceptual filling-in. **Vision Res.**, v.43, n.19, p.2029-2038, 2003.
- Sasaki, Y.; Watanabe, T. The primary visual cortex fills in color. **Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.**, v.101, n.52, p.18251-18256, 2004.
- Sdoia, S.C.A.; Couyoumdjian, A.; Ferlazzo, F. Opposite visual field asymmetries for egocentric and allocentric spatial judgments. **Neuroreport**, v.15, n.8, p.1303-1305, 2004.
- Seghier, M.L.; Vuilleumier P. Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours. **Neurosci. Biobehav. Rev.**, In Press, Corrected Proof, Available online 2 February 2006.
- Sereno, M.I. et al. Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. **Science**, v.268, p.889-893, 1995.
- Sharpe, L.T. et al. Advantages and disadvantages of human dichromacy. **J. Vision.**, v.6, p.213-223, 2006.
- Sincich, L.C.; Horton, J.C. The Circuitry of V1 and V2: integration of color, form, and motion. **Ann. Rev. Neurosci.**, v.28, p.303-326, 2005.
- Siderov, J.; Harweth, R.S.; Bedell H.E. Stereopsis, cyclovergence and the backwards tilt of the vertical horopter. **Vision Res.**, v.39, p.1347-1357, 1999.

- Smith, V.; Pokorny, J. Large-field trichromacy in protanopes and deuteranopes. **J.Opt.Soc.Am.**, v.67, p.213-220, 1977.
- Stürzel, F.; Spillmann L. Texture fading correlates with stimulus salience. **Vision Res.**, v.41, p.2969-2977, 2001.
- Troxler, D. Über das Verschwindern gegebener Gegenstände innerhalb unsers Gesichtskrcises. Ophthalmologisches Bibliothek, Vol. II. Edited by K. Himley and J. A. Schmidt. Jena: Fromann, p.51-53, 1804. apud Lou, **Perception**, 28(4): 519 – 526, 1999.
- Van Essen, D.C.; Anderson, C.H.; Felleman, D.J. Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. **Science**, v.255, p.419-423, 1992.
- Verhulst, S.; Maes, F.W. Scotopic vision in colour-blinds. **Vision Res.**, v.38, p.3387-3390, 1998.
- von der Heydt, R.; Friedman, H.S.; Zhou, H. Searching for the neural mechanism of color filling-in. In: Pessoa, L.; De Weerd, P. **Filling-in: from perceptual completion to cortical reorganization**, 2003. 1st edition. Oxford: USA. p.106-127.
- Welchman, A.E.; Harris, J.M. Filling-in the details on perceptual fading. **Vision Res.**, v.41, p.2107-2117, 2001.
- Welchman, A.E.; Harris, J.M. Is neural filling-in necessary to explain the perceptual completion of motion and depth information? **Proc. R. Soc. Lond. B.**, v.270, p.83-90, 2003.
- Wesner, M. et al. Foveal cone detection statistics in color-normals and dichromats. **Vision Res.**, v.31, p.1021–1037, 1991.
- Wurtz, R.H.; Kandel, E.R. Central visual pathways. In: Kandel, E.R.; Schwartz, J.H.; Jessell, T.M. (Eds). **Principles of neural science**. 4thed. McGraw-Hill, 2000. p. 523-547.

Fontes consultadas:

Associação Brasileira de Normas Técnicas: Informação e documentação: referências - elaboração NBR 6023. Rio de Janeiro, 2002.

Portal Periódicos (CAPES) – O Portal Brasileiro da Informação Científica (<http://www.periodicos.capes.gov.br/portugues/index.jsp>).

PubMed – A service of the National Library of Medicine and the National Institutes of Health (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi>).

Anexo 1

Termo de consentimento livre e esclarecido assinado por todos voluntários participantes:

**Universidade de Brasília
Programa de Pós Graduação em Biologia Animal
Laboratório de Neurociências e Comportamento**

Termo de consentimento livre e esclarecido:

Título do projeto: “Efeitos do estímulo magnético transcraniano no preenchimento perceptual em tricromatas e dicromatas”

Pesquisadora: Doutoranda Márcia Furukawa Couto. Telefone: 9971-4050

Orientador: Professor Valdir Filgueiras Pessoa. Telefone: 3370-2175

Co-orientador: Professor Joaquim Pereira Brasil-Neto

Eu, _____,
_____ anos, abaixo assinado(a), declaro que participo voluntariamente neste projeto de pesquisa. Declaro ter lido ou ouvido o presente documento. Compreendi que:

- 1) Farei testes olhando para a tela do computador.
- 2) Durante os testes apertarei a tecla “enter” no teclado do computador, cada vez que perceber que desaparece um objeto que está sendo mostrado na tela.
- 3) O preenchimento perceptual é um fenômeno que ocorre naturalmente no sistema visual. Possuímos um ponto cego, no campo visual correspondente à entrada do nervo óptico no globo ocular. Esse ponto é constantemente preenchido com os padrões de cor, brilho e textura das áreas circunjacentes, de tal modo que raramente percebemos a presença do mesmo. Em situações artificiais é possível reproduzir o preenchimento em áreas do campo visual situadas fora do ponto cego, como será mostrado na primeira fase do experimento. Basta fixar a imagem que será apresentada no computador, que em poucos segundos o fenômeno fica evidente.
- 4) Posteriormente, se eu desejar, poderei ser informado(a) sobre o resultado desta pesquisa.
- 5) Tenho a garantia do sigilo de meus dados pessoais, e a liberdade de interromper ou retirar esse consentimento em qualquer fase da pesquisa, se assim o decidir.

