HAMILTON HADDAD JUNIOR

**O EFEITO MODULATÓRIO DE AÇÕES
MOTORAS EM LATÊNCIAS
PERCEPTIVAS VISUAIS**

**Tese apresentada ao Instituto de Ciências
Biomédicas da Universidade de São Paulo, para
a obtenção do Título de Doutor em Ciências
(Fisiologia Humana).**

**São Paulo
2008**

RESUMO

Haddad Jr H. O efeito modulatório da ações motoras em latências perceptivas visuais [Tese]. São Paulo: Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo; 2008.

Organismos são capazes de diferenciar estímulos sensoriais gerados independentemente pelo ambiente dos estímulos causados por sua própria ação no mundo. Esse processo depende de mecanismos neurais e cognitivos que unam suas ações às percepções por elas geradas. Objetivo desse trabalho foi investigar a interação da ação com a percepção visual no domínio temporal. Em cinco experimentos psicofísicos, foi estudado o efeito modulatório da ação no efeito *flash-lag* e em tarefas envolvendo estimativas de intervalos temporais. Nossos resultados mostraram que o planejamento e/ou execução de atos motores voluntários são capazes de reduzir em algumas dezenas de milissegundos as latências com que estímulos visuais são percebidos e também de reduzir as estimativas de intervalos temporais. A redução dessas latências é maior quando a consequência sensorial da ação é apresentada na fóvea, assim como quando existe um atraso entre a ação e o estímulo por ela causado.

Palavras-chave: Percepção visual; Percepção de tempo; *Flash-lag*; Integração sensório-motora

ABSTRACT

Haddad Jr H. The modulation of visual perceptual latencies by motors actions [PhD Thesis]. São Paulo: Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo; 2008.

Organisms are able to distinguish between sensory stimuli from the environment and sensory stimuli they cause. This process depends on neural and cognitive mechanisms that link actions to perceptions generated by these actions. This work aimed to investigate the interaction of action and perception in the temporal domain. In five psychophysical experiments, we have assessed the modulation of action in the flash-lag effect and in tasks involving temporal interval estimations. Our results showed that the planning and execution of a voluntary motor action are capable of reducing both visual perceptual latencies and temporal interval estimations. This reduction increases when the sensory consequences of motor actions are presented on the fovea and when a delay is injected between the action and the stimuli caused by it.

Key words: Visual perception; Time perception; *Flash-lag*; Sensory motor interaction

1 INTRODUÇÃO

1.1 O PROBLEMA

Esse trabalho nasceu da intersecção de dois problemas centrais da percepção. O primeiro deles está na distinção entre estímulos sensoriais gerados pelo ambiente e estímulos gerados como resultado de ações do próprio organismo. Cotidianamente, grande parte de nossos perceptos – se não a maioria deles – é gerada por movimentos voluntários e involuntários que executamos no mundo. Apertamos botões, orientamos a cabeça, movemos nosso olhar, aceleramos o carro, chutamos uma bola, apertamos a mão de alguém: todas essas ações geram estímulos sensoriais que percebemos de volta. Boa parte dos estímulos sensoriais que vemos, ouvimos e sentimos no nosso dia-a-dia é causada por nós mesmos, são resultados de nossas próprias ações. No momento em que esse texto foi escrito, o autor ouvia o barulho de cada tecla sendo digitada, sentia a pressão em seus dedos, e via a letra correspondente aparecendo na tela do computador. Mesmo quem o lê nesse exato momento, faz algo parecido: pequenos e rápidos movimentos sacádicos colocam um pedaço do texto por vez na direção da fóvea para que possam ser lidos. A tarefa aparentemente passiva de ler o texto é, nós sabemos, essencialmente ativa. Cada trecho do texto que lemos foi trazido à fóvea por meio de uma ação.

A despeito do fato de grande parte da estimulação sensorial que recebemos normalmente ser resultado de nossa interação ativa com o ambiente, não é esse tipo de estímulo sensorial que usualmente é utilizado em experimentos psicofísicos dentro do laboratório (**Figura 1**). Classicamente, em um experimento psicofísico, estímulos são apresentados a um observador que deve responder de acordo com instruções recebidas do experimentador. Ele deve responder o mais rapidamente possível, ou comparar o estímulo com outro, ou julgar sua posição, e assim por diante. A apresentação dos estímulos, sejam eles visuais, auditivos ou somestésicos, é feita pelo computador (que é programado pelo experimentador).

Figura 1: Contraste entre perceptos gerados por nossa interação ativa com o ambiente em situações do dia-a-dia (**A**), e em situações experimentais tradicionalmente investigadas no laboratório de pesquisa (**B**) (Modificado de Nitono, 2003).

A motivação principal de nosso trabalho foi investigar as diferenças perceptivas existentes entre estímulos sensoriais gerados por nossas próprias ações (**Figura 1A**) e estímulos sensoriais causados pelo ambiente, independentemente do observador (**Figura 1B**). Como veremos, a literatura descreve diferenças perceptivas entre esses dois tipos de estímulos em vários domínios, como na percepção auditiva, na percepção visual de profundidade e de cor, na somestésica de tato e até de temperatura, para citar algumas. Nosso interesse está focado no domínio temporal. Particularmente, nas diferenças entre as latências perceptivas dessas duas classes de estímulos. Entramos aí no segundo problema: a percepção de tempo.

Nosso mundo perceptivo está inexoravelmente atrasado em relação aos acontecimentos do mundo real. Esse atraso deve-se ao tempo gasto pelo sistema nervoso para a condução e o processamento dos eventos físicos que acontecem no mundo. O intervalo de tempo entre a ocorrência física de um estímulo sensorial e a sua detecção consciente é designado pelo termo **latência perceptiva**. A duração da latência perceptiva de um estímulo depende de sua natureza física, e, conseqüentemente, da modalidade sensorial estimulada. No caso do sistema visual, por exemplo, esse intervalo pode chegar a centenas de milissegundos. A causa dessas latências está intrinsecamente ligada às características biofísicas e bioquímicas dos neurônios e sinapses que constituem as vias visuais, assim como ao arranjo anátomo-funcional formado por esses neurônios. Além disso, uma

latência perceptiva depende de fatores cognitivos mais complexos, como, por exemplo, o estado atencional do indivíduo, o tipo de tarefa na qual ele está engajado, e, como veremos, se ele é o autor ou não dos estímulos sensoriais.

Diante de uma percepção temporalmente defasada, o principal desafio do organismo está na sua interação com o mundo. Sobretudo se concebermos um cenário evolutivo em que ações motoras têm de ser realizadas numa janela temporal muito restrita; o sucesso dessas ações determinará, em última instância, a sobrevivência do organismo. Como executar ações adaptativas – como, por exemplo, nas relações predador/presa – baseadas em percepções temporalmente defasadas. Um problema ainda maior surge quando consideramos estímulos que estão em movimento. Principalmente estímulos móveis com os quais temos de interagir. Em um cenário atual, podemos imaginar uma tarefa simples como atravessar uma rua. Considerando a existência de um atraso perceptivo de 100 milissegundos, um automóvel movendo-se a uma velocidade de 20 m/s (72 km/h) teria sua posição percebida 2 metros atrás da sua real posição. Desnecessário dizer as consequências de tal “erro” perceptivo. Podemos imaginar outras situações, como tarefas de interceptação: rebater uma bola de tênis ou agarrar objetos atirados em nossa direção. Devemos ressaltar que estamos desconsiderando as latências motoras envolvidas no planejamento, início e execução do ato motor. Como, então, somos capazes de realizar tais tarefas? Uma resposta parcimoniosa a esse problema seria a de que aprendemos, ao longo do nosso desenvolvimento em contínua relação com o mundo exterior, a compensar, de diversas maneiras, esses atrasos perceptivos. Aprendemos a “lidar” com esses atrasos. Aprendemos, possivelmente, a utilizar o conhecimento implícito desses atrasos para organizar nossa interação com o mundo.

A intersecção dos dois problemas apresentados acima fornecerá a pergunta central desse trabalho: estímulos auto-gerados possuem a mesma latência perceptivas que estímulos gerados pelo ambiente independentemente do organismo? Veremos, ao longo das próximas seções, que essa pergunta esbarra em outras questões fundamentais envolvidas na percepção humana, como a

origem de mecanismos atencionais, a atribuição de causalidade e agência, além de processos de aprendizado por condicionamento operante.

