UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

LEOPOLDO FRANCISCO BARLETTA MARCHELLI

Envolvimento de processos atencionais em tarefas de escolhas relacionadas à detecção e discriminação de estímulos sonoros, em ratos: avaliação comportamental

Involvement of attentional processes in a two-alternative choice task related to auditory stimuli detection and discrimination, in rats: behavioral evaluation

São Paulo
2016

LEOPOLDO FRANCISCO BARLETTA MARCHELLI

Envolvimento de processos atencionais em tarefas de escolhas relacionadas à detecção e discriminação de estímulos sonoros, em ratos: avaliação comportamental

Involvement of attentional processes in a two-alternative choice task related to auditory stimuli detection and discrimination, in rats: behavioral evaluation

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências, na Área de Fisiologia Geral.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Fernando Xavier

São Paulo
2016

FICHA CATALOGRÁFICA

Marchelli, Leopoldo Francisco Barletta

Envolvimento de processos atencionais em tarefas de escolhas relacionadas à detecção e discriminação de estímulos sonoros, em ratos: avaliação comportamental / Leopoldo Francisco Barletta Marchelli; orientador: Gilberto Fernando Xavier. São Paulo 2016

147 f.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Fisiologia.

1. Tomada de decisão perceptual. 2. Discriminação auditiva. 3. Atenção. 4. Engajamento atencional. 5. Tempo de reação. 6. Erro de comissão I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora:

Prof. (a) Dr (a) _____

Instituição: _____ Assinatura _____

Prof. (a) Dr (a) _____

Instituição: _____ Assinatura _____

Prof. (a) Dr (a) _____

Instituição: _____ Assinatura _____

Prof. (a) Dr (a) _____

Instituição: _____ Assinatura _____

Prof. (a) Dr (a) _____

Instituição: _____ Assinatura _____

Tese defendida e aprovada em: ____/____/____

Aos meus pais, Flora e Robson, e irmãos, Clarissa e Bruno

*“Tantas vezes pensamos ter chegado,
tantas vezes é preciso ir além.”*

- Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Gilberto, pela confiança depositada em mim ao longo de toda essa empreitada e por prezar sempre pela liberdade e autonomia intelectual. Agradeço pelas análises, discussões e sugestões sempre muito precisas e enriquecedoras, sempre serão motivos de muita inspiração pra mim. Agradeço também por não ter me oferecido respostas prontas para questões que surgiram ao longo do processo, além de me proporcionar um amadurecimento científico/acadêmico, me fez perceber que o compromisso que a ciência tem com a coerência é maior do que o compromisso com a verdade e que, portanto, não devemos ter medo de propor explicações para as coisas que observamos.

Aos funcionários do IB e da Fisiologia, em especial à Roseli e Gisele, sempre dispostas a ajudarem no que fosse preciso. Ao Manoel, o Manú, grande amigo e companheiro das tardes no Labnec. Sua disposição pra me ajudar e sua alegria são também motivos de muita inspiração pra mim. À Suzi e à Dilma, pelas boas risadas e pelos cafezinhos.

Aos amigos e colegas do Departamento de Fisiologia, Marceles, Aline, Ananda, Bruna, Renatinha e Wataru, pelas conversas na hora do café no Fisio Lounge, risadas e cervejas no CA. Aos amigos de laboratório, Elisa, Mateus, Victor, Amyres (PODE CRÊ OU NÃO, RAMYRES!?) e Daniel (FALA AÍ, DANIEL! BLZ!?), pessoas com quem tive a oportunidade e o prazer em trabalhar junto, e com quem muito aprendi nesses últimos anos. Obrigado pelas sugestões e críticas construtivas, pela amizade e pelos bons momentos vivenciados nos últimos anos.

Aos grandes amigos e parceiros Cyrão e Diegão, amigos para uma vida toda, pessoas com tenho muito que aprender ainda. Agradeço por estarem invariavelmente presentes em todos os momentos, desde os momentos mais alegres e eufóricos até os momentos mais atribulados. Agradeço pelas conversas e reflexões sobre a vida, o universo e tudo mais, pelas cervejas e pelas beras, pelas inúmeras hospedagens em Curitiba e pela paglia italiana, sobretudo por sempre prezarem pela vizinhança de boa “camagadagem”! Agradeço por todas as iniciativas e empreitadas, sejam elas cervejeiras, sejam elas do “neugoeiragem”. Pelos dias que moramos na América, vivendo o sonho americano.

Ao grande amigo Brunão, que mesmo estando do outro lado do mundo, sempre se mostrou um cara muito presente. Agradeço aos amigos e sócios-fundadores do Fisio 360°, Popetar (Proprietário, Moral, Pitêra), Toninho (ACDSilva), Feféx (Fernando-Feféx, Fritex), Marcão (Marcola) e Eduardo Braga, pelo extremo companheirismo, pelas corridas e cervejas, pelas intermináveis conversas e cafés, pelos desabafos, pelo entusiasmo, pelos pensamentos filosóficos do dia e pelas análises do cotidiano (desde as mais profundas e perspicaz até as menos profundas, mas que sempre geraram boas risadas).

Agradeço em especial a minha namorada, Fernanda, pelo extremo companheirismo, compreensão, carinho e paciência nesse último ano. Agradeço por sempre me mostrar o lado prático e objetivo das coisas. Por me fazer perceber que praticidade e objetividade são tão importantes quanto a coerência.

Por fim, à minha família. Aos meus irmãos e eternos companheiros Clarissa e Bruno. Pessoas em quem sempre busquei me inspirar, que deram um significado especial a tudo nesses últimos anos e que de alguma forma me mostraram, mesmo sem saber, que sempre é possível (e muitas vezes necessário) ir mais além. Aos meus pais, Flora e Robson, meus maiores exemplos de coerência. Obrigado pela formação humana, sem a qual a acadêmica jamais seria possível. Obrigado por todo o cuidado, apoio e amor incondicional. Pelos puxões de orelhas (às vezes necessários), pelas palavras e gestos de motivação e encorajamento, sobretudo nos momentos em que o vento contrário era muito mais forte. “Não importa se você consegue correr somente cinco quilômetros, o importante é você dar o seu melhor, correr esses cinco quilômetros da melhor forma que você conseguir.” Obrigado por tornarem esses últimos cinco anos os melhores quilômetros da minha vida.