Voluntário(a): _____

Pesquisadora: _____

Testemunha: _____

Brasília, ____ / ____ / ____

Anexo 2

Aprovação do projeto de pesquisa emitido pelo Comitê de Ética de Pesquisa da FS/UnB:



*Universidade de Brasília
Faculdade de Ciências da Saúde
Comitê de Ética em Pesquisa – CEP/FS*

PROCESSO DE ANÁLISE DE PROJETO DE PESQUISA

Registro do Projeto: 008/2002

Título do Projeto: *“Efeitos do estímulo magnético transcraniano no preenchimento perceptual em tricomas e dicromatas”.*

Pesquisador Responsável: Márcia Furukawa Couto

Data da Entrada: 01/03/2002

Com base nas Resoluções 196/96, do CNS/MS, que regulamenta a ética da pesquisa em seres humanos, o Comitê de ética em Pesquisa da Faculdade de Ciências da Saúde da Universidade de Brasília, após análise dos aspectos éticos e do contexto técnico-científico, resolveu **APROVAR AD REFEREDUM** o projeto 008/2002 com o título: *“Efeitos do estímulo magnético transcraniano no preenchimento perceptual em tricomas e dicromatas”.*

O pesquisador responsável fica, desde já, notificado da obrigatoriedade da apresentação de relatório sucinto e objetivo sobre o desenvolvimento do Projeto, no prazo de 1(um) ano a contar da presente data (item VII.13 da Resolução 196/96).

Brasília, 18 de maio de 2002

Prof. Volnei Garrafa
Coordenador do CEP –FS/UnB

Campus Universitário Darcy Ribeiro
Faculdade de Ciências da Saúde
Cep: 70.910-900

Tel: 307-3229/2113

Anexo 3

Artigo 1

Submetido à revista: Arquivos Brasileiros de Oftalmologia, aguardando resposta.

Perceptual filling-in of stereoscopically presented targets.

Preenchimento perceptual de estímulos estereoscópicos

Márcia Furukawa Couto¹

Valdir Filgueiras Pessoa²

Trabalho desenvolvido como parte de tese de doutorado na Universidade de Brasília (UnB), no laboratório de Neurociências e Comportamento, Ciências Fisiológicas, Departamento de Biologia Animal.

¹ Doutoranda do Departamento de Biologia Animal, Universidade de Brasília (UnB), Especialista em Oftalmologia pelo Conselho Brasileiro de Oftalmologia (CBO).

² Professor Adjunto da Universidade de Brasília (UnB), Doutor em Neurociências pela University of London.

Endereço para correspondência: Márcia Furukawa Couto, MSPW Quadra 26, Conj. 7, Casa 1. Brasília DF, CEP 71745-607
e-mail: mcouto@linkexpress.com.br

Abstract:

Purpose: To investigate the influence of parametric variation on the filling-in latency of stereoscopically presented stimuli. **Methods:** Anaglyphs were created using two circular patches of 0.3° diameter, 0.5° disparity and 6° eccentricity from fixation point. Targets were presented at the visual field midline, 90° and 270° positions, with crossed and uncrossed disparity. The time elapsed for disappearance of the target under voluntary steady fixation was computed. Eighteen subjects tested. **Results:** There was no significant difference between crossed and uncrossed disparities, nor between near or far from the vertical horopter line. The significant difference was between upper and lower visual field positions. **Conclusion:** The results show that: (i) stereoscopic presentation does not influence the target filling-in latency; (ii) differences between dorsal and ventral visual stream might influence target filling-in latency.

Keywords: perceptual filling-in, stereoscopic, crossed disparity, uncrossed disparity

Introduction:

Perceptual filling-in is a strategy used by the brain to deal with undersampled or blind regions of the visual field, the scotomas. Natural scotomas are generated by anatomical structures like the optic nerve head and retinal blood vessels; acquired scotomas can appear after retinal and/or central neural lesions. Usually these blind areas are not perceived by individuals because their visual system fills in the visual pattern found from their surrounding areas¹⁻².

It is possible to create an ‘artificial scotoma’ by insertion of a small peripheral target on a display with a twinkling pattern of dots. Ramachandran and Gregory³ reported that after a few seconds of central steady fixation, the target disappears. This effect is similar to Troxler fading, the tendency for small stationary objects in the peripheral visual field to disappear completely on steady prolonged fixation.