No percurso desta **Introdução**, apresentaremos com mais detalhes os dois eixos centrais do nosso trabalho. Primeiro, descreveremos evidências experimentais mostrando a influência da ação na percepção (**Seção 1.2**). Depois, apresentaremos alguns estudos sobre latências perceptivas (**Seção 1.3**). Finalmente, abordaremos a influência da ação nessas latências (**Seção 1.4**).

1.2 AÇÃO E PERCEPÇÃO

1.2.1 Percepção Ativa: o papel da ação na percepção

Embora a percepção tenha tradicionalmente sido considerada apenas como o processamento de dados sensoriais, como vimos, ela pode ser concebida como um componente do ciclo ação-percepção. Percepções guiam ações que modificam o mundo (objetos externos ou membros do corpo), que, por sua vez, modificam percepções subsequentes; nesse ciclo, a fronteira entre a percepção e a ação frequentemente se esvai. A maior parte da experiência sensorial de um organismo é obtida com a exploração ativa do mundo: por meio da locomoção, dos movimentos oculares e da cabeça, dos movimentos do tato, etc. Um exemplo manifesto desse fato é a utilização do tato discriminativo – com todos os movimentos exploratórios das polpas digitais – na identificação de um objeto, dentro da modalidade somestésica. Pode-se mesmo conceber o sistema visual, com todos os seus complexos movimentos oculares, da mesma maneira. Em verdade, há autores que defendem que esse modelo somestésico seria a maneira correta de conceber a percepção visual (Nöe, 2004): como uma pessoa cega tateando o espaço, percebendo-o pelo “toque”, não todo de uma vez, mas em pequenos pedaços através do tempo, por meio do movimento.

George Berkeley (1685-1753), na obra *An essay towards a new theory of vision* (1709), chega à conclusão que nosso conhecimento do espaço, de profundidade e das dimensões e solidez dos objetos deve ser adquirido por meio

da combinação das sensibilidades visual, tátil e de nossa movimentação pelo ambiente. Henri Poincaré (1854-1912) realiza observações semelhantes a respeito da importância da ação na percepção espacial, ressaltando que:

(...) Para um ser completamente imóvel, não haveria nem espaço, nem geometria; os objetos exteriores se deslocariam a sua volta em vão, e as variações que suas impressões sofreriam com esse deslocamento não seriam atribuídas por esse ser a mudanças de posição, mas a simples mudanças de estado: esse ser não teria qualquer meio de distinguir esses dois tipos de mudanças, e essa distinção, para nós capital, não teria qualquer sentido para ele (Poincaré, 1905, p. 54).

Um dos problemas enfrentados por esses autores é que, embora o mundo visual de três dimensões seja transformado em uma imagem de duas dimensões na superfície de nossas retinas, somos capazes de obter um rico conhecimento da terceira dimensão (profundidade) pela coordenação dos movimentos de fixação oculares, dos movimentos da cabeça para produzir paralaxe, locomovendo-se para obter um ponto de vista diferente da cena visual e manipulando objetos para melhor identificar sua forma. Esse problema, de determinar a estrutura em 3D do ambiente exterior a partir de imagens retinianas em 2D, é chamado de “problema inverso”, e, como vimos, depende essencialmente de um processo de percepção ativa.

Nos idos de 1960, no MIT, Richard Held realizou uma série de experimentos – que se tornaram clássicos – para investigar o papel de movimentos voluntários no desenvolvimento da percepção de profundidade e na plasticidade do sistema visual (Held, 1965; Held e Freedman, 1963; Held e Hein, 1963). Em um desses experimentos, dois filhotes de gatos eram atados a um carrossel. Um dos gatinhos era preso de modo a poder pisar firmemente no chão; o outro ficava suspenso no ar (**Figura 2A**). Conforme o gatinho que podia tocar o solo andava, ambos se moviam em círculo. Como resultado, eles recebiam estimulação visual idêntica, mas apenas um deles recebia essa estimulação como resultado de movimentos auto-gerados. Os animais eram submetidos a essa tarefa durante o período crítico do desenvolvimento do sistema visual (quando não estavam desempenhando a tarefa, eles eram privados de informação visual, permanecendo no escuro). Como resultado, Held observou que somente o gatinho

que tocava o solo apresentava visão normal de profundidade; o outro apresentava severos déficits visuais e oculomotores. É interessante notarmos que bebês humanos só adquirem algumas habilidades perceptuais, conceituais e de coordenação relacionadas à visão em 3D – como medo de altura, por exemplo – após começarem a engatinhar, comparados a bebês da mesma idade que não engatinham (Bai e Bertenthal, 1992).

Em outro experimento, Held utilizou a capacidade do sistema visual humano de adaptar-se a óculos prismáticos para testar o efeito da ação na percepção. Todos que usam óculos para correção visual sabem que, quando se muda o grau das lentes, a imagem fica um pouco distorcida e incômoda, e que em algumas horas ou dias esse efeito desaparece. O mesmo acontece com os óculos prismáticos. Quando colocados, eles imediatamente distorcem a imagem visual, deixando o mundo de cabeça para baixo, invertendo direita com esquerda ou simplesmente desviando a imagem alguns graus. Assim como acontece com os óculos corretivos, após algumas horas ocorre uma adaptação e os voluntários voltam a ver e interagir com mundo normalmente. Por causa da adaptação, o efeito retorna quando os óculos prismáticos são retirados. Os prismas utilizados por Held nesse experimento tornavam curvas as linhas retas presentes em cenas naturais. Após a retirada dos prismas, essas linhas pareciam curvas na direção oposta. O aparato experimental utilizado por Held consistia em um grande tambor que continha na superfície interior pontos pintados e dispostos aleatoriamente (**Figura 2B**). Esses pontos pareciam os mesmos se olhados com ou sem os prismas – ou seja, a cena não continha barras e curvas, ou quaisquer outras pistas visuais normais. Cada sujeito, antes de colocar os óculos prismáticos e entrar no tambor, era testado na sua percepção de barras verticais retas, indicando quando uma grade de barras apresentada contendo diversas curvaturas era percebida como reta. Então, eles entravam no tambor com os óculos e caminhavam durante meia hora (ativos) ou eram empurrados em um carrinho durante meia hora (passivos). Após esse período, eles retiravam os óculos realizavam novamente o teste com a grade de barras. Sem exceção, os sujeitos

ativos percebiam como curvas as barras que na verdade eram retas, enquanto os sujeitos passivos não percebiam praticamente nenhuma curvatura.

A **B**

Figura 2: Esquema dos experimentos realizados por Richard Held e colaboradores (Modificado de Held, 1965).

Analisando esses e os resultados obtidos em vários outros engenhosos experimentos (para uma revisão, ver Held, 1965), Held demonstrou convincentemente o papel da ação em diversos processos perceptivos. Sua principal conclusão foi que o efeito de adaptação depende da correlação que o SNC estabelece entre os movimentos voluntários com as conseqüências sensoriais dessas ações. Além disso, seus resultados mostraram que a geometria subjetiva do campo visual pode ser alterada por reaferências motoras; isto é, um fator motor está envolvido em um processo tradicionalmente considerado puramente sensorial: a formação de experiências perceptivas. Esse tipo de influência da ação na percepção não é trivial, pois, mais do que determinar os perceptos formados por modificar **externamente** o ambiente ou por mudar o ponto de vista do organismo em relação ao mundo, a ação está influenciando a percepção **internamente**, ou seja, modificando o conteúdo de percepções mesmo na ausência de qualquer outra modificação no mundo. A partir dos trabalhos seminais de Held, uma grande quantidade de dados tem evidenciado o papel da ação em diversos aspectos da percepção de espaço (para uma revisão, ver Wexler e Boxtel, 2005).