Sumário

Resumo	9
Abstract	10
Lista de abreviaturas e siglas	11
1. Introdução	12
Mecanismos básicos da discriminação de frequências sonoras	17
Tarefas comportamentais envolvendo discriminação auditiva de frequências sonoras	19
Tomada de decisão perceptual	23
Memória operacional e recursos atencionais	28
Atenção, detecção e discriminação auditiva	34
2. Objetivos	41
3. Experimento 1	43
3.1 Material e Método	44
3.2.1. Resultados - Primeira Etapa do Experimento 1	60
3.2.2. Discussão - Primeira Etapa do Experimento 1	66
3.3.1. Resultados - Segunda Etapa do Experimento 1	77
3.3.2. Discussão - Segunda Etapa do Experimento 1	84
4. Experimento 2	91
4.1. Material e Método	92
4.2. Resultados	104
4.3. Discussão	114
5. Discussão Geral	127
6. Conclusão	138
Referências Bibliográfica	141

RESUMO

A influência da atenção em processos de tomada de decisões é frequentemente avaliada através da tarefa denominada “*two-alternative choice*”, em que os animais são treinados a emitir respostas baseadas na detecção e discriminação de dois estímulos discretos. Pela sua própria natureza, as possibilidades de se manipular a demanda atencional nessas tarefas é relativamente restrita. O desenho experimental básico adotado no presente conjunto de experimentos almejou possibilitar a variação das demandas atencionais durante o desempenho de uma tarefa que envolve discriminação auditiva, por meio da apresentação de sequências variáveis de “*beeps*” de mesma frequência (estímulos sonoros não informativos de 6 kHz) apresentados bilateralmente, seguidos de um estímulo informativo, um *beep* distinto de 3 ou 10 kHz, apresentado (1) bilateralmente, cuja **frequência** sinaliza a resposta a ser emitida (Experimento 1), ou (2) unilateralmente, cujo **local** de apresentação sinaliza a resposta a ser emitida (Experimento 2).

No Experimento 1 observou-se uma redução dos tempos de reação para os estímulos alvo e uma redução da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos não informativos, para ambos os estímulos informativos numa primeira fase e apenas para o de 10 kHz após a reversão da resposta inicialmente treinada. Curiosamente, os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz foram maiores em relação aos exibidos para o estímulo alvo de 3 kHz. Por outro lado, a redução da porcentagem de erros de comissão foi mais acentuada nas tentativas envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz.

No Experimento 2 houve aumento dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados. Os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz apresentado no lado esquerdo foram maiores em relação ao lado direito e também em relação ao estímulo alvo de 3 kHz apresentado no lado esquerdo ou direito. No mesmo sentido, houve menor porcentagem de respostas corretas e maior porcentagem de erros de comissão quando o estímulo alvo de 10 kHz foi apresentado no lado esquerdo.

A porcentagem de respostas corretas assim como a redução dos tempos de reação são maiores no Experimento 2 em relação ao Experimento 1, sugerindo que nas presentes condições experimentais a identificação da fonte sonora é mais prontamente detectada do que a diferença de frequência dos estímulos alvo.

Em conjunto os resultados obtidos mostram que o engajamento e manutenção de recursos atencionais longo do tempo variam em função da natureza periférica ou simbólica do estímulo alvo utilizado. A variação da frequência sonora dos estímulos alvo apresentados após uma sequência de estímulos não informativos também influencia o desempenho dos animais.

ABSTRACT

The influence of attention in decision making processes is usually evaluated using two-alternative choice tasks in which the subjects react relying on detection and discrimination of two discrete stimuli. The possibilities of manipulating attentional demands in this kind of task is relatively restricted. The experimental design employed in the present experiments aimed at providing ways to manipulate the attentional demands during performance of an auditory task. This was achieved by presenting variable sequences of non-informative 6 kHz beeps, bilaterally, followed by one distinctive (either 3 or 10 kHz) informative beep presented either (1) bilaterally such that the **frequency** identifies the required response (Experiment 1) or (2) unilaterally such that the **place** of presentation identifies the required response (Experiment 2).

In Experiment 1 data showed a decrease in both reaction times for target stimuli and percentage of commission errors as a function of the number of non-informative stimuli. These effects occurred early in training for both, 3 and 10 kHz target stimuli, and only for 10 kHz target stimulus after reversal of training. Interestingly, reaction times for 10 kHz target stimuli were longer relative to those seen for 3 kHz target stimuli. In contrast, reduction of the percentage of commission errors was stronger in trials using 10 kHz target stimuli.

In Experiment 2 reaction times increased as a function of the increase in the number of non-informative stimuli. In addition, reaction times for 10 kHz target stimuli presented in the left side were longer as compared to both 10 kHz target stimuli presented in the right side and 3 kHz stimuli presented in both sides. Congruently, a smaller percentage of correct responses and a greater percentage of commission errors were seen when the 10 kHz target stimuli were presented in the left side.

The percentage of correct responses and reaction times reduction were greater in the Experiment 2 as compared to Experiment 1, suggesting that in the present experimental conditions, identification of the place for stimulus presentation is prompter as compared to the difference in the frequency of the target stimuli.

Together these results show that engagement and maintenance of attentional resources along time vary as a function of the peripheral and symbolic nature of the target stimuli. The frequency of target stimuli presented after a variable sequence of non-informative stimuli also interferes in performance of the subjects.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

dB - decibéis

Hz - Hertz

kHz – kilohertz

cm – centímetros

LED – diodo emissor de luz

ms – milissegundos

SAS – Sistema Atencional Supervisor

ANOVA – análise de variância

TR – tempo de reação

TM – tempo de movimento

1. Introdução

O ambiente em que vivemos é fonte de enorme quantidade de estímulos, informações presentes nesse ambiente sob as mais variadas formas de energia (mecânica, luminosa, térmica e química). Como fruto da interação com o ambiente, determinados tipos de energia são simultaneamente captados por receptores sensoriais, que as transformam em potenciais elétricos. Ao serem transformadas em uma linguagem compatível com o funcionamento do sistema nervoso, essas informações seguem por canais sensoriais e vias neurais específicas destinadas ao processamento preferencial de cada uma das modalidades sensoriais. Ao longo dessas vias, diferentes mecanismos de integração entram em ação, possibilitando o processamento dos diversos aspectos de um estímulo ambiental.

O processamento de estímulos ambientais é fundamental para que animais possam extrair informações sobre o ambiente no qual estão inseridos. Tais informações permitem a eles que elaborem e executem comportamentos básicos para sua sobrevivência, como por exemplo, a locomoção, busca por alimentos, prevenção e fuga contra predadores e até mesmo a reprodução.

Assim como outros estímulos ambientais, o som é essencial para a sobrevivência de muitos seres vivos. A evolução de um sistema sensorial capaz de processar o som confere a alguns seres vivos uma vantagem adaptativa muito grande, pois além de possibilitar a extração de informações sobre o meio, mesmo na ausência de informação visual, estímulos sonoros compõe também a base da comunicação para muitas espécies (Yost, 1991; Yost, 2008).

O som particularmente é um estímulo ambiental cuja própria definição está atrelada à sua percepção. Ele é produzido através de um padrão específico de vibrações de uma fonte sonora. Essas vibrações geram movimentos de compressão e descompressão de partículas de matéria capazes de estimular o sistema auditivo, desencadeando sua percepção. Quando uma fonte sonora produz um padrão periódico de vibração de partículas físicas ela gera uma onda sonora, que na maioria das vezes está sujeita as propriedades de ressonância dessa fonte (Lent, 2005).

Uma onda sonora por sua vez, é caracterizada pela sua frequência, intensidade e atributos temporais (Yost, 1991; Yost, 2008), sendo ela capaz de se propagar por longas distâncias de sua fonte de origem. De forma geral, a natureza física dessas ondas carrega consigo informações a respeito da identidade, do estado físico e da própria localização de sua fonte de origem, bem como informações sobre o ambiente no qual esse estímulo sonoro foi originado e irradiado (Lewis e Fay, 2004).