The literature has examined the effect of many stimulus parameters on perceptual filling-in of artificial scotomas including brightness, contrast, target size, color, shape and eccentricity. De Weerd et al.⁴ found that filling-in latency depends on: (i) the total target cortical projection area, occurring faster for more peripheral and smaller ones; and on (ii) the length of the boundary of target cortical projection, reflecting the time required for figure-ground segregation to fail. Friedman et al.⁵ found that filling-in is faster for colored circles with blurred than with sharp edges. Welchman and Harris⁶ found longer time to fade as they increased motion speed to dots at the target surroundings. Sakaguchi⁷ studied target/surround contrast and found: (i) faster filling-in for less contrast; and (ii) an asymmetry when exchanging the target and surrounding properties, with facilitated filling-in when the target was brighter than the surrounding areas.

On the other hand, Welchman and Harris⁸ investigated the influence of degrading the target’s border on filling-in and found no difference of TFLs between the levels of blur. They also managed to blur the borders of depth targets creating a cloud of different depths, and found no significant effect of this change on TFLs. These results suggest that filling-in phenomenon might be not influenced by some visual parameters.

We will be investigating whether filling-in latency is differentially affected by presenting stereoscopic targets. Stimuli with crossed disparity gives to the viewer the

feeling of closer targets as opposed to uncrossed disparity which makes them seem farther. Furthermore, stereoscopic stimuli with crossed disparity are easier to detect than the ones with uncrossed disparity at all visual field positions ⁹, especially in the lower field ¹⁰. Psychophysical and electrophysiological studies provide evidence that crossed and uncrossed disparities may be processed by separate neural pools or classes of cells that have: (i) different sensitivities; (ii) different spatial properties; and (iii) perhaps different temporal constants ¹¹. Considering the differences listed above, and that targets situated closer to the observer might take longer latencies to fade than farther ones, we expect longer target filling-in latencies (TFLs) for stereoscopic targets with crossed disparity than with uncrossed disparity.

The vertical horopter is another aspect of stereoscopic processing which might influence the TFLs. The vertical horopter is generally recognized as having a backwards tilt passing through the fixation point and a point near the feet of the observer. It is defined by a line in the space which has the lowest stereo-threshold and is attributed to a shear in retinal correspondence in the vertical meridian and/or torsional eye movements ¹². The tilt decreases from an average of 12° at 2 m to 3° at 50 cm, with some variability amongst observers ¹² and has been used by computer monitor screens and eye glass industries to improve users comfort ¹³. In addition, there are evidences of functional specialization of the upper and lower visual fields, yielding better peripersonal (or crossed disparity) processing at the lower field, and better extrapersonal (or uncrossed disparity) processing at upper field ¹⁴. At the upper visual field the stimulus with uncrossed disparity is nearer the vertical horopter than the one with crossed disparity. At the lower visual field the stimulus with crossed disparity is nearer the vertical horopter than the one with uncrossed disparity. We will compare TFLs from stimuli situated nearer and farther from the vertical horopter.

Methods:**Subjects:**

Eighteen trichromats were selected, seven males and eleven females including the author M.C., with stereoacuity of 50 seconds of arc or better and normal corrected near visual acuity. The age range was 18 to 50 years. All subjects gave their informed consent. The Brasília University's Human Research Ethics Committee has approved this protocol, which has adhered to the tenets of the Declaration of Helsinki. All subjects, except the author, were naive to the purpose of the experiment.

Apparatus and stimuli:

Stimuli were generated by an IBM compatible personal computer, equipped with Matlab software and presented on a 17-inch color monitor (Samsung Sync Master 753 DFX).

A black cross in the center of the screen was used for voluntary fixation on every trial. Anaglyphs were created using two circular patches, one blue (CIE $x=0.238$, $y=0.233$) and one orange (CIE $x=0.359$, $y=0.470$), both with 0.3° diameter, 0.5° disparity. Blue filter (band-pass 420 to 475 nm) was used at the right eye; orange filter (band-pass 616 to 627 nm) at the left eye, to produce stereo-stimuli. Patches were presented at 6° of eccentricity from central fixation cross, on a uniform gray background (36cd/m^2). The 6° eccentricity was chosen due to diplopia elicited for more eccentric stereo-stimuli and much longer filling-in latencies for targets closer to the center. Although the eccentricity that we use is outside parafoveal area, it is close enough to guarantee good stereoacuity¹⁵.

Targets were presented at the visual field midline, at 90° and 270°. Crossed and uncrossed disparities were used. A black cross in the center of the screen was used for fixation. Subjects performed a total of 32 trials for each target possibility.

Procedure:

Subjects were kept under scotopic conditions 5 minutes prior to testing to produce uniform adaptation status at the beginning of the experiment. They were positioned at 57 cm from the screen with chin rest; the experiment was run in a dark room.

The subjects were asked to maintain voluntary steady fixation at the central cross and were instructed to press “enter” on the computer keyboard as soon as they realized the target had faded. They were allowed to blink normally. The time between stimulus onset and the subject’s response was recorded as the target filling-in latency (TFL).