Ainda dentro da modalidade visual humana, um campo em que a interação ação-percepção tem sido extensamente estudada é a chamada integração transsacádica. Como citado anteriormente, nossa apreensão do espaço visual ocorre em breves fixações seguidas de rápidos e sucessivos movimentos sacádicos realizados ao longo do tempo (Findley e Gilchrist, 2003 – capítulo 9). Realizamos, em média, três sacadas por segundo. A cada sacada, no entanto, toda a imagem do campo visual é dramaticamente deslocada em nossa retina, fato que normalmente não experienciamos. Além disso, nós também não tomamos consciência do intervalo de tempo – que pode chegar a mais de 100 ms – decorrido durante a realização das sacadas. Essa constância espacial e temporal de nossa experiência visual depende de um preciso mecanismo de correção que combina os movimentos oculares com as aferências externas, e tem sido foco de ampla investigação (para duas revisões abrangentes e atuais, ver Sommer e Wurtz, 2008 e Wurtz, 2008). Um dos primeiros a propor um mecanismo neural

para a constância e estabilidade da percepção visual foi Hermann von Helmholtz (1821-1894). Ele notou que, a despeito do fato da constância do espaço visual ser mantida em situações normais, quando movemos nosso globo ocular artificialmente pressionando-o lateralmente com o dedo, experienciamos um deslocamento da imagem inteira no campo visual. Helmholtz propôs que, ao realizar um movimento ocular voluntário, o SNC enviaria uma cópia desse comando – que ele denominou “esforço da vontade” (*effort of will*) – às áreas sensoriais que receberiam as entradas visuais conseqüentes desse movimento. A comparação dessas duas informações, ausentes no movimento artificialmente gerado com os dedos, permitiria a construção da constância espacial pelo SNC. A idéia de que comandos motores são capazes de influenciar a percepção visual foi levada a diante no século XX sob o rotulo de “cópia eferente” ou “descarga corolária”.

1.2.2 O conceito de Descarga Corolária

Vários autores distinguem dois tipos de entradas sensoriais, ou aferências: **exaferências** e **reaferências** (Gallistel, 1980). Exaferências são entradas sensoriais geradas pelo ambiente externo independentemente dos movimentos do organismo; por exemplo, um objeto em movimento no ambiente ou um objeto que surge repentinamente no campo visual. Reaferências são entradas sensoriais que refletem um movimento gerado pelo organismo. Quando movemos voluntariamente um membro, por exemplo, nosso SNC é constantemente informado sobre a posição desse membro por receptores proprioceptivos e somestésicos ativados pelo próprio movimento. Esse tipo de informação sensorial é uma reaferência: um sinal de retro-alimentação (*feedback*).

No caso do sistema visual, também podemos fazer essa distinção. Há, por exemplo, duas formas da imagem de um objeto no campo visual deslocar-se na retina. Uma é o objeto mover-se no ambiente e a retina permanecer imóvel. A outra é o objeto permanecer imóvel e a retina se mover (**Figura 3**). No primeiro caso, temos uma exaferência; no segundo, uma reaferência. Note-se que o deslocamento da imagem ao longo da retina pode ser exatamente idêntico nos

dois casos, bastando para isso que a velocidade e a amplitude do movimento ocular no segundo caso seja idêntica (porém, em sentido oposto) a do objeto no primeiro caso.

Figura 3: (A) Exemplo de exaferência: deslocamento retiniano da imagem causado pelo movimento do objeto no campo visual. (B) Exemplo de reaferência: deslocamento retiniano da imagem causado pelo movimento ocular.

Um problema resultante desses dois tipos diferentes de entradas sensoriais é: como o organismo sabe se o estímulo que recebeu foi gerado pelo ambiente ou tem como origem seu próprio movimento? Como vimos no exemplo acima, o padrão de estimulação pode ser idêntico em ambos os casos. Imaginemos um outro exemplo: uma minhoca rastejando por túneis debaixo da terra. Conforme ela se movimenta, a superfície do seu corpo é constantemente estimulada pelo contato de sua pele com a terra. No entanto, quando ela está fora da terra, basta um leve toque com nossos dedos para que ela exiba o comportamento de contorcer-se. A pergunta é: como ela “sabe” a diferença entre a fonte dos dois estímulos? Como um organismo “sabe” diferenciar uma exaferência de uma reaferência?

Além de Helmholtz, esse problema foi abordado por diversos pesquisadores no século XIX, como Purkinje, Bell, Hering, Mach, entre outros (ver McCloskey, 1981; Grüsser, 1986). Contudo, foi somente na metade do século XX que dois

grupos de pesquisa forneceram uma resposta neurofisiológica satisfatória. Em 1950, o alemão Erich von Holtz e o americano Roger Sperry, trabalhando de maneira independente, propuseram a seguinte explicação: quando o SNC envia comandos motores para os músculos de um determinado membro ou órgão, ele envia, ao mesmo tempo, uma cópia desse sinal para áreas responsáveis pelo processamento sensorial dessa parte do organismo. Von Holst denominou esse sinal de **cópia eferente** e Sperry o chamou de **descarga corolária** (von Holst e Mittelstaed, 1950; Sperry, 1950). Eles realizaram experimentos investigando o reflexo optocinético em moscas (von Holst) e em peixes (Sperry). Inicialmente, portanto, o conceito de cópia eferente (ou descarga corolária) foi introduzido para explicar o funcionamento do sistema oculomotor (**Figura 4**); mais recentemente, diversos experimentos têm demonstrado a importância desse mecanismo na estabilização e integração da imagem visual ao longo dos movimentos sacádicos (Stark e Bridgeman, 1983; Bridgeman *et al.*, 1994; Jeannerod, 1979; Wurtz, 2008). Todavia, essa idéia logo foi expandida como um princípio essencial do funcionamento dos sistemas sensoriais (**Figura 5**).

Figura 4: Esquema simplificado do funcionamento do sistema oculomotor, ressaltando a *descarga corolária* e a *reaferência*. Não estão mostradas as aferências proprioceptivas vindas da musculatura extrínseca do olho (Modificado de Wurtz e Sommer, 2004).

Por meio da descarga corolária, o organismo poderia diferenciar exaferências de reaferências. Uma entrada sensorial que ocorresse desacompanhada de uma cópia aferente seria considerada pelo sistema sensorial uma exaferência. Já uma entrada acompanhada de uma descarga corolária seria uma reaferência. A descarga corolária forneceria, assim, uma espécie de sinal de referência, utilizada pelo sistema sensorial para comparação de sinais externos. Seria, portanto, fundamental para diversos tipos de processos sensório-motores; em verdade, esse mecanismo tem sido descrito experimentalmente – inclusive em nível celular – em diversas espécies, como insetos (Webb, 2004; Poulet e Hedwig, 2006, 2007), peixes (Bell, 1981, 1989; Caputi, 2004), aves (Troyer e Doupe, 2000) e mamíferos (Cullen, 2004; Kleinfeld *et al.*, 2006), incluindo primatas (Sommer e Wurtz, 2002, 2008; Wurtz, 2008). Uma extensa e atualizada revisão sobre o assunto foi recentemente publicada (Crapse e Sommer, 2008).

Figura 5: Esquema simplificado de um circuito sensório-motor composto de uma via sensorial (abaixo) e uma via motora (acima). As descargas corolárias (mostradas em azul) podem originar-se de diversos pontos da via motora e atingir a diferentes alvos da via de processamento sensorial. Note-se que os órgãos sensoriais podem ser atingidos por 3 diferentes tipos de sinais: exaferências, reaferências e descargas corolárias. Somente em comparação com esta última é que as exaferências e reaferências podem ser distinguidas pelo organismo (Modificado de Crapse e Sommer, 2008).

O conceito de descarga corolária é de particular interesse para o estudo de processos perceptivos por constituir provavelmente o mais simples e anátomo-fisiologicamente explicável exemplo de uma expectativa. Por expectativa, entendemos uma antecipação de algum tipo, um modelo da experiência sensorial que está por vir. Se a experiência que se materializa é compatível com o modelo antecipatório, a expectativa é confirmada; se não, a expectativa é desconfirmada. Possivelmente, processos de geração de expectativa mais elaborados – como, por exemplo, os atencionais – podem originar-se a partir de mecanismos semelhantes. Afinal, a maioria das abordagens neurofisiológicas da atenção a considera como um processo em que áreas precoces do processamento sensorial são, de algum modo, influenciadas (ou pré-ativadas) por regiões superiores (cognitivas ou motoras). Como dito anteriormente, a influência do processamento motor sobre o processamento sensorial da informação é o foco principal desse trabalho.

1.3 TEMPO E PERCEPÇÃO

1.3.1 Latências perceptivas

Atrasos temporais são intrínsecos a todos os processos neurais. A investigação sistemática desses atrasos começou na segunda metade do século XIX, sobretudo após Helmholtz conseguir medir pela primeira vez a velocidade de um impulso nervoso (potencial de ação). A maioria da comunidade científica à época de Helmholtz acreditava que as transmissões nervosa e neuromuscular fossem realizadas por um “princípio nervoso”, um “fluido imponderável”, de velocidade infinita ou tão grande que seria impossível de se medir. Utilizando uma preparação relativamente simples, Helmholtz foi capaz, em 1850, de medir a velocidade de um potencial de ação numa fibra nervosa. Ela era de algumas dezenas de metros por segundo (Haddad, 2007). A importância desses experimentos vai muito além do campo da eletrofisiologia, pois, pela primeira vez, um fenômeno imaterial e etéreo como a transmissão nervosa – normalmente

tratada como manifestações do espírito ou da alma – foi medida com precisão por meio de instrumentos físicos. A partir desses experimentos seminais, a investigação de latências perceptivas tem sido realizada em duas grandes frentes (ambas utilizadas por Helmholtz): uma eletrofisiológica e outra psicofísica.