Muitos animais são potencialmente capazes de, através das ondas sonoras que chegam aos seus sistemas auditivos, detectar e discriminar a frequência e intensidade sonora, bem como os padrões temporais desses estímulos. Após algumas análises um pouco mais sofisticadas seria possível inclusive estabelecer a direção e a distância aproximada de sua fonte de origem. Isso quer dizer que, com base no processamento de atributos físicos e temporais de um estímulo sonoro, seria plausível gerar inferências sobre suas fontes de origem, bem como sobre o ambiente ao redor dessas fontes e ao redor de si mesmo. Interessantemente, essa capacidade que alguns animais, incluindo os seres humanos, têm de gerar e processar inferências sobre uma fonte sonora estaria associada à habilidade de determinar e segregar um estímulo sonoro dos demais outros sons que chegam simultaneamente ao sistema auditivo (Lewis e Fay, 2004).

Nessa perspectiva, o processamento de informações acústicas, bem como a determinação e segregação de suas fontes sonoras são estudados sob o ponto de vista da percepção auditiva, através da qual, grosso modo uma representação mental coerente e funcional do ambiente é gerada com base na entrada de informações sensoriais de natureza auditiva. Estudos dessa área visam identificar os mecanismos através dos quais sistemas sensoriais agrupam e categorizam informações auditivas captadas simultaneamente e/ou sequencialmente pelos órgãos sensoriais para formar representações mentais coerentes correspondentes a diferentes objetos no ambiente. De maneira geral, os processos através dos quais informações auditivas são categorizadas e agrupadas em diferentes representações mentais são denominados “análise de uma cena auditiva” ou “formação de uma imagem auditiva” (Bregman, 1990; Yost, 1991; Yost, 2008).

O uso e processamento de informações de natureza auditiva implicam na existência de um sistema composto por duas partes. Uma delas estaria envolvida na elaboração propriamente dita de representações mentais do mundo externo, que por sua vez estariam relacionadas à própria determinação e segregação de fontes sonoras. Dentro deste contexto, um importante processo envolvido na construção de uma representação mental estaria relacionado à decisão sobre que parte da estimulação sensorial contém as informações mais representativas sobre o ambiente, i.e., que parte da informação a ser processada representaria melhor o ambiente. A combinação adequada de informações sensoriais fornece um importante valor preditivo para as inferências que serão geradas a partir dessas representações mentais (Bregman, 1990; Lewis e Fay, 2004).

Outra parte desse sistema envolvendo o processamento de informações ambientais estaria mais relacionada ao uso que é feito dessas informações. Ela seria responsável por atribuir consequências práticas as tais representações mentais, extraindo delas informações úteis para a elaboração e execução de planos e ações adequados em um determinado contexto (Bregman, 1990; Sheft, 2008).

Identificar uma fonte sonora, bem como segregá-la das demais fontes de estímulos ambientais presentes em um mesmo contexto seria uma tarefa mais simples se ela produzisse exatamente o mesmo som a todo o instante. No entanto, é preciso considerar que no mundo os eventos são dinâmicos e não estáticos. Um estímulo produzido por uma fonte sonora pode variar amplamente de um instante para o outro, de um lugar para o outro. As mais diversas fontes sonoras presentes em um ambiente, somado aos inúmeros estímulos que podem emitir, produzem um ambiente de enorme riqueza acústica (Asari *et al.*, 2006; Lutfi, 2008).

Para muitos animais que dependem dessas informações para sobreviverem, a complexidade sonora de um ambiente impõe um desafio perceptual relacionado à interpretação de informações sonoras com base na composição de frequências, intensidade e padrões temporais de uma onda sonora. Isso significa que, além de detectar um estímulo sonoro e sua fonte de origem, com base em atributos físicos de uma onda sonora, haveria ainda a necessidade de discrimina-los e segrega-los de outros estímulos e fontes presentes em um mesmo contexto. Assim, para que uma inferência gerada com base em um estímulo sonoro seja de fato funcional, ela deve analisar também qual parte dos estímulos totais captados pelo sistema auditivo deve ser atribuída a uma determinada fonte sonora e que parte não (Lewis e Fay, 2004).

Somente a análise de atributos físicos de um estímulo sonoro, realizado ainda nos estágios iniciais do processamento da informação, não seria suficiente para que o sistema auditivo como um todo pudesse detectar e segregar um estímulo sonoro e sua fonte de origem dos demais estímulos e fontes sonoras presentes em um contexto. Para que a informação auditiva seja reunida e a identificação completa de um estímulo seja feita, a percepção auditiva dependeria também de mecanismos de ponderação e julgamento categórico das informações ambientais e posterior agrupamento delas (Gold e Heekeren, 2014; Glimcher, 2014).

Seria interessante considerar que a análise de estímulos auditivos é também influenciada por processos cognitivos de alto nível que ocorrem nas vias descendentes de processamento da informação (Bregman, 1990; Feng e Ratnam, 2000). Isso implica

em dizer que o processamento de estímulos sonoros estaria sujeito também à experiência prévia e às expectativas do ouvinte, e dependeria também de seus níveis de engajamento atencional, bem como da sua capacidade de selecionar e priorizar informações que receberão um processamento preferencial por meio da orientação da atenção.

Considerando a vasta quantidade de estímulos ambientais captados simultaneamente por nossos órgãos sensoriais a todo instante, algumas teorias admitem que o sistema nervoso seria incapaz de processar plenamente todas essas informações. Diante dessa capacidade limitada de processamento, extrair informações e gerar inferências sobre o ambiente através de estímulos sonoros provenientes desse ambiente se torna um desafio maior ainda. Por esse motivo, em determinados contextos, alguns estímulos acabam se tornando mais relevantes para o desempenho de um comportamento em detrimento de outros (Luck e Vecera, 2002).

Teorias sobre atenção admitem que a seleção de determinados estímulos, paralelamente à rejeição ou inibição de outros, faculta um processamento mais eficiente dos estímulos selecionados, o que não seria possível caso o sistema nervoso processasse simultaneamente todos os estímulos presentes. Sob essa perspectiva, funções atencionais atuam selecionando ou priorizando determinadas informações para processamento adicional (Anderson, 1987; Sarter *et al.*, 2001; Luck e Vecera, 2002; Helene e Xavier, 2003).

Nesse contexto, o processamento de informações ambientais de natureza auditiva vai para além dos aspectos perceptuais envolvidos na detecção, discriminação e segregação dos estímulos sonoros e suas fontes de origem. Parece plausível supor que funções atencionais também estão envolvidas nesse procedimento, de forma que haveria aumento na capacidade de detecção e discriminação dos estímulos sonoros, bem como um aumento na preparação motora e seletividade das respostas a esses estímulos. Seria possível ainda que os ouvintes pudessem processar as informações acústicas mais relevantes e ignorar os demais estímulos não relevantes (Bregman, 1990; Feng e Ratnam, 2000).