Each trial was preceded by a gray screen, without the target, lasting 2 seconds in order to eliminate afterimage of the previous stimulus. Due to the characteristics of the stimuli, all experiments were performed binocularly.

Each experimental session took approximately 1 hour.

Statistical analysis:

Data are expressed as the filling-in latency mean \pm SEM and are statistically analyzed by two way ANOVA. The significance level is set to 5%; null hypothesis is that there is no effect of target position on the TFL results.

Results:

TFL results are analyzed for two main aspects: (i) visual field position; and (ii) the stereoscopic parameters (disparity type and proximity to vertical horopter line). Two way ANOVA (i vs. ii) reveals that subjects present a significant difference between upper and lower visual field's TFL ($p < 0.05$, $F_{3,8} = 59.642$). However, no significant difference between stereoscopic parameters is found ($p > 0.05$, $F_{2,6} = 0.259$) nor interaction between factors ($p > 0.05$) (fig 1).

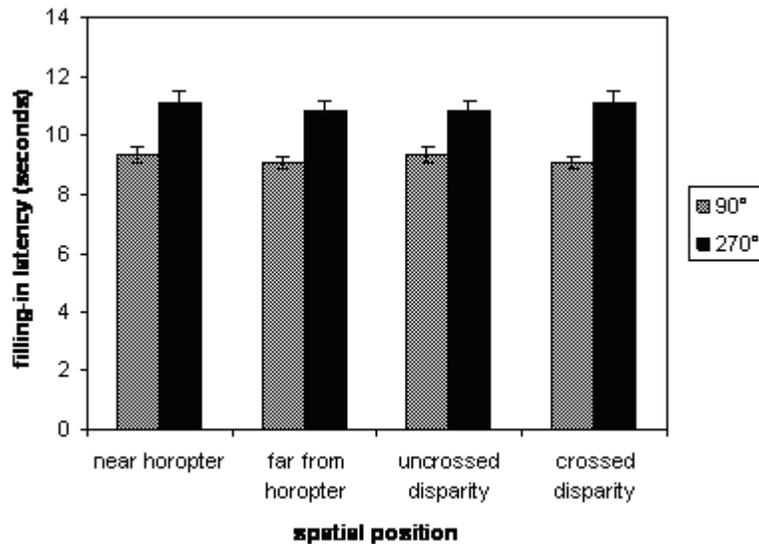


Figure 1: Target filling-in latency data for all subjects showing the comparison between 90° and 270° for: (i) near and (ii) far from the vertical horopter; (iii) crossed and (iv) uncrossed disparity. There is a significant difference between 90° and 270° positions. There are no differences between the stereoscopic parameters. Error bars represent \pm SEM.

Discussion:

In this study we investigate the importance of target spatial presentation on the filling-in latency. Previous parametric studies using the artificial scotoma model indicate that target/surround contrast, eccentricity, size and color variations can facilitate or impair filling-in^{3-7,16-17}. Targets situated closer to the fixation point and with increased size and target/surround contrast take longer time to fade than the smaller and peripheral ones with less contrast.

Despite the differences between crossed and uncrossed disparity processing listed in the introduction, in our experiment the disparity type did not influence TFL. We also compared data pooled as nearer and farther from the vertical horopter, considering that our stimuli were placed at the vertical midline. In our experiments, the upper uncrossed and the lower crossed targets were situated nearer the vertical horopter line than the upper crossed and the lower uncrossed which were situated farther from it. However, no significant difference of TFLs between nearer and farther from vertical horopter was found.

These results indicate that the influence of parametric variation on filling-in phenomenon is limited. If an object situated at the visual periphery becomes invisible by the effect of neural filling-in, it seems mostly influenced by features as its brightness and the size of its cortical projection. Differences elicited by border degradation⁸ or depth variation from the fixation plane exert no significant effect on the time it takes to fill-in, at least on the extent evaluated here.

In our experiment, the significant result was the difference of TFLs between upper and lower visual field position. Couto¹⁸ and Sakaguchi¹⁹ investigated filling-in of a gray target at different polar angles (without depth variation) and also found faster filling-in at

the upper visual field and slower at the lower one, but did not offer an explanation for this difference.

Differences of visual processing between upper (or ventral stream) and lower (or dorsal stream) visual fields might explain our results. It has been proposed that: (i) the ventral visual stream (or upper visual hemifield) plays the major role in the identification of objects, while the dorsal stream (or lower visual hemifield) mediates the required sensorimotor transformations for visually guided actions ²⁰; (ii) there is an upper visual hemifield advantage for allocentric spatial judgments required to a location task and a lower visual hemifield advantage when egocentric spatial judgments are required. Such a double dissociation was interpreted as due to the activity of two separate neural pathways operating specific transformations of visual input for different functional outputs: scene recognition by the ventral pathway of the visual system, and goal directed actions by the dorsal pathway of the visual system ²¹; (iii) EEG occipital scalp field peak much earlier for upper than for lower hemiretinal stimulation ²². Other evidences for asymmetry of the dorsal and ventral portions of the visual system have been presented for different visual parameters. The dorsal visual pathway (lower visual field) is more efficient than the ventral visual pathway (upper visual field) for the majority of the tasks studied. The perception of: (i) illusory contours ²³; (ii) color motion ²⁴; (iii) length judgment ²⁵, are enhanced in the lower visual field. It has been suggested that these functional differences might be related to ecological and evolutionary aspects of the visual system ¹⁴. All these differences may contribute to enhance saliency of targets situated at the lower visual field and consequently delay its fading.