O arranjo anátomo-funcional de uma via de processamento sensorial determina a extensão de latências fisiológicas. Vários fatores podem adicionar variabilidades ao tempo de condução da informação ao longo de uma via sensorial, tais como o tamanho e diâmetro dos neurônios, o grau de mielinização dos axônios e o número de sinapses. O processamento visual, por exemplo, ocorre em uma sucessão de passos, que envolvem, respectivamente, os fotorreceptores, as células bipolares, as células ganglionares, o núcleo geniculado lateral (NGL) do tálamo, o córtex visual primário (V1) e daí para diversas regiões visuais do córtex. Os métodos de medição eletrofisiológicos aplicados em animais permitem uma determinação precisa das latências envolvidas em cada passo dessa via. Somente na retina e no nervo óptico, atrasos superiores a 10 ms têm sido encontrados (Dreher *et al.*, 1976; Kaplan e Shapley, 1982; Ratliff e Hartline, 1959). Entre o quiasma óptico e o NGL, atrasos de 2-3 ms foram observados (Schiller e Malpeli, 1978). Atrasos entre a estimulação retiniana e respostas observadas em células de V1 de primatas tem sido estimados em 72 ms em média (Maunsell e Gibson, 1992; Raiguel *et al.*, 1989; Schmolesky *et al.*, 1998; para uma revisão, ver Lamme e Roelfsema, 2000). Já regiões hierarquicamente superiores da via visual de macacos, como o córtex temporal inferior, possuem atrasos que variam entre 100 e 200 ms (Lamme e Roelfsema, 2000). Apesar da precisão dessas medidas, sua limitação consiste em saber em que ponto da ativação neural o estímulo realmente tornou-se consciente. Isto é, não há como saber o exato momento que o animal “percebeu conscientemente” o estímulo. Registros eletroencefalográficos em humanos são igualmente possíveis, por meio de potenciais relacionados ao estímulo, medidos de forma não invasiva na superfície do escalpo (e em casos raros, invasivamente, como em pacientes submetidos a neurocirurgias – ver Libet *et al.*, 1979; Libet, 2004). Nesse caso, também, não há como estabelecer uma relação inequívoca entre os instantes de

ocorrência do potencial elétrico medido, da atividade neural geradora desse potencial e da tomada de consciência do estímulo por parte do sujeito (Luck, 2005).

Os métodos psicofísicos podem ser divididos em duas classes: os comparativos (ou discriminativos) e os de tempo de reação. A origem dos métodos comparativos remonta o século XIX, com o trabalho pioneiro de pesquisadores como Wilhelm Wundt (1832-1920) e Edward Titchener (1867-1927). Inspirados por problemas em medidas astronômicas¹, os chamados “experimentos de complicação” se tornaram clássicos nessa época. Nesses experimentos, os participantes eram instruídos a julgar a posição do ponteiro de um relógio no exato instante em que um “clique” (audível) era apresentado. Wundt demonstrou que os participantes sistematicamente erravam a posição do ponteiro, percebendo-o anteriormente ou à frente de sua real posição (posição onde o ponteiro estava fisicamente quando o “clique” foi apresentado). Dessa forma, esses experimentos eram caracterizados por envolverem a comparação entre um evento contínuo e um evento pontuado. Como o próprio Wundt reconhecia, os resultados obtidos nesse tipo de experimento poderiam ser explicados pelas diferenças entre as latências de estímulos visuais e auditivos, bem como por meio das diferentes estratégias adotadas pelos sujeitos experimentais.

A partir desses precursores, diversos experimentos psicofísicos de comparação foram desenvolvidos; dentre eles estão tarefas envolvendo o julgamento de ordem temporal (JOT) e o efeito *flash-lag*² (EFL). Este último será descrito na próxima sessão (1.3.2). Nas tarefas de JOT, um par de estímulos abruptos quase-simultâneos é apresentado e o participante deve julgar qual

¹ Um método utilizado nessa época para determinar a posição precisa de eventos celestiais era conhecido como o “método do olho e ouvido” (“*eye and ear method*”). Ele consistia em determinar o exato momento no qual uma estrela em particular cruzava uma marca no meridiano do telescópio, sendo esse instante estimado por meio de comparação com o “tique-taque” audível de um relógio de pêndulo. A precisão dessas observações era crítica para as medidas astronômicas. No entanto, grandes discrepâncias eram encontradas e freqüentemente resultavam em erros significativos. Esses erros eram flagrados na comparação das medidas realizadas por um mesmo astrônomo bem como na comparação de medidas feitas por astrônomos diferentes – ainda que fossem astrônomos treinados. No século XIX, esse tipo de problema levou a uma aproximação entre a astronomia e a nascente psicologia experimental (Schmidgen, 2003, 2005).

² Optamos por deixar alguns termos não traduzidos por seu uso consagrado na literatura. É o caso de expressões como *flash-lag* e *intentional binding* (que ocorrerá adiante). Esses termos serão grafados em itálico, bem como as demais palavras da língua inglesa presentes nesta Tese.

apareceu primeiro (Allan, 1975; Jaskowski, 1991; Spence *et al.*, 2001; Sternberg e Knoll, 1973; Ulrich, 1987). Manipulando-se fatores que podem alterar a latência perceptiva de um desses estímulos pode-se alterar a ordem temporal percebida. Dentre os fatores que diminuem a latência de um estímulo – fazendo-o ser percebido antes que o outro, mesmo em situação em que ambos são fisicamente apresentados simultaneamente – estão os aumentos do tamanho e da luminância (Haddad *et al.*, 1999), a diminuição da excentricidade (Haddad *et al.*, 2002) e o fato desse estímulo estar sob foco atencional (Stelmach e Herdman, 1991). Em verdade, esse último fator já era reconhecido pelos pioneiros, levando Titchener, em 1908, a formular a *lei da prioridade de entrada*: “o objeto da atenção vem à consciência mais rapidamente do que objetos que não são atendidos”.

Os métodos comparativos, como o JOT, apresentam algumas vantagens quando comparados com tarefas de tempo de reação. Nessas últimas, o participante deve responder o mais rapidamente possível ao aparecimento do estímulo. Uma medida absoluta é obtida: o tempo de reação. Porém, essa resposta aglutina um componente **perceptivo** (tempo gasto no processamento sensorial do estímulo) e um componente **motor** (tempo gasto no planejamento e execução do ato motor). Já nas tarefas comparativas, obtém-se uma resposta relativa, pois se trata da comparação das latências perceptivas de dois estímulos; essa resposta, todavia, é isenta do componente motor, uma vez que o participante não precisa responder o mais rápido possível e o resultado independe da forma como o participante informa o que percebeu (não importando se a resposta foi manual ou verbal). Recentemente, a combinação desses dois tipos de tarefas tem se revelado uma importante ferramenta no estudo de latências perceptivas (Cardoso-Leite *et al.*, 2007; Jaskowski, 1996; Jaskowski e Verleger, 2000; Miller e Schwartz, 2006).

1.3.2 Medindo o instante de ocorrência de eventos: o efeito *flash-lag*

Os “experimentos de complicação” realizados por Wundt envolviam a comparação entre um evento contínuo e um evento pontuado (abrupto). O instante

de ocorrência deste último era comparado ao estado de um evento em contínua mudança (geralmente a posição no espaço). Esse tipo de tarefa não está restrito aos laboratórios de pesquisa, e é realizado cotidianamente. Pode-se, por exemplo, imaginar uma pessoa que tem que determinar o exato instante de tempo em que uma lâmpada é acesa com a ajuda de seu relógio de pulso. Quando queremos medir subjetivamente o instante de ocorrência de um evento, faz-se a seguinte tarefa: compara-se o instante em que percebemos o evento ocorrer com a posição (ou estado) de um marcador temporal – o ponteiro de um cronômetro, por exemplo. Esse tipo corriqueiro de tarefa está sujeito a uma ilusão visual chamada atualmente de efeito *flash-lag*. Nessa ilusão, um estímulo em movimento é percebido como estando à frente do estímulo abrupto (pontual) ainda que ambos estejam alinhados. Ou, de outra forma, o estímulo abrupto (*flash*) é percebido como estando atrás (*lag*) do estímulo em movimento (daí o nome: *flash-lag*). No exemplo acima, é como se a lâmpada acendesse no exato momento em que o ponteiro dos segundos do cronômetro fisicamente cruzasse o marcador das 12 horas, mas o observador percebesse esse evento (o acender da lâmpada) somente quando o ponteiro estivesse no marcador das 2 horas. Percebe-se, portanto, que o efeito *flash-lag* é um fenômeno inerente a qualquer medida que envolva a comparação de eventos abruptos e contínuos.