Mecanismos básicos da discriminação de frequências sonoras

De maneira geral, estudos sobre a percepção auditiva baseiam-se na ideia de que o processamento de informações acústicas, bem como a determinação e segregação de suas fontes sonoras seriam em partes gerenciadas por uma capacidade inata dos sistemas auditivos processarem aspectos específicos de um estímulo sonoro. De acordo com essa ideia, a segregação primitiva, tal como é denominada, ocorreria de forma automática e estaria pautada no processamento e análise de certas propriedades físicas dos estímulos sonoros que independentemente do ambiente e do receptor desses estímulos permaneceriam constantes.

Seres vivos que dependem do processamento de estímulos sonoros para sua sobrevivência se deparam constantemente com os mais variados sons nos mais variados ambientes. Uma cidade, por exemplo, emite sons muito diferentes de uma floresta, no entanto, propriedades físicas que determinam a frequência, intensidade e determinados padrões temporais dos estímulos sonoros permanecem constantes e é justamente no processamento desses atributos que os sistemas auditivos se baseiam. Na medida em que ocorre já nos estágios iniciais do processamento da informação auditiva requerendo desta forma mecanismos neurofisiológicos de níveis inferiores, a segregação primitiva não dependeria, em princípio, de funções cognitivas mais sofisticadas como aprendizagem e atenção (Bregman, 1990).

A habilidade de analisar e processar estímulos sonoros com base na sua frequência é uma das propriedades mais importantes do funcionamento do sistema auditivo de mamíferos (Talwar and Gerstein, 1998). A percepção da mudança no padrão de frequência sonora depende justamente da capacidade do sistema auditivo de identificar e discriminar diferentes frequências ao longo do tempo (Sek e Moore, 1995; Roverud, 1999). A discriminação de frequências sonoras propriamente dita é realizada já nos estágios iniciais do processamento neural da informação captada pelo órgão receptor da audição, é justamente nessa fase analítica do processamento que são extraídas diferentes características do som como a própria frequência, intensidade, timbre e localização (Fay, 1992).

Ondas sonoras que chegam ao ouvido são canalizadas através do ouvido externo e ouvido médio, causando uma vibração na membrana timpânica. Tais vibrações produzem também pequenas ondas no fluido do ouvido interno, a endolinfa, cujo

movimento produz vibrações na membrana basilar, mas não na membrana tectorial, pois esta possui uma estrutura mais rígida. Ao longo da membrana basilar estão posicionadas células ciliadas dotadas de mecanorreceptores auditivos, altamente sensíveis a vibrações. Sobre esses mecanorreceptores está a membrana tectorial, que por ser mais rígida, é menos sensível a vibrações.

Tanto as membranas tectorial e basilar quanto as células ciliadas estão localizadas dentro da cóclea, o órgão receptor do sistema auditivo propriamente dito. É nessa estrutura que ocorre a transdução e a codificação neural, i.e., um sinal mecânico que causa vibrações sonoras é convertido em um sinal neural. Vibrações produzidas na membrana basilar causam o deslocamento das células ciliadas, gerando desta forma potenciais de ação, que através da alternância periódica de despolarizações e hiperpolarizações representam as oscilações de ondas vibratórias sonoras. (Robles e Ruggero, 2001; Lent, 2005; Gazzaniga *et al.*, 2006).

A dinâmica de vibração da membrana basilar possui características mecânicas intrínsecas a sua própria composição, que se caracteriza por ser uma estrutura mais estreita e rígida na base do que no ápice da cóclea. Desta forma, frequências mais altas, relacionadas a sons mais agudos, fazem vibrar as regiões da membrana basilar mais próximas a base da cóclea, mas são incapazes estimular as regiões próximas ao ápice. Por outro lado, frequências mais baixas, relacionadas aos sons mais graves, estão relacionadas à vibração de porções mais próximas ao ápice da membrana basilar, e não das porções mais basais dela.

Baseado na dinâmica de vibração da membrana basilar, BéKésy (1960), propôs o conceito de tonotopia, onde a informação sobre a frequência sonora de um estímulo seria representada por um padrão espacial de estimulação ao longo da extensão da membrana basilar. Sob essa perspectiva, a discriminação da frequência sonora propriamente dita seria realizada através da análise da mudança no padrão espacial de estimulação ao longo da membrana basilar (Fay, 1992). Em outras palavras, a mudança de frequência sonora seria detectada em virtude da mudança da distribuição espacial da atividade neural produzida pelos mecanorreceptores ao longo da membrana basilar (Sek e Moore, 1995).

O conceito de tonotopia se estende também para as fibras do nervo e neurônios da maioria das regiões do sistema nervoso central que fazem parte do sistema auditivo. Assim, a identificação de frequências sonoras seria realizada em princípio na membrana basilar, que em função da frequência do som incidente vibra porções específicas dela.

Consequentemente, essas vibrações ativariam apenas os receptores localizados na região estimulada, bem como as fibras auditivas correspondentes a esses receptores que originam o nervo auditivo (Robles e Ruggero, 2001; Lent, 2005).

O sinal neural produzido pelos mecanorreceptores é conduzido através de fibras ascendentes que se conectam com o córtex auditivo por meio de estágios sinápticos em todas as divisões do sistema nervoso central: bulbo, ponte, mesencéfalo, diencéfalo e córtex cerebral. Resumidamente, no primeiro estágio sináptico as fibras nervosas inervam os núcleos cocleares, ao nível do bulbo. Neurônios do núcleo coclear ventral projetam-se para o complexo olivar superior. Algumas fibras do núcleo coclear dorsal passam pelo complexo olivar superior sem estabelecer conexões sinápticas com ele e se conectam diretamente com o colículo inferior, situado no mesencéfalo. No entanto, porções do complexo olivar superior também emitem axônios até o mesencéfalo, atingindo desta forma o colículo inferior, que por sua vez é uma região onde convergem todas as fibras auditivas ascendentes originadas em estágios anteriores. Do mesencéfalo as fibras auditivas projetam-se para o tálamo, no núcleo geniculado medial. Finalmente, porções ventrais do núcleo geniculado medial emitem fibras até o lobo temporal do córtex cerebral, onde se situam substratos neurais que desempenham funções auditivas (Lent, 2005; Gazzaniga *et al.*, 2006).

Tarefas comportamentais envolvendo discriminação auditiva de frequências sonoras

Do ponto de vista comportamental, a habilidade com que o sistema auditivo identifica diferentes frequências sonoras pode ser medida através de estudos que buscam determinar qual seria a alteração mínima necessária que a frequência sonora de um estímulo deve sofrer para que seja possível detectar essa alteração. A essa diferença mínima na alteração da frequência de estímulos sonoros é atribuído o termo limiar de detecção, ou, em inglês, *threshold*. De forma geral, a metodologia desses estudos envolve a apresentação sucessiva de estímulos sonoros com diferentes frequências entre eles. A diferença mínima entre essas frequências que um sujeito experimental consiga detectar consiste no limiar de detecção (Fay, 1992; Sek e Moore, 1995; Syka *et al.*, 1996; Talwar and Gerstein, 1998).

Em um experimento de discriminação de auditiva feito por Sek e Moore (1995), os autores utilizaram dois métodos diferentes de apresentação dos estímulos sonoros

para avaliar o limiar de detecção da alteração de suas frequências sonoras em seres humanos.