Conclusions

- 1- Stereoscopic parametric variation is not crucial for the neural filling-in processing, in contrast to of target size, eccentricity and brightness.
- 2- The specialization of upper visual field on search and identification tasks, opposed to the specialization of lower visual field on action related tasks, might influence neural filling-in process; these differences could be responsible for a delayed fading of a target or an object placed at the lower visual field, since it is identified and submitted to additional coding process preparing to action purposes such as visually guided reaching and grasping.

Resumo:

Objetivo: Investigar a influência da variação de parâmetros estereoscópicos na latência de preenchimento perceptual de estímulos 3D. **Métodos:** Criados anáglifos com dois discos de $0,3^\circ$ de diâmetro, $0,5^\circ$ de disparidade e 6° de excentricidade do ponto central de fixação. Estímulos foram apresentados na linha central do campo visual, nas posições 90° e 270° , com disparidade cruzada e não cruzada. Registrado o tempo gasto para o preenchimento do estímulo sob fixação estável. Testados dezoito indivíduos. **Resultados:** Não houve diferença significativa entre as disparidades cruzada e não cruzada, nem entre perto e longe da linha do horóptero vertical. Houve diferença significativa entre posição superior e inferior do campo visual. **Conclusão:** Os resultados mostram que: (i) a apresentação estereoscópica não tem influência na latência de preenchimento perceptual (ii) diferenças entre o sistema visual dorsal e ventral podem influenciar a latência de preenchimento perceptual. **Descritores:** Preenchimento perceptual, Estereoscópico, Disparidade cruzada, Disparidade não cruzada.

Acknowledgements:

Supported by CAPES/DAAD/PROBAL 137/02 and FINATEC.

References:

1. Ramachandran V.S. Blind spots. *Sci Am.* 1992; 266: 86-91.
2. Pessoa L., Thompson E., Noe A. Finding out about filling-in: a guide to perceptual completion for visual science and the philosophy of perception. *Behav Brain Sci.* 1998; 21: 65-144.
3. Ramachandran V.S., Gregory R. Perceptual filling-in of artificially induced scotomas in human vision. *Nature* 1991; 350: 699-702.
4. De Weerd P., Desimone R., Ungerleider LG. Perceptual filling-in: a parametric study. *Vision Res.* 1998; 38: 2721-2734.
5. Friedman H.S., Zhou H., Von der Heydt R. Color filling-in under steady fixation: Behavioral demonstration in monkeys and humans. *Perception* 1999; 28: 1383-1395.
6. Welchman A.E., Harris J.M. Filling-in the details on perceptual fading. *Vision Res.* 2001; 41: 2107-2117.
7. Sakaguchi Y. Target/surround asymmetry in perceptual filling-in. *Vision Res.* 2001; 41: 2065-2077.
8. Welchman A.E., Harris J.M. Is neural filling-in necessary to explain the perceptual completion of motion and depth information? *Proc R Soc Lond B.* 2003; 270: 83-90.
9. Manning M.L., Finlay D.C., Neill R.A., Frost B.G. Detection threshold differences to crossed and uncrossed disparities. *Vision Res.* 1987; 27(9): 1683-1686.

10. Breitmeyer B., Julesz B., Kropfl W. Dynamic random-dot stereograms reveal up down anisotropy and left-right isotropy between cortical hemifields. *Science* 1975; 187: 269-270.
11. Mustillo P. Binocular mechanisms mediating crossed and uncrossed stereopsis. *Psychol Bull.* 1985; 97 (2): 187-201.
12. Siderov J., Harweth R.S., Bedell H.E. Stereopsis, cyclovergence and the backwards tilt of the vertical horopter. *Vision Res.* 1999; 39: 1347-1357.
13. Ankrum, D.R. A Challenge to Eye-Level, Perpendicular-to-Gaze Monitor Placement. *Proceedings of the 13th Triennial Congress of the International Ergonomics Association*, 1997; 5: 35-37.
14. Previc F.H. Functional specialization in the lower visual fields in humans: its ecological origins and neurophysiological implications. *Behav Brain Sci.* 1990; 13: 519-575.
15. Burian H.M. Stereopsis. *Doc Ophthalmol.* 1951; 5-6: 169-183.
16. Paradiso M.A., Nakayama K. Brightness perception and filling-in. *Vision Res.* 1991; 31: 1221-1236.
17. Motoyoshi I. Texture filling-in and texture segregation revealed by transient masking. *Vision Res.* 1999; 39: 1285-1291.
18. Couto M.F., Brasil-Neto J.P., Pessoa V.F. Hemifield anisotropy for perceptual filling-in: a comparison between dichromats and trichromats. *ARVO Abstracts, Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2003; 44 (5): Abstract. n.º 1918.
19. Sakaguchi Y. Visual field anisotropy revealed by perceptual filling-in. *Vision Res.* 2003; 43 (19): 2029-2038.
20. Goodale M.A., Milner A.D. Separate visual pathways for perception and action. *Trend Neurosci.* 1992; 15(1): 20-25.