Esse efeito foi descrito há algumas décadas (Mackay, 1958), e foi recentemente redescoberto por Romi Nijhawan (Nijhawan, 1994; ver **Figura 6**), que o interpretou como resultado de uma extrapolação espacial do objeto em movimento, devido à previsibilidade de sua trajetória. A posição perceptualmente extrapolada do objeto em movimento compensaria o erro espacial introduzido pelos já discutidos atrasos ocorridos ao longo do sistema visual. Em 1995, Marcus Baldo e Stanley Klein questionaram a explicação de Nijhawan, demonstrando que a magnitude do EFL era dependente não apenas das características do estímulo em movimento (como sua velocidade, por exemplo), mas também da excentricidade do estímulo abrupto. Esse resultado era contrário à tese da extrapolação, e foi interpretado como “resultado de um atraso maior envolvendo o processamento do estímulo abrupto” (Baldo e Klein, 1995). Esse atraso,

propuseram os autores, seria resultado de uma combinação de mecanismos atencionais e sensoriais. Desde então, diversos grupos de pesquisa têm se dedicado ao estudo dos mecanismos neurais e cognitivos subjacentes a essa ilusão, gerando um intenso debate na literatura.

Figura 6: Experimento realizado por Nijhawan (1994). (A) A barra giratória e segmentos externos piscantes encontram-se fisicamente alinhados. (B) Percepção de desalinhamento quando os estímulos são comparados, sendo a barra giratória percebida como avançada com relação aos segmentos externos (Modificado de Schalg e Schalg-Rey, 2002).

Além da citada **extrapolação** ou **predição** (Nijhawan, 1994, 2002, 2008), podem-se agrupar as explicações para o EFL em mais três classes: a **atencional**, as **latências diferenciais** e a **posdição**. De acordo com a explicação atencional, para que um percepto unitário seja obtido, desvios atencionais entre os estímulos abruptos e os estímulos em mudança devem ocorrer; o tempo gasto para a realização desses desvios seria a principal causa do EFL (Baldo e Klein, 1995, 2008a, 2008b; Baldo e Namba, 2002; Baldo *et al.*, 2002; Namba e Baldo, 2004). A explicação baseada em latências diferenciais propõe que as latências de estímulos em movimento sejam menores do que latências de estímulos abruptos. Dessa maneira, os estímulos em movimentos chegariam antes que os abruptos a

um comparador, sendo percebidos à frente do alinhamento no instante de apresentação do abrupto (Baldo e Klein, 1995; Baldo *et al.*, 2002; Baldo e Caticha, 2005; Krekelberg e Lappe, 2001; Patel *et al.*, 2000; Purushothaman *et al.*, 1998; Whitney e Murakami, 1998; Whitney e Cavanagh, 2000; Whitney, *et al.*, 2000). Já a proposta da posição afirma que o sistema nervoso “decide” retrospectivamente o que aconteceu no instante do evento abrupto (Eagleman e Sejnowski, 2000 a,b,c; Eagleman, 2008).

Embora incompatíveis à primeira vista, existe atualmente algum esforço de combinar algumas dessas explicações para o EFL. O EFL pode, por exemplo, ser causado por uma soma de mecanismos sensoriais preditivos (como a extrapolação) e cognitivos *a posteriori*, ou positivos. Mecanismos preditivos de extrapolação poderiam ser incorporados por modelos de latências diferenciais. Já a modulação atencional poderia ocorrer amplificando o efeito de latências diferenciais, isto é, atender ao estímulo em movimento aumentaria o EFL, enquanto que atender ao estímulo abrupto diminuiria o EFL. Independentemente das diversas explicações para o EFL e do intenso debate travado na literatura desde a redescoberta dessa ilusão, o fato empírico permanece sólido: estímulos em movimento são percebidos à frente de estímulos abruptos no momento do alinhamento físico de ambos. Em praticamente todas as propostas citadas, admite-se que o estímulo em movimento sofre algum tipo de “benefício” em seu processamento, sendo essa a origem do fenômeno.

1.4 AÇÃO E TEMPO

1.4.1 A ação reduz latências perceptivas de estímulos abruptos

Em 2002, Patrick Haggard e colaboradores (Haggard *et al.*, 2002) realizaram um experimento no qual voluntários eram solicitados a indicar – olhando para os ponteiros de um cronômetro – o instante em que um tom era percebido em três situações distintas. Na primeira, o tom era causado pelo apertar intencional de uma chave pelo participante; na segunda, o tom era apresentado de

maneira aleatória e independente do participante; na terceira, o tom era causado também pelo apertar da chave pelo participante, no entanto, o movimento era causado por uma estimulação magnética transcraniana (*TMS*). Os voluntários deveriam também julgar o instante em que executaram suas ações (apertar a chave). Os resultados indicaram que, na situação em que os sujeitos eram voluntariamente os causadores do tom (primeira condição), eles o percebiam com menor latência do que nas duas situações, em que eles não o causavam (**Figura 7**). Adicionalmente, os participantes percebiam suas próprias ações como “arrastadas” no tempo na direção do tom. Os autores denominaram esse efeito de “ligação intencional” (*intentional binding*). Esse experimento foi o primeiro a demonstrar claramente a capacidade de movimentos voluntários anteciparem a percepção de estímulos sensoriais, isto é, modificar internamente a percepção do instante de ocorrência de um evento. Resultados similares têm sido replicados desde então (Haggard e Clark, 2003; Tsakiris e Haggard, 2003; Haggard e Cole, 2006; Moore e Haggard, 2007 – para uma revisão, ver Haggard, 2005). A importância desse processo de ligação entre ações intencionais e suas conseqüências sensoriais tem sido debatida desde então. Possivelmente, esse é um importante mecanismo cognitivo envolvido no aprendizado por associação, em que o organismo precisa aprender a associar causas a efeitos, como no condicionamento operante, por exemplo (Eagleman e Holcombe, 2002; Engbert e Wohlschläger, 2006). Além disso, o *intentional binding* tem sido aventado como um importante fator em nossa experiência subjetiva de causalidade, de intencionalidade e senso de agência (Wohlschläger *et al.*, 2003).

Figura 7: Esquema exemplificando o resultado obtido por Haggard e colegas (Modificado de Eagleman e Holcombe, 2002).

1.4.2 A ação modula a percepção de intervalos temporais

Além da participação nas latências perceptivas de eventos abruptos, algumas linhas de investigação têm evidenciado o papel modulatório da ação em outro tipo de tarefa: a estimativa de intervalos temporais. Embora sejam estritamente relacionadas e provavelmente compartilhem mecanismos comuns, as duas tarefas não são as mesmas. Na primeira, deve-se julgar o instante de ocorrência de um único evento. Na segunda, deve-se estimar o intervalo de tempo decorrido entre dois eventos. A seguir, serão discutidos alguns resultados experimentais em que a ação foi capaz de modular a estimativa de intervalos temporais.