O primeiro método envolvia a apresentação consecutiva de dois estímulos sonoros com frequências distintas em relação a uma frequência central. Não importando se era o primeiro ou o segundo estímulo ser apresentado, um desses estímulos tinha sempre uma frequência central e era apresentado em todas as tentativas, funcionando como uma espécie de estímulo de referência. Já o outro estímulo tinha uma frequência que variava proporcionalmente em relação à frequência central do estímulo de referência. Considerando o aumento ou redução da frequência sonora dos estímulos em relação à frequência central, os voluntários deveriam indicar qual dos dois estímulos apresentados tinha a maior frequência sonora.

O segundo método envolvia a apresentação de dois pares de estímulos sonoros, podendo suas frequências ser diferentes no primeiro par ou no segundo par de estímulos. Ou seja, três dos quatro estímulos apresentados tinham a mesma frequência ou, frequência central como os autores denominam. Neste caso, o segundo estímulo apresentado ou o quarto, poderiam ter uma frequência maior em relação à frequência central dos demais estímulos. Basicamente nessa tarefa os voluntários deveriam identificar qual dos dois pares tinham estímulos com frequência sonora diferente entre si.

Em ambos os métodos os estímulos foram apresentados no ouvido preferencial dos voluntários com uma intensidade de 70 dB e suas frequências centrais poderiam ser de 0,25, 0,5, 1, 2, 4, 6 e 8 kHz. Ao longo das tentativas a variação da frequência dos estímulos sonoros em relação à frequência central se dava da seguinte forma: a cada três respostas consecutivas corretas havia uma redução da frequência do estímulo diferente na proporção de 1,4% em relação à frequência central e a cada resposta incorreta havia um aumento da frequência do estímulo diferente na proporção de 1,4% em relação à frequência central. Resumidamente, os autores concluíram que o limiar de discriminação da alteração das frequências aumenta conforme aumenta o valor da frequência central. Em outras palavras, quanto maior a frequência central, maior teria que ser a diferença entre a frequência do estímulo a ser comparado e a frequência central para que os sujeitos fossem capazes de notar a alteração na frequência dos estímulos.

A habilidade com que ratos discriminam a alteração no padrão de frequência sonora de estímulos pode ser avaliada em uma tarefa proposta por Syka e colaboradores

(1996). Segundo os autores, quanto menor é a diferença entre o estímulo padrão e o estímulo de comparação, mais difícil é a tarefa de discriminação das frequências sonoras, portanto, menor a taxa de respostas corretas.

A dinâmica de apresentação dos estímulos e as respostas comportamentais requeridas dos animais não diferem muito das tarefas de discriminação feitas com humanos. Neste experimento cada tentativa se iniciava assim que os animais pressionassem uma barra, o que provocava a apresentação imediata de dois estímulos sonoros consecutivamente, um estímulo padrão e um estímulo de comparação. Cada um deles tinha 1 segundo de duração com 300 milissegundos de intervalo entre eles. A frequência dos dois estímulos poderia ser igual ou diferente. A intensidade dos dois era de 50 dB. Os animais deveriam pressionar a barra de resposta durante a apresentação do segundo estímulo sonoro caso sua frequência fosse diferente da frequência do primeiro estímulo. Caso a barra de resposta fosse pressionada durante a apresentação de um segundo estímulo idêntico ao primeiro, a resposta era classificada como sendo um falso alarme. Caso os animais pressionassem prematuramente a barra durante a apresentação do primeiro estímulo, a resposta também estaria errada. O número de tentativas em cada sessão variava entre 100 e 150, sendo que em metade delas o segundo estímulo era diferente do primeiro. As frequências utilizadas para o estímulo padrão (f) (primeiro estímulo apresentado) foram de 0,5, 1, 2, 4, 8, 16, 32 e 64 kHz. O estímulo de comparação (Δf) era determinado a partir de um acréscimo ($+\Delta f$) ou decréscimo ($-\Delta f$) na frequência do estímulo padrão. Foram adotados cinco valores diferentes para o acréscimo e decréscimo das frequências em relação ao estímulo padrão. Tanto os valores de acréscimo ($+\Delta f$), quanto os valores de decréscimo ($-\Delta f$) estavam entre 30-40% da frequência inicial do estímulo padrão (Syka *et al.*, 1996).

De modo geral, essas e muitas outras pesquisas se propuseram a investigar processos neurais e comportamentais relacionados à codificação e análise de atributos físicos dos estímulos sonoros e sensações produzidas por essas propriedades físicas de um estímulo sonoro. Dentro desse contexto, muitas dessas pesquisas foram feitas no intuito de identificar quais atributos físicos ou elementos de um som proveniente de uma fonte sonora seriam preservados no código neural e que poderiam ser utilizados no processo de detecção e segregação de uma fonte sonora de outra (Bregman, 1990; Yost, 1991; Yost, 2008).

Sob a perspectiva do estímulo sonoro, bem como a forma pela qual é capaz de estimular o sistema auditivo, os resultados provenientes desses estudos mostram que a

representação neural elaborada com base nos atributos físicos de um estímulo sonoro é sistematicamente processada ao longo das vias auditivas ascendentes, onde as informações sobre a frequência, padrões temporais e espaciais são integradas, possibilitando assim a extração de componentes relevantes para a execução de determinados comportamentos (Feng e Ratnam, 2000).

Por si só o processamento ascendente realizado nas vias auditivas baseado somente em aspectos físicos de um estímulo sonoro seria insuficiente para que o sistema auditivo como um todo pudesse detectar e segregar um estímulo sonoro e sua fonte de origem, dos demais estímulos e fontes sonoras presentes em um determinado contexto. Mais do que discriminar a frequência de estímulos sonoros, identificar seus padrões temporais e espaciais, é preciso agrupar essas informações, categoriza-las e dar um significado a elas. Para tanto, outros aspectos devem ser considerados no processo envolvendo a percepção de um estímulo e de sua fonte sonora (Bregman, 1990).

Nesse sentido, o processamento e análise de informações auditivas dependeriam também do agrupamento e categorização perceptual das informações provenientes das vias ascendentes, e seriam modulados por processos cognitivos de alto nível, que por sua vez ocorreriam nas vias descendentes de processamento da informação. Isso significa dizer que o processamento e análise de estímulos sonoros estariam sujeitos também à experiência prévia do ouvinte, às expectativas geradas com base nessa experiência pregressa e dependeria também dos níveis de engajamento atencional. Dessa maneira, processos cognitivos de alto nível proporcionariam um aumento na capacidade de detecção e discriminação dos estímulos sonoros, bem como um aumento na seletividade das respostas a esses estímulos. Seria possível ainda que os ouvintes pudessem processar as informações acústicas mais relevantes e ignorar os demais estímulos não tão relevantes assim (Bregman, 1990; Feng e Ratnam, 2000).