21. Sdoia S.C.A., Couyoumdjian A., Ferlazzo F. Opposite visual field asymmetries for egocentric and allocentric spatial judgments. *Neuroreport* 2004; 15(8): 1303-1305.
22. Lehman D., Meles H.P., Mir Z. Average multichannel EEG potential fields evoked from upper and lower hemi-retina: latency differences. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 1977; 43(5): 725-731.
23. Rubin N., Nakayama K., Shapley R. Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper visual hemifields. *Science* 1996; 271: 651-653.
24. Bilodeau L., Faubert J. Isoluminance and chromatic motion throughout the visual field. *Vision Res.* 1997; 37 (15): 2073-2081.
25. Fukusima S., Faubert J. Perceived length in the central visual field: Evidence for visual field asymmetries. *Vision Res.* 2001; 41: 2119-2126

Anexo 4:**Artigo 2:**

De: João Oliveira [mailto:ultra@ultramarinebr.net]
Enviada em: terça-feira, 21 de março de 2006 21:35
Para: 'Marcia Couto'
Assunto: RES: Revista Neurobiologia

Olá Márcia,
 É com satisfação que informamos que seu artigo foi aceito para publicação na revista Neurobiologia, no exemplar 69 (2) de 2006.
 Um grande abraço e mais uma vez obrigado pela sua colaboração para com nosso periódico,
 João Ricardo

COLOR FILLING-IN: A COMPARISON BETWEEN OPPONENT CHANNELS.

Marcia F. **Couto**^{CA} and Valdir F. **Pessoa**

Laboratorio de Neurociencias e Comportamento, Departamento de Ciências Fisiológicas, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, Brazil.

^{CA} Corresponding author: mcouto@linkexpress.com.br

Abstract

Our purpose is to investigate the effect of target eccentricity on the color filling-in latency. We tested achromatic, red-green and blue-yellow opponency systems and compared the target fading latency (TFL) results between dichromats and trichromats. The trichromats presented a steeper center to periphery TFL decline in both achromatic and blue-yellow experiments as compared to the red-green one. This was interpreted as due to nonretinotopic cortical area influence on color filling-in. The dichromats presented no significant center to periphery TFL difference in the blue-yellow experiment. This result indicates that the dichromats single color opponency system is more evenly distributed across the visual field as compared to the trichromats.

Keywords: color filling-in; visual eccentricity; opponent channels; dichromats; trichromats.

Introduction:

When a small visual stimulus is presented to the periphery of the visual field it fades into the background during steady fixation. This phenomenon is known as Troxler's effect and is used to investigate perceptual filling-in. Ramachandran and Gregory created an experimental model in which a small peripheral target is presented on a display with uniform background [1]. After a few seconds of central fixation, the target disappears. The

filling-in latency varies according to the visual parameters used to construct the image and is usually faster for smaller and more eccentric targets [2]. Differences in visual processing of stimuli from different eccentricities of the human visual field are quite relevant to Neuroscience, as they can elucidate some aspects of the functional organization of the visual brain.

In trichromats, there is a steep decline of red-green opponency from center to periphery, and a more gradual loss observed for blue-yellow opponency [3, 4]. On the other hand, the dichromats have only the blue-yellow opponency but to date, no color field maps are available for this group.

The purpose of this work is to compare color filling-in latency between dichromats and trichromats at two different visual field eccentricities. Achromatic, red-green and blue-yellow opponency systems were tested. We investigate whether the differential distribution of cone opponency across the visual field influences the latency of color filling-in.

Methods:

Subjects:

Twelve trichromats were selected, four males and eight females including the author M.C., with normal corrected near visual acuity. The age range was 18 to 50 years. Nine dichromats were selected, all male, four protans and five deutan, with normal corrected near visual acuity. The age range was 20 to 48 years. All subjects gave their informed consent. The Brasília University's Human Research Ethics Committee has approved this protocol, which has adhered to the tenets of the Declaration of Helsinki. All subjects, except the author, were naive to the purpose of the experiment.

Apparatus and stimuli:

The stimuli were generated by an IBM compatible personal computer, equipped with Matlab software and presented on a 17-inch color monitor (Samsung Sync Master 753 DFX).

The target was a circular patch, 0.4° diameter, presented at 4.5° and 10.5° eccentricities from central fixation point, alternating between 90° and 270° field positions. A black cross in the center of the screen was used for fixation. Each position was tested 36 times. The latency for target disappearance was computed.