Em 2001, Yarrow e colaboradores investigaram sistematicamente uma ilusão visual conhecida popularmente como a ilusão do “relógio parado” (Yarrow *et al.*, 2001). Nessa ilusão, denominada “cronostase” pelos investigadores, tem-se a impressão de que o ponteiro dos segundos de um relógio está parado quando se olha subitamente para ele. Após uma fração de segundo, depois de se perceber o salto do ponteiro para sua próxima posição, constata-se que o relógio não está quebrado e sim funcionando normalmente. Os autores postularam que a ilusão ocorre porque o intervalo temporal julgado imediatamente após uma sacada é superestimado em relação aos demais intervalos (intervalo, aqui, seria o tempo em que o ponteiro dos segundos permanece em cada posição do relógio). Nos experimentos realizados, os participantes deveriam fazer uma sacada na direção de um contador (**Figura 8**). A sacada disparava o contador, que mudava do dígito 0 para o dígito 1. Assim, quando o olhar atingia o contador, este marcava o dígito 1. O intervalo em que o contador ficava marcando 1 podia variar de 400 a 1600 ms, tempo contado após a fixação no contador. Após esse intervalo, o contador mudava para o dígito 2, depois para o dígito 3 e então para o 4. Os dígitos 2, 3 e 4 permaneciam 1 segundo na tela cada um. Os voluntários deveriam indicar que duração de intervalo do dígito 1 produzia a percepção de que ele havia durado o mesmo que os demais, isto é, 1 segundo. Foram comparadas as estimativas dos

intervalos ocorridos depois de sacadas de 22° e 55°; elas duravam respectivamente 72 e 139 ms em média. Os resultados mostraram que, para que os participantes estimassem os intervalos ocorridos imediatamente após as sacadas (dígito 1) como sendo iguais aos demais, estes deveriam durar, em média, 880 ms para sacadas de 22° e 811 ms para sacadas de 55°. Ou seja, esses intervalos eram claramente superestimados. Além disso, verificou-se que, quanto maior a sacada, maior a superestimativa. Na verdade, a diferença encontrada entre as estimativas (69 ms: 880 menos 811) foi praticamente a mesma diferença entre a duração das sacadas (67 ms: 139 menos 72), indicando uma estreita correlação entre as sacadas e as superestimativas. O efeito não foi encontrado quando em condições controle, nas quais o olhar permanecia fixo e o contador movia-se em sua direção.

Figura 8: Esquema ilustrativo exemplificando o procedimento experimental utilizado por Yarrow e colaboradores. No centro está representada a seqüência dos intervalos apresentados aos participantes. No canto superior esquerdo, os resultados encontrados. No canto inferior direito está representada de forma simplificada a interpretação desses resultados. O quadrado com o círculo branco representa o primeiro intervalo da série (superestimado), o quadrado com o círculo vermelho representa o segundo intervalo (Modificado respectivamente de Thilo e Walsh, 2002; Yarrow *et al.*, 2001; Yarrow *et al.*, 2006).

A conclusão a que os autores chegaram nesse trabalho é que os observadores estavam arrastando o instante em que eles começavam a perceber o alvo (o contador) para trás no tempo, para aproximadamente 50 ms antes do início do movimento ocular. Dessa forma, teríamos o alvo pós-sacádico percebido adiantado no tempo em aproximadamente 120 ms (50 ms + 72 ms, no caso de uma sacada de 22°), explicando o valor da superestimativa encontrada. Segundo essa linha de raciocínio, essa “pré-datação” de um alvo após uma sacada seria parte de um mecanismo envolvido no preenchimento das lacunas perceptivas existentes entre as sacadas (ver **seção 1.2.1**). Isso contribuiria para a já citada percepção de estabilidade visual ao longo o tempo. Esses resultados estão de acordo com outros resultados psicofísicos envolvendo supressão sacádica e manutenção da continuidade espaço-temporal transsacádica, cujos efeitos estendem-se para além do instante da sacada, como, por exemplo, a compressão do espaço e do tempo antes e depois de uma sacada (Ross *et al.*, 1997, 2001; Morrone *et al.*, 2005). Os tempos da pré-datação (50 ms) também são similares a valores obtidos em desvios pré-sacádicos de campos receptivos da área intraparietal frontal de macacos (Duhamel *et al.*, 1992). Tomados em conjunto, esses resultados apontam para a participação de eventos pré-motores específicos, como comandos motores eferentes, na percepção de eventos ocorridos temporalmente próximos às sacadas.

Os intrigantes resultados obtidos por Yarrow e seus colegas foram posteriormente estudados por outros grupos. Nessas pesquisas, o intuito foi investigar os mecanismos subjacentes à cronostase, e, principalmente, se esses mecanismos são exclusividades do sistema oculomotor. Seria a cronostase um fenômeno restrito a movimentos sacádicos?

A primeira evidência de que a cronostase não seria uma ilusão presente apenas em sacadas foi o estudo de uma ilusão chamada “telefone morto” (Hodinott-Hill *et al.*, 2002). Aqui, ocorre uma superestimativa do intervalo de tempo para a ocorrência do primeiro tom de discagem em relação aos intervalos entre os

demais tons. Daí o nome da ilusão, referindo-se a sensação de que a linha estava muda por causa da demora em ouvir o primeiro tom. A magnitude encontrada no estudo desta cronostase auditiva foi a mesma encontrada no sistema visual: os intervalos deveriam possuir 825 ms em média para serem percebidos com 1 segundo (Hodinott-Hill *et al.*, 2002).

Investigando o sistema visual e utilizando um arranjo experimental praticamente idêntico ao usado por Yarrow (Yarrow *et al.*, 2001), Park e colaboradores (2003) demonstraram que, além das sacadas, outros tipos de ações voluntárias são capazes de produzir cronostase. Nesses experimentos, o contador poderia ser disparado por uma sacada, pelo apertar de uma tecla ou por um comando de voz. Os resultados também indicaram que os intervalos deveriam possuir menos de 1 segundo para serem percebidos como possuindo 1 segundo; ou seja, eram superestimados (897 ms para a sacada, 921 ms para a tecla e 911 ms para o comando de voz). Além disso, os autores mostraram que a ilusão praticamente desaparecia se um atraso de 500 ms fosse adicionado entre a ação voluntária e sua consequência sensorial. Esses resultados coadunam-se aos encontrados por Haggard e colegas (2001), mostrando que o fenômeno de *intentional binding* diminui com aumento do intervalo entre a ação e o tom. No mesmo ano de 2003, Yarrow e Rothwell demonstraram que voluntários superestimavam o instante em que suas mãos entravam em contato com novos objetos, evidenciando uma cronostase somestésica (Yarrow e Rothwell, 2003). Destarte, postulada inicialmente como um mecanismo específico da integração transsacádica, a cronostase mostrou-se um fenômeno presente em diversas modalidades sensoriais. Sua ocorrência aparentemente dá-se sempre que um intervalo de tempo ocorrido imediatamente após uma ação voluntária deve ser estimado.

4 CONCLUSÕES

Nossos resultados permitem concluir que:

1. Estímulos visuais gerados como consequência de ações motoras voluntárias possuem latências perceptivas menores do que estímulos originados independentemente pelo ambiente.
2. O EFL pode ser utilizado como uma ferramenta eficaz na investigação do efeito modulatório da ação sobre a percepção. Essa tarefa possivelmente apresenta vantagens sobre os métodos já existentes para esse tipo de investigação.
3. A redução das latências perceptivas aumenta quando atrasos de 250 ms são interpostos entre a ação e sua consequência sensorial.
4. A redução de latências perceptivas é maior para estímulos apresentados na fóvea.
5. Além de modular julgamentos espaço-temporais, como no EFL, a ação foi capaz de modular tarefas puramente temporais, como estimativas de intervalos, reforçando os resultados encontrados.
6. Foi possível registrar um correlato eletrofisiológico dos resultados psicofísicos obtidos. Essas medidas poderão futuramente ajudar a elucidar os mecanismos subjacentes aos fenômenos estudados.

REFERÊNCIAS

Alexander I, Thilo KV, Cowey A, Walsh V. Chronostasis without voluntary action. *Experimental Brain Research*. 2005;161:125-132.

Allan LG. The relationship between judgments of successiveness and judgments of order. *Perception and Psychophysics*. 1975;18:29-36.

Awh E, Armstrong KM, Moore T. Visual and oculomotor selection: links, causes and implications for spatial attention. *Trends in Cognitive Sciences*. 2006;10:124-130.

Baddeley AD, Hitch GJL. Working memory. In: Bower GA, editor. *The psychology of learning and motivation: advances in research and theory*. New York: Academic Press; 1974. p. 47-89.

Bai DL, Bertenthal BI. Locomotor status and the development of spatial search skills. *Child Development*. 1992;63:215-226.

Baldo MVC, Caticha N. Computational neurobiology of the flash-lag effect. *Vision Research*. 2005;45:2620-2630.

Baldo MVC, Kihara AH, Namba J, Klein SA. Evidence for an attentional component of the perceptual misalignment between moving and flashing stimuli. *Perception*. 2002;31:17-30.

Baldo MVC, Klein SA. Extrapolation or attention shift? *Nature*. 1995;378:565-566.