Dentro desse contexto, interpretar um ambiente e gerar inferências sobre ele com base em representações mentais elaboradas a partir da composição de frequências, intensidade e padrões temporais de um estímulo sonoro seria um processo que envolveria essencialmente o agrupamento e categorização de informações. Ou seja, estabelecer a direção e a distância aproximada da fonte de origem de um estímulo sonoro, discriminar e segregar esse estímulo de outros estímulos e fontes sonoras presentes no mesmo contexto, estabelecer qual parte dos estímulos totais captados pelo sistema auditivo corresponde a uma determinada fonte sonora e que parte não, extrair informações úteis para a elaboração e execução de planos motores adequados em um

determinado contexto, são processos que envolvem um julgamento categórico acerca das informações sensoriais captadas pelo sistema auditivo, tendo desta forma, um caráter iminentemente deliberativo e de ponderação sobre informações sensoriais incompletas ou muitas vezes ambíguas (Gold e Heekeren, 2014; Glimcher, 2014).

O agrupamento e categorização de informações auditivas que levam a formação de uma representação mental funcional e coerente sobre o ambiente exterior são processos que podem ser entendidos sob a ótica da decisão perceptual, que inclusive, pressupõe a influência exercida por aspectos cognitivos de alto nível como experiência prévia do ouvinte, suas expectativas e, sobretudo seus níveis de engajamento atencional.

Tomada de decisão perceptual

A capacidade de tomar decisões, fazer escolhas, executar ações efetivas para alcançar um objetivo ou propósito e avaliar as consequências dessas ações são fundamentais para a sobrevivência. Do ponto de vista cognitivo, a decisão é um processo deliberativo que envolve um grau de incerteza e a ponderação de informações relacionadas às várias possibilidades de ação, propósito ou objetivo definido num determinado contexto. O processo decisório atua na avaliação e seleção de uma dentre essas várias possibilidades em curso, resultando desta forma em uma escolha, que por sua vez seria baseada no tal propósito ou orientada a um objetivo definido (Romo e Salinas, 2001; Schall, 2001; Gold e Shadlen, 2007; Glimcher, 2014).

Fazer uma escolha e executar uma ação dentre um conjunto de possibilidades de escolhas e ações com base no julgamento e agrupamento categórico de informações é a essência da tomada de decisão perceptual. Em outras palavras, o processo pelo qual a informação é analisada, interpretada e a forma como é capaz de influenciar a escolha e execução de um comportamento orientado a um determinado propósito é o que define a tomada de decisão perceptual (Heekeren *et al.*, 2008).

A essência deste processo reside na capacidade do sistema nervoso de criar representações mentais sobre informações ambientais, avaliar e formar um julgamento categórico acerca dessas evidências, o que possibilitaria o agrupamento dessas informações e a escolha e execução de uma ação apropriada. Nesse sentido, a tomada de decisão perceptual dependeria do acúmulo e comparação dessas evidências sensoriais, e seria realizada propriamente dita quando tais evidências alcançassem um limiar,

corroborando ou refutando as possíveis alternativas de interpretação e categorização dessas informações sensoriais (Gold e Shadlen, 2000; Gold e Shadlen, 2002; Heekeren *et al.*, 2008; Noppeney *et al.*, 2010).

As ideias que fundamentam o conceito de tomada de decisão perceptual emergiram inicialmente de estudos envolvendo o registro unitário da atividade eletrofisiológica de neurônios de macacos desempenhando tarefas de discriminação somatossensorial e discriminação visual. Basicamente nesses estudos são apresentados aos animais estímulos sensoriais ambíguos, que por sua vez, devem ser agrupados em uma dentre duas categorias perceptuais distintas (ver adiante). De forma geral, o que os pesquisadores fazem é traçar correlações entre a atividade neural e o comportamento discriminatório e de escolha dos sujeitos experimentais na tarefa (Newsome *et al.*, 1989; Salzman *et al.*, 1990; Shadlen *et al.*, 1996; Romo *et al.*, 1998).

Tarefas de discriminação de estímulos táteis são frequentemente utilizadas nos estudos envolvendo os domínios somatossensoriais da tomada de decisão perceptual. Nessa tarefa um estimulador mecânico é capaz de produzir estímulos táteis com diferentes frequências oscilatórias. Basicamente, os sujeitos experimentais devem decidir qual dentre dois estímulos apresentados sequencialmente possui a maior frequência de oscilação. Cada estímulo está relacionado a um botão de resposta, e assim que o estímulo com maior frequência for identificado, o botão correspondente deve ser pressionado.

Alternativamente, aspectos visuais da tomada de decisão perceptual são investigados através de tarefas envolvendo a discriminação da direção para a qual inúmeros pontos em uma tela estão se movimentando. Nessa tarefa os sujeitos experimentais são posicionados em frente a uma tela contendo um círculo com inúmeros pontos em seu interior. Ao lado desse círculo estão posicionados também um alvo do lado esquerdo e um alvo do lado direito. Os pontos no interior do círculo podem se movimentar ao mesmo tempo tanto para o lado do alvo esquerdo quanto para o lado do alvo direito. Neste caso os sujeitos experimentais devem decidir para qual lado a maioria dos pontos estão se movimentando. A decisão tomada pelos animais é informada através de um rápido movimento do olho para o alvo correspondente a direção de movimentação dos pontos ou então através de um botão também correspondente ao lado escolhido.

Shadlen e colaboradores (1996), propuseram que do ponto de vista neural, a decisão perceptual seria realizada através da análise e comparação das taxas de disparos

de diferentes populações de neurônios sensoriais de baixo nível que são seletivamente sensíveis a diferentes categorias perceptuais. Em outras palavras, esses neurônios sensoriais seriam estimulados por características específicas de estímulos ambientais, como por exemplo, sua forma, cor, orientação e direção de movimentação, frequência sonora entre outras categorias perceptuais, e considerando que a atividade eletrofisiológica desses neurônios muda gradualmente em função de alterações também graduais nos atributos físicos de um estímulo sensorial (Freedman *et al.*, 2002), pode-se atribuir à comparação da atividade dessas populações de neurônios sensoriais um mecanismo basal através do qual regiões corticais de alto nível computam a decisão perceptual.

De acordo com esta ideia, a decisão perceptual relacionada à discriminação somatossensorial do estímulo tátil de maior frequência oscilatória, seria formada através da análise comparativa entre a atividade da população de neurônios sensoriais sensíveis à baixa frequência oscilatória do estímulo tátil e a atividade da população de neurônios sensoriais sensíveis à alta frequência oscilatória dos estímulos táteis. Já na tarefa envolvendo a discriminação da direção para a qual os pontos se movimentam na tela, a decisão seria tomada a partir cômputo da diferença entre as taxas de disparos dos neurônios sensoriais sensíveis a movimentos dos pontos para o lado esquerdo e as taxas de disparos dos neurônios sensíveis a movimentos para o lado direito. Neste caso, a população de neurônios sensoriais com a maior taxa de disparos determinaria a escolha dos animais.

Baseados em estudos que revelam o envolvimento de regiões cerebrais de alto nível em primatas, como por exemplo, a porção dorso-lateral do córtex pré-frontal, no mecanismo basal de processamento de decisões perceptuais através da comparação da atividade de diferentes populações de neurônios sensoriais de baixo nível e seletivamente sensíveis a atributos específicos de estímulos sensoriais, Heekeren e colaboradores (2004), propuseram um experimento envolvendo a discriminação e categorização de imagens com humanos e o registro de atividade cerebral através da ressonância magnética funcional. Nesse experimento eram apresentadas aos voluntários, sentados em frente a um computador, imagens nítidas ou borradas de uma face e de uma casa. Os voluntários deveriam decidir se a imagem apresentada a eles correspondia a uma face ou a uma casa.