Seção 1.01 The red-green opponent system was tested with a red (CIE $x=0.60$, $y=0.32$) target and green (CIE $x=0.26$, $y=0.45$) surroundings. The blue-yellow system was tested with a yellow (CIE $x=0.38$, $y=0.53$) target and blue (CIE $x=0.15$, $y=0.06$) surroundings. All tests were performed with target random brightness variation.

Procedure:

The subjects were kept under scotopic conditions for 5 minutes prior to testing to produce uniform adaptation status at the beginning of the experiment. They were positioned at 57 cm from the screen with chin rest; the experiment was run in a dark room.

The subjects were asked to maintain voluntary steady fixation at the central cross and were instructed to press “enter” on the computer keyboard as soon as they realized the target had faded. They were allowed to blink normally. The time between stimulus onset and the subject’s response was recorded as the target filling-in latency (TFL).

Each trial was preceded by a 2 second duration screen without the target, in order to eliminate afterimage of the previous stimulus. All experiments were performed binocularly.

Results:

Data from groups are expressed as the filling-in latency mean \pm SEM and are statistically analyzed by one way ANOVA. The significance level is set to 1%; null hypothesis is that there is no effect of target position on the TFL results.

Faster periphery TFLs were observed in all experiments. The difference between TFLs from center to periphery was significant ($p < 0.01$) for: (i) both trichromats and dichromats in the achromatic and the red-green experiments; (ii) trichromats in the blue-yellow experiment. There was no significant TFL difference from center to periphery for dichromats in the blue-yellow experiment ($p > 0.01$) (figure 1).

Furthermore, trichromats presented a steeper center to periphery decline in both achromatic and blue-yellow experiments as compared to the red-green one (figure 1).