Baldo MVC, Klein SA. Paying attention in the flash-lag effect. In: Nijhawan R, Khurana B, editors. *Space and time in perception and action*. Cambridge: Cambridge University Press; 2008.

Baldo MVC, Klein SA. Shifting attention to the flash-lag effect. *Behavioral and Brain Sciences*. 2008;31:198-199.

Baldo MVC, Namba J. The attentional modulation of the flash-lag effect. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 2002;35:969-972.

Bell CC. Sensory coding and corollary discharge effects in *mormyrid* electric fish. *Journal of Experimental Biology*. 1989;146:229-253.

Bell CC. An efference copy which is modified by reafferent input. *Science*. 1981;214:450-453.

Bridgeman B, Van der Heijden AHC, Velichkovsky BM. A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behavioral and Brain Sciences*. 1994;17:247-292.

Broadbent D. *Perception and communication*. New York: Pergamon Press; 1958.

Caputi AA. Contributions of electric fish to the understanding sensory processing by reafferent systems. *Journal of Physiology*. 2004;98:81-97.

Cardoso-Leite P, Gorea A, Mamassian P. Temporal order judgment and simple reaction times: Evidence for a common processing system. *Journal of Vision*. 2007;7:1-14.

Carrasco M, McElree B. Covert attention accelerates the rate of visual information processing. *Proceedings of National Academic of Science USA*. 2001;98:5363-5367.

Carrasco M, Ling S, Read S. Attention alters appearance. *Nature Neuroscience*. 2004;7:308-313.

Cavanaugh J, Wurtz RH. Subcortical modulation of attention counters change blindness. *Journal of Neuroscience*. 2004;24:11236-11243.

Cave KR, Bichot NP. Visuospatial attention: beyond a spotlight model. *Psychonomic Bulletin and Review*. 1999;6:204-223.

Chappell M, Hine TJ, Acworth C, Hardwick DR. Attention "capture" by the flash-lag flash. *Vision Research*. 2006;46:3205-3213.

Cowan N. *Attention and memory: an integrated framework*. New York: Oxford University Press; 1995.

Cowan N. *Working memory capacity*. New York: Psychology Press; 2005.

Crapse TB, Sommer MA. Corollary discharge across the animal kingdom. *Nature Reviews Neuroscience*. 2008;9:587-600.

Cullen KE. Sensory signals during active versus passive movement. *Current Opinion in Neurobiology*. 2004;14:698-706.

Cutrell EB, Marrocco RT. Electrical microstimulation of primate posterior parietal cortex initiates orienting and alerting components of covert attention. *Experimental Brain Research*. 2002;144:103-113.

Desimone R, Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*. 1995;18:193-222.

Di Lollo V, Enns JT, Rensink RA. Competition for consciousness among visual events: the psychophysics of reentrant visual processes. *Journal of Experimental Psychology: General*. 2000;129:433-452.

Dreher B, Fukada Y, Rodieck RW. Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates. *Journal of Physiology*. 1976;258:433-452.

Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*. 1992;255:90-92.

Eagleman DM, Holcombe AO. Causality and the perception of time. *Trends in Cognitive Sciences*. 2002;6:323-325.

Eagleman DM, Sejnowski TJ. Motion integration and postdiction in visual awareness. *Science*. 2000a;287:2036-2038.

Eagleman DM, Sejnowski TJ. Latency difference versus postdiction: Response to Patel et al. *Science*. 2000b;290:1051.

Eagleman DM, Sejnowski TJ. The position of moving objects: Response. *Science*. 2000c;289:1107.

Eagleman DM. Prediction and postdiction: Two frameworks with the goal of delay compensation. *Behavioral and Brain Sciences*. 2008;31:205-206.

Engbert K, Wohlschläger A. Intentions and expectations in temporal binding. *Consciousness Cognition*. 2006;16:255-264.

Engbert K, Wohlschläger A, Haggard P. Who is causing what? The sense of agency is relational and efferent-triggered. *Cognition*. 2008;107:693-704.

Engbert K, Wohlschläger A, Thomas R, Haggard P. Agency, subjective time, and other minds. *Journal of Experimental Psychology*. 2007;33:1261-1268.

Findley JM, Gilchrist ID. *Active vision: The psychology of looking and seeing*. Oxford: Oxford University Press; 2003.

Gallistel CR. *The organization of action: a new synthesis*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Press; 1980.

Grüsser OJ. Interaction of efferent and afferent signals in visual perception a history of ideas and experimental paradigms. *Acta Psychologica*. 1986;63:3-21.

Haddad Jr H. Uma breve história da fisiologia. In: Aires MM, editor. *Fisiologia*. Rio de Janeiro: Guanabara-Koogan; 2007. p. 1-30.

Haddad Jr H, Baldo MVC. The interference of action in the flash-lag effect. In: IX Meetenig of ASSC - Association for the Scientific Study of Consciousness; Pasadena; 2005.

Haddad Jr H, Carreiro LRR, Baldo MVC. Modulation of perception of temporal order by attentional and pre-attentional factors. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 2002;35:979-983.

Haddad Jr H, Klein S, Baldo MVC. The contribution of attentional and pre-attentional mechanisms to the perception of temporal order. In: Taddei-Ferretti C, Musio C, editors. *Neuronal bases and psychological aspects of consciousness*. Singapore: World Scientific; 1999. p. 339-342.

Haggard P. Conscious intention and motor control. *Trends in Cognitive Sciences*. 2005;9:290-295.

Haggard P, Clark S, Kalogeras J. Voluntary action and conscious awareness. *Nature Neuroscience*. 2002;5:382-385.

Haggard P, Clark S. Intentional action: conscious experience and neural prediction. *Consciousness and Cognition*. 2003;12:695-707.

Haggard P, Cole J. Intention, attention and the temporal experience of action. *Consciousness and Cognition*. 2007;16:211-220.

Held R. Plasticity in sensory-motor systems. *Scientific American*. 1965;213:84-94.

Held R, Freedman SJ. Plasticity in human motor sensorimotor control. *Science*. 1963;142:455-462.

Held R, Hein A. Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative Physiological Psychology*. 1963;56:872-876.

Hodinott-Hill I, Thilo KV, Cowey A, Walsh V. Walsh Auditory Chronostasis: Hanging on the Telephone *Current Biology*. 2002;12:1779-1781.

Hunt AR, Chapman CS, Kingstone A. Taking a Long Look at Action and Time Perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 2008;34:125-136.

Ivry RB, Schlerf JE. Dedicated and intrinsic models of time perception. *Trends in Cognitive Sciences*. 2008;12:12273-280.

Jeannerod M, Kennedy H, Magnin M. Corollary discharge: Its possible implications in visual and oculomotor interactions. *Neuropsychologia*. 1979;17:241-258.

Jaskowski P. Two-stage model for order discrimination. *Perception and Psychophysics*. 1991;50:76-82.

Jaskowski P. Simple reaction time and perception of temporal order: dissociations and hypotheses. *Perceptual and Motor Skills*. 1996;82:707-30.

Jaskowski P, Verleger R. Attentional bias toward low-intensity stimuli: an explanation for the intensity dissociation between reaction time and temporal order judgment? *Conscious and Cognition*. 2000;9:435-56.

Jonides J, Lacey SC, Nee DE. Processes of working memory in mind and brain. *American Psychological Society*. 2005;14:2-5.

Kandel ER, Wurtz RH. Perception of motion, depth, and form. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, editors. *Principles of neural science*. New York: MacGraw-Hill; 2000. p. 548-571.

Kaplan E, Shapley RM. X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of macaque monkeys. *Journal of Physiology*. 1982;330:125-143.

Kastner S, Ungerleider LG. Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*. 2000;23:315-341.

Kleinfeld D, Ahissar E, Diamond ME. Active sensation: Insights from the rodent vibrissa sensorimotor system. *Current Opinions in Neurobiology*. 2006;16:435-444.

Knudsen EI. Fundamental components of attention. *Annual Reviews of Neuroscience*. 2007;30:57-78.

Krekelberg B, Lappe M. Neuronal latencies and the position of moving objects. *Trends in Neurosciences*. 2001;24:335-339.

Lamme VA, Roelfsema PR. The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neuroscience*. 2000;23:571-579.

Libet B. *Mind time: The temporal factor in consciousness*. Boston: Harvard University Press; 2004.

Libet B, Wright EW, Feinstein B, Pearl DK. Subjective referral of the timing for a conscious sensory experience: A functional role for the somatosensory specific projection system in man. *Brain*. 1979;102:193-224.