Com isso, foi avaliada a hipótese de que haveria um mecanismo similar em decisões mais complexas no cérebro humano, e quais substratos neurais estariam

envolvidos nesse mecanismo. Os resultados mostram que o nível de atividade cerebral de porções distintas na via visual ventral era inversamente proporcional ao nível de ruído das imagens, possibilitando desta forma que se explorasse a ideia de que imagens de casas e faces ativam seletivamente regiões distintas da porção ventral do córtex temporal (Ishai *et al.*, 1999). Além disso, os autores observaram que a atividade cerebral da porção dorso-lateral do córtex pré-frontal esquerdo mostrou-se mais elevada durante as decisões fáceis (envolvendo imagens nítidas) do que durante as decisões mais difíceis (envolvendo imagens borradas).

Os autores concluem que além da atividade cerebral predizer o desempenho comportamental dos voluntários na tarefa, a comparação da atividade de diferentes populações de neurônios seletivos que é realizada em regiões de alto nível, como por exemplo, na porção dorso-lateral do córtex pré-frontal, pode compor um mecanismo de tomada de decisão perceptual em cérebros humanos (Heekeren *et al.*, 2004).

Estudos como esses citados acima e tantos outros presentes na literatura indicam que a estrutura neural do processo da tomada de decisão perceptual seria composto por quatro módulos com atribuições distintas, funcionamento paralelo, mas com interação entre eles (Heekeren *et al.*, 2008).

O primeiro módulo seria responsável pela produção, acúmulo e comparação de evidências sensoriais. Seria justamente esse módulo o principal responsável pelo mecanismo basal de comparação da atividade de diferentes populações de neurônios sensoriais de baixo nível citado anteriormente (Shadlen *et al.*, 1996; Salzman *et al.*, 1990; Romo *et al.*, 1998; Heekeren *et al.*, 2008). A comparação de evidências sensoriais propriamente ditas seria realizada em estruturas corticais de alto nível, cujas taxas de disparos aumentam gradualmente e permanecem elevadas até que uma resposta seja emitida.

Interessantemente, Heekeren e colaboradores (2004), demonstram que o pico de atividade dessas regiões corticais de alto nível ocorre no exato momento correspondente à execução motora da tarefa, i.e., no momento e que os animais discriminaram o objeto. Existiria nesse sentido um limiar de decisão, um determinado nível atingido de atividade eletrofisiológica através do qual fosse possível decidir, inequivocamente, a qual categoria perceptual um determinado estímulo pertenceria. Dada essa relação direta entre o comportamento apresentado pelos sujeitos na tarefa e a atividade neural de estruturas corticais de alto nível, como por exemplo, o córtex somatossensorial e regiões

de domínio visual, alguns autores estabelecem uma relação causal entre a atividade neural dessas regiões corticais e o comportamento de escolha (Heekeren *et al.*, 2008).

Haveria também um módulo responsável pelo planejamento, seleção e execução de uma resposta motora através do recrutamento de neurônios de áreas pré-motoras e motoras. Além disso, esse módulo promoveria a sinalização das possíveis escolhas a serem feitas relacionando evidências sensoriais com as possíveis respostas comportamentais a serem dadas a essas evidências. Interessantemente, substratos neurais responsáveis pelas ações motoras decorrentes de um processo decisório são os mesmos substratos envolvidos nas operações que comparam a atividade eletrofisiológica de neurônios sensoriais. Em outras palavras, tanto a formação de uma decisão quanto a elaboração da resposta comportamental compartilham os mesmos substratos neurais quando o processo decisório está atrelado a um movimento específico (Gold e Shadlen, 2000; Gold e Shadlen, 2003; Heekeren *et al.*, 2008).

Considerando que consequências do processo decisório se manifestam comportamentalmente, quando erros ou desvios de um plano inicial são detectados, o comportamento relacionado a decisões carece de ajustes. Para que o desempenho seja maximizado e ao mesmo tempo flexível, haveria um terceiro módulo responsável pelo monitoramento dos resultados e consequências de uma decisão. Embora tais processos neurais não tenham sido ainda totalmente determinados, alguns estudos sugerem que a porção anterior do córtex cingulado seria fundamental no registro de erros cometidos e sinalização da necessidade de ajustes comportamentais (Shidara e Richmond, 2002; Ito *et al.*, 2003; Heekeren *et al.*, 2008).

Por fim, um quarto módulo seria responsável pela detecção de dificuldades e incertezas relacionadas às evidências sensoriais, o que levaria ao recrutamento de mais recursos atencionais para o processamento da informação. Outro componente fundamental relacionado a esse módulo seria a memória operacional, que por sua vez realizaria a comparação entre as informações sensoriais correntes captadas pelos sistemas sensoriais e as informações já armazenadas na memória (Heekeren *et al.*, 2008).

Nesse sentido, o processo pelo qual representações mentais são geradas, a forma como essas evidências sensoriais são interpretadas, categorizadas e agrupadas, e por fim a própria influência que todo esse processo exerce na escolha e execução de comportamentos orientados a um determinado propósito, dependeria diretamente da orientação e dos níveis de engajamento atencional e também da capacidade do sistema

nervoso estabelecer relações entre informações sensoriais correntes e informações previamente armazenadas nos sistemas de memória de longo prazo.

Memória operacional e recursos atencionais

O modelo de memória operacional foi concebido por Baddeley e Hitch (1974) para caracterizar o arquivamento temporário, gerenciamento e manipulação de informações privilegiando a relevância e utilidade delas para o desempenho de tarefas cognitivas. Inicialmente a memória operacional foi subdividida em três componentes: uma alça vísuo-espacial, uma alça fonológica e uma central executiva correspondente ao sistema atencional supervisor (Baddeley, 1986; Baddeley, 1992). Mais tarde um quarto componente denominado retentor episódico foi adicionado ao modelo (Baddeley, 2000).

A alça vísuo-espacial estaria relacionada ao arquivamento temporário e manipulação de informações de natureza visual, tendo um componente referente à retenção de informações como cor e formato e outro componente relacionado à retenção da localização espacial. A alça fonológica estaria relacionada ao arquivamento temporário e manipulação de informações de natureza auditiva. Caso uma determinada informação seja de grande relevância, ela pode ser mantida temporariamente no retentor episódico, ou então, arquivada permanentemente na memória de longa duração. Embora o retentor episódico tenha capacidade limitada, ele seria capaz de associar as informações da alça fonológica e da alça vísuo-espacial e integrar essas informações a memória de longa duração.

Tanto o arquivamento temporário quanto o gerenciamento e manipulação de informações relevantes na alça vísuo-espacial e na alça fonológica seriam controlados por uma central executiva denominada sistema atencional supervisor (SAS). O funcionamento da central executiva estaria relacionado à atividade da porção dorso-lateral do córtex pré-frontal, dada a capacidade desse sistema de reter temporariamente informações relevantes (mesmo na ausência de estímulos externos), manipular estímulos perceptuais e evocar informações armazenadas previamente na memória de longa duração, destaca-se o papel fundamental que ele exerce no planejamento e início da execução de ações apropriadas a um determinado contexto (Baddeley, 1986; Fuster, 1991).