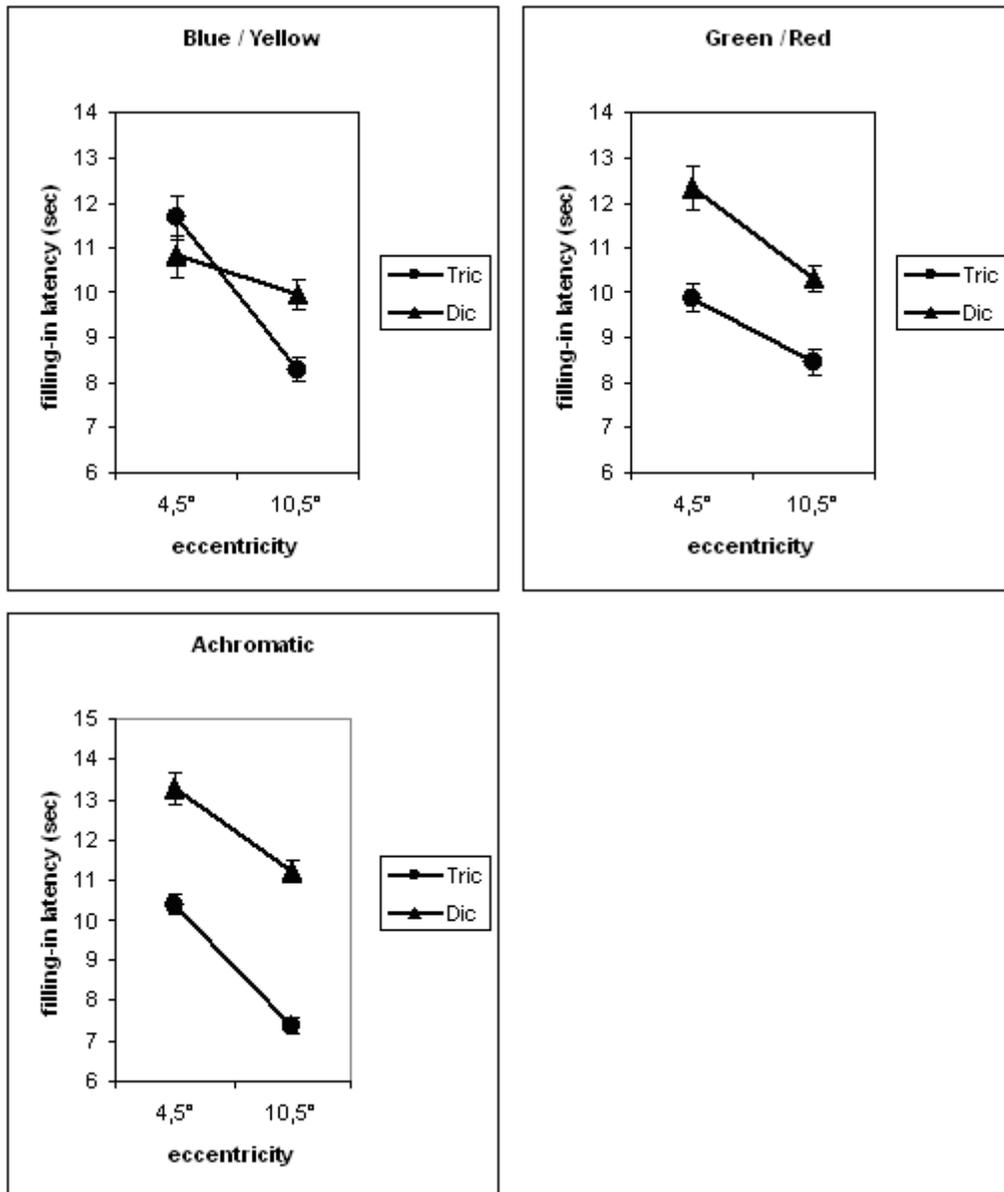


Figure 1: Mean TFL (sec) \pm SEM for trichromats and dichromats at the two eccentricities tested. Significant center to periphery TFL difference ($p < 0.01$) for: (i) both trichromats and dichromats in the achromatic and red-green experiments; (ii) for trichromats in the blue/yellow experiment. There was no significant TFL difference from center to periphery for dichromats in the blue/yellow experiment ($p > 0.01$).

Discussion:

Results of our experiment clearly show the decline of perceptual fading latency from a central to a peripheral target, consistent with a known decline of color vision towards peripheral visual field [5, 6]. Center to periphery color vision decline is attributed to retina cito-architecture [3]. Trichromatic primate color vision is mediated by two cone-opponent processes. The first one is the red-green opponent system which differentiates the L from the M cone outputs and is connected to the parvocellular system. The other one is the blue-yellow which differentiates the S cones from a combination of L and M cones connected to the koniocellular system. The high L and M cone density at the fovea confers a red-green opponency specialization to this area and a steep decline away from it. The S cones are not present at the central 0.35° retina and the center to periphery loss in blue-yellow opponency is more gradual [3, 7]. Dichromats lack L or M cones, and have only the blue-yellow color opponency [8].

The exact cortical location of color filling-in is still controversial. Recent findings with functional MRI experiment have shown that surface color filling-in occurs only in primary visual cortex V1 [9]. However previous study recorded activity of cells in the monkey V1 visual cortex while performing color filling-in, and failed to show the corresponding change of the surface activity [10].

Retinotopic cortical visual areas have a topographical correspondence with the visual field. Color filling-in strictly at retinotopic cortical areas would render a steep red-green and a more gradual blue-yellow center to periphery TFL decline. However the opposite was observed for trichromats, suggesting the influence of nonretinotopic areas on the color filling-in process.

Dichromat's S cone distribution is similar to the trichromat's, and the number of L or M cones equals the sum of trichromat's L and M cones [8]. Consequently we expected a similar blue-yellow center to periphery TFL decline in both groups. Our result suggests that the dichromat's only color opponency channel is more evenly distributed throughout the visual field.

Conclusions:

- 1- Faster TFLs for peripheral targets found in our tests support the decline of color opponency from center to periphery.
- 2- Trichromats presented steeper center to periphery TFL decline with respect to blue-yellow opponency as compared to red-green opponency, which suggests that color filling-in might be processed by higher nonretinotopic brain regions.
- 3- Similar center and periphery TFLs found for dichromats in blue-yellow experiment lead to the conclusion that their only color opponency system is more evenly distributed across the visual field than the trichromats.
- 4- Differences between red-green and blue-yellow results corroborate recent evidences of functionally distinct opponent color systems in human vision.

References:

- 1- Ramachandran V.S., Gregory R. Perceptual filling-in of artificially induced scotomas in human vision. *Nature* 1991; 350:699-702.
- 2- De Weerd P., Desimone R., Ungerleider LG. Perceptual filling-in: a parametric study. *Vision Research* 1998; 38:2721-2734.

- 3- Mullen K.T., Kingdom F.A.A. Differential distributions of red-green and blue-yellow cone opponency across the visual field. *Visual Neuroscience* 2002; 19:109-118.
- 4- Sakurai M., Ayama M., Kumagai T. Color appearance in the entire visual field: color zone map based on the unique hue component. *Journal of the Optical Society of America A* 2003; 20(11):1997-2009.
- 5- Seiple W., Holopigian K., Szlyk J.P., Wu C. Multidimensional visual field maps: Relationships among local psychophysical and local electrophysiological measures. *Journal of Rehabilitation Research & Development* 2004; 41 (3A):359-371.
- 6- Anderson S.A., Mullen, K.T. & Hess, R.F. Human peripheral spatial resolution for achromatic and chromatic stimuli: Limits imposed by optical and retinal factors. *Journal of Physiology* 1991; 442:47-64.
- 7- Curcio C.A., Sloan K.R., Kalina R.E., Hendrickson A.E. Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology* 1990; 292:497-523.
- 8- Gegenfurtner K.R., Sharpe L.T. eds *Color vision*. Cambridge University Press. 1999.
- 9- Sasaki Y., Watanabe T. The primary visual cortex fills in color. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2004; 101 (52):18251-18256.
- 10- Pessoa L., De Weerd P., eds. *Filling-in: From Perceptual Completion to Cortical Reorganization*. Oxford University Press. 2003.