Lopez-Moliner J, Linares D. The flash-lag effect is reduced when the flash is perceived as a sensory consequence of our action. *Vision Research*. 2006;46: 2122-2129.

Lu ZL, Doshier BA. External noise distinguishes attention mechanisms. *Vision Research*. 1997;38:1183-1198.

Luck SJ. *An Introduction to the event-related potential technique*. Cambridge: MIT Press; 2005.

Mackay DM. Perceptual stability of a stroboscopically lit visual field containing self-luminous objects. *Nature*. 1958;181:507-508.

Maunsell JH, Gibson JR. Visual response latencies in striate cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*. 1992;68:1332-1344.

McCloskey DJ. Corollary discharges: motor commands and perception. In: Brookhart JM, Mountcastle VB, Brooks VB, Geiger SR, editors. *Handbook of Physiology. Nervous system II*. Bethesda: American Physiological Society; 1981. p. 1415-1477.

Miller J, Schwartz W. Dissociations between reaction times and temporal order judgments: a diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 2006;32:394-412.

Moore T. The neurobiology of visual attention: finding sources. *Current Opinion in Neurobiology*. 2006;16:1-7.

Moore T, Armstrong KM. Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature*. 2003;421:370-373.

Moore T, Fallah M. Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention. *Journal of Neurophysiology*. 2004;91:152-162.

Morrone MC, Ross J, Burr DC. Saccades cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*. 2005;8:950-954.

Muller JR, Philiastides MG, Newsome WT. Microstimulation of the superior colliculus focuses attention without moving the eyes. *Proceedings of the National Academic of Science USA*. 2005;102:524-529.

Namba J, Baldo MVC. The modulation of the flash-lag effect by voluntary attention. *Perception*. 2004;33:621-631.

Nijhawan R. Motion extrapolation in catching. *Nature*. 1994;28:256-257.

Nijhawan R. Neural delays, visual motion and the flash-lag effect. *Trends Cognitive Science*. 2002;6:387-393.

Nijhawan R. Visual Prediction: Psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays. *Behavioral and Brain Sciences*. 2008;31:179-239.

Noë A. Action in perception. Cambridge: The MIT Press; 2004.

Park J, Schlag-Rey M, Schlag J. Voluntary action expands perceived duration of its sensory consequence. *Experimental Brain Research*. 2003;149:527–529.

Pashler H. The psychology of attention. New York: MIT Press; 1998.

Patel SS, Ogmen H. Flash-fag effect: differential latency, not postdiction. *Science*. 2000;290:1051.

Poincaré H. O Valor da Ciência. São Paulo: Contraponto; 1905/2000.

Posner MI. Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 1980;32:3-25.

Posner MI, Snyder CRR, Davidson BJ. Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology: General*. 1980;109:160-174.

Poulet JFA, Hedwig B. The cellular basis of a corollary discharge. *Science*. 2006;311: 518-522.

Poulet JFA, Hedwig B. New insights into corollary discharges mediated by identified neural pathways. *Trends in Neurosciences*. 2007;30:14-21.

Purushothaman G, Patel SS, Bedell HE, Ogmen H. Moving ahead through differential visual latency. *Nature*. 1998;396:424.

Raiguel SE, Lagae L, Gulyas B, Orban GA. Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and V5. *Brain Research*. 1989;493:155-159.

Ratliff F, Hartline HK. The responses of Limulus optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. *Journal of General Physiology*. 1959;42:1241-1255.

Rensink RA. The dynamic representation of scenes. *Visual Cognition*. 2000;7:17-42.

Rodieck RW. The first steps in seeing. Oxford: Sinauer Associates Press; 1998.

Ross J, Morrone MC, Burr, DC. Compression of visual space before saccades. *Nature*. 1997;384:598-601.

Ross J, Morrone MC, Goldberg ME, Burr DC. Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*. 2001;24:113-121.

Sarich D, Chappell M, Burgess C. Dividing attention in the flash-lag illusion. *Vision Research*. 2007;47:544-547.

Schiller PH, Malpeli JG. Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the *rhesus* monkey. *Journal of Neurophysiology*. 1978;41:788-797.

Schmolesky MT, Wang Y, Hanes DP, Thompson KG, Leutgeb S, Schall JD, Leventhal AG. Signal timing across the macaque visual system. *Journal of Neurophysiology*. 1998;79:3272-3278.

Schlag J, Schlag-Rey M. Through the eye, slowly: Delays and localization errors in the visual system. *Nature Reviews Neuroscience*. 2002;3:191-200.

Schmidgen H. Time and noise: The stable surroundings of reaction experiments, 1860-1890. *Studies in History and Philosophy of Science part c: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 2003;34:237-275.

Schmidgen H. Physics, ballistics, and psychology: a history of the chronoscope in/as context, 1845–1890. *History of Psychology*. 2005;8:46-78.

Sommer MA, Wurtz RH. A pathway in primate brain for internal monitoring of movements. *Science*. 2002;296:1480-1482.

Sommer MA, Wurtz RH. Brain circuits for the internal monitoring of movements. *Annual Reviews of Neuroscience*. 2008;31:317-38.

Spence C, Shore DI, Klein RM. Multisensory prior entry. *Journal of Experimental Psychology: General*. 2001;4:799-832.

Sperry RW. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative Physiological Psychology*. 1950;43:482-489.

Stark L, Bridgeman B. Role of corollary discharge in space constancy. *Perception and Psychophysics*. 1983;34:371-380.

Stelmach LB, Herdman C. Directed attention and perception of temporal order. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1991;17:539-550.

Sternberg S, Knoll RL. The perception of temporal order: fundamental issues and a general model. In: Kornblum S, editor. *Attention and performance IV*. New York: Academic Press; 1973. p. 629-685.

Thilo KV, Walsh V. Vision: when the clock appears to stop. *Current Biology*. 2002;12:135-137.

Treisman A. The binding problem. *Current Opinion in Neurobiology*. 1996;6:171-178.

Troyer TW, Doupe AJ. An associational model of birdsong sensorimotor learning I: efference copy and the learning of song syllables. *Journal of Neurophysiology*. 2000;84:1204-1223.

Tsakiris E, Haggard P. Awareness of somatic events associated with a voluntary action. *Experimental Brain Research*. 2003;149:439-446.

Tse PU, Intriligator J, Rivest J, Cavanagh P. Attention and the subjective expansion of time. *Perception and Psychophysics*. 2004;66:1171-1189.

Ulrich R. Threshold models of temporal-order judgments evaluated by a ternary response task. *Perception and Psychophysics*. 1987;42: 224-239.

Von Holst E, Mittelstaedt H. Das efferenzprinzip: wechselwirkungen zwischen zentralnervensystem und peripherie. *Naturwissenschaften*. 1950; 37:464-476.

Walsh V. Time: the back-door of perception. *Trends in Cognitive Sciences*. 2003;7:335-338.

Webb B. Neural mechanisms for prediction: do insects have forward models? *Trends in Neuroscience*. 2004;27:278-282.

Wexler M, van Boxtel JJA. Depth perception by the active observer. *Trends in Cognitive Sciences*. 2005;9:431-438.

Whitney D. The influence of visual motion on perceived position. *Trends in Cognitive Sciences*. 2002;6:211-216.

Whitney D, Cavanagh P. Motion distorts visual space: shifting the perceived position of remote stationary objects. *Nature Neuroscience*. 2000;3:954-959.

Whitney D, Murakami I. Latency difference not spatial extrapolation. *Nature Neuroscience*. 1998;1:656-657.

Wohlschlagel A, Engbert K, Haggard P. Intentionality as a constituting condition for the own self and other selves. *Consciousness and Cognition*. 2003;12:708-716.

Wohlschlagel A, Haggard P, Gesierich B, Prinz W. The perceived onset time of self- and other-generated actions. *Psychological Science*. 2003;14:586-591.

Wurtz RH. Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*. 2008;48:2070-2089.

Wurtz RH, Sommer MA. Identifying corollary discharges for movement in the primate brain. *Progress in Brain Research*. 2004;144:47-60.

Yarrow K, Haggard P, Heal R, Brown P, Rothwell JC. Illusory perceptions of space and time preserve cross-saccadic perceptual continuity. *Nature*. 2001;414:302-305.

Yarrow K, Rothwell JC, Manual chronostasis: Tactile perception precedes physical contact. *Current Biology*. 2003;13:1134-1139.

Yeshurun Y, Carrasco M. The locus of attentional effects in texture segmentation. *Nature Neuroscience*. 2000;3:622-627.