Segundo o modelo proposto por Norman e Shallice (1980), o controle das ações exercido pelo sistema atencional supervisor poderia ser ativado automaticamente i.e., ações aprendidas e automatizadas pelo treino repetitivo seriam guiadas por planos motores específicos, que por sua vez seriam acionados através de estímulos salientes. Por outro lado, o sistema atencional supervisor também exerceria uma função mais executiva, recrutando recursos atencionais em situações envolvendo eventos inesperados, detecção e discriminação de estímulos, desempenho de tarefas pouco treinadas e também planejamento e tomada de decisão. Desta forma, processos cognitivos associados ao funcionamento da central executiva seriam capazes de interferir no controle atencional da ação inibindo mecanismos de respostas automatizados, minimizando a interferência de estímulos distratores e ativando planos de ação adequados de acordo com as demandas do contexto.

A relação existente entre o sistema atencional e a memória operacional é tão estreita que seu conceito é quase indissociável do próprio conceito de memória operacional. Processos atencionais não compõem um sistema de arquivamento de informações propriamente dito (Wood e Grafman, 2003), eles correspondem a um conjunto de mecanismos que selecionam e priorizam o processamento de estímulos ditos relevantes, inibindo paralelamente o processamento de estímulos irrelevantes. Possibilitando, desta maneira, o processamento mais eficiente dos estímulos selecionados (Anderson, 1987; Sarter *et al.*, 2001; Luck e Vecera, 2002; Helene e Xavier, 2003).

Funções atencionais participam da maioria dos processos cognitivos e, além de se manifestarem nos aspectos perceptuais, atuam no domínio motor dos comportamentos. Em relação aos aspectos perceptuais, processos atencionais atuam diretamente na detecção e discriminação de estímulos ambientais, aumentando a capacidade de distinção entre o que seria um estímulo relevante e o que seria um distrator. Além disso, é fundamental para a elaboração e controle de respostas apropriadas quando na presença de eventos comportamentalmente relevantes.

Não respondemos necessariamente a todos os estímulos captados pelos sistemas sensoriais, mas sim alteramos a resposta dependendo do contexto no qual estamos inseridos; somos capazes inclusive de retardar uma resposta até que obtenhamos mais informações sobre o ambiente. Isso significa que, além de preparar-se para detectar o estímulo, direcionando a atenção, o indivíduo pode planejar uma ação antes de sua execução. Isso possibilita a escolha de respostas apropriadas aos eventos, i.e., pode-se

acionar planos de ação adequados antes mesmo da ocorrência desses eventos (Berger *et al.*, 2005; Correa *et al.*, 2005).

Tal preparação e o próprio direcionamento atencional podem estar pautados em uma expectativa sobre o futuro, o que caracteriza a capacidade do indivíduo de avaliar e prever consequências futuras relacionadas ao evento, desencadeando uma ação. Nesse sentido, processos atencionais parecem depender de mecanismos antecipatórios, pois é do funcionamento desses mecanismos que resultam as representações acerca de um evento esperado (Brunia, 1999). Nessa representação estariam armazenadas informações referentes aos atributos físicos de um estímulo ou evento ambiental bem como informações espaciais e temporais sobre eles (Bubic *et al.*, 2010). Com base nessas representações, os organismos seriam capazes de gerar expectativas, que por sua vez, podem favorecer a mobilização de recursos atencionais tanto para entradas de informações sensoriais quanto para a elaboração de respostas motoras (Brunia, 1999).

Ações do sistema atencional supervisor promoveriam a mudança do foco atencional de maneira a flexibilizar o comportamento em função de estímulos e eventos ambientais. O foco atencional por sua vez varia de acordo com a relevância e saliência de estímulos ambientais, podendo ele ser controlado de maneira voluntária ou de maneira automática.

Defende-se que a orientação da atenção pode ocorrer de maneira voluntária (ou endógena), estando ela baseada relevância e no conhecimento prévio sobre regularidades e relações espaciais e temporais de um estímulo. Os mecanismos envolvidos nesse processo, comumente denominados “de-cima-para-baixo”, possuem um curso temporal mais lento, pois se utilizam principalmente de recursos corticais de processamento e interpretação de informações sensoriais relevantes, que geralmente são acompanhadas por estímulos distratores, durante o desempenho de comportamentos orientados a um objetivo definido (Posner e Petersen, 1990; Aston-Jones *et al.*, 1999).

Embora não se saiba exatamente qual seriam os mecanismos de interação entre elas, estudos envolvendo pacientes e primatas não-humanos destacam o papel de áreas frontais e parietais no processo envolvendo a seleção de estímulos justamente no controle do início e na manutenção da orientação da atenção visual. Tais estudos demonstram haver uma ativação sequencial de porções do córtex pré-frontal, do córtex parietal e de algumas porções do sistema nervoso destinadas ao processamento de informações sensoriais (Desimone e Duncan, 1995; Hopfinger *et al.*, 2000; Sarter *et al.*, 2001; Corbetta e Shulman, 2002).

Parte do córtex intraparietal e porções superiores do córtex pré-frontal estariam envolvidos tanto na seleção da informação sensorial quanto na seleção de uma resposta adequada para esse estímulo (Corbetta e Shulman, 2002). Adicionalmente o córtex parietal posterior participa diretamente de operações envolvendo a seleção de informações sensoriais que receberão processamento preferencial. Tal substrato neural estaria envolvido na integração de informações provenientes do processamento sensorial, pois está localizado justamente onde há a junção de diversas regiões destinadas ao processamento de informações sensoriais e também projeções para outras regiões corticais e subcorticais (Behrmann *et al.*, 2004).

Por outro lado, a orientação da atenção pode ocorrer de maneira automática (ou exógena), estando sujeita aos atributos físicos e à saliência sensorial de estímulos e ao contexto no qual a informação está inserida. Mecanismos automáticos de captação atencional são comumente chamados “de-baixo-para-cima”. Caracterizam-se por terem um curso temporal mais rápido, não requerem controle ativo e podem ser desencadeados prontamente por estímulos mais salientes em relação a outros estímulos presentes no mesmo contexto, e também por estímulos repentinos e incompatíveis no ambiente (Posner e Petersen, 1990; Aston-Jones *et al.*, 1999).

A capacidade de detectar e priorizar o processamento de informações sensoriais com base na saliência sensorial de seus atributos físicos está correlacionada ao funcionamento de estruturas subcorticais como o núcleo pulvinar do tálamo, colículos superiores no caso da atenção visual (Posner e Petersen, 1990) e colículos inferiores no caso da atenção auditiva (Perez-Gonzalez *et al.*, 2005). O núcleo pulvinar do tálamo possui células responsivas a categorias perceptuais específicas que indicam seletividade para cor, movimento e orientação espacial. Após integrar essas informações provenientes dos órgãos sensoriais, o núcleo pulvinar reorganiza esses estímulos sensoriais e os envia para projeções corticais. Já as estruturas coliculares seriam capazes de detectar a presença de estímulos inesperados apresentados abruptamente e que requerem alteração do comportamento em curso.

Estruturas corticais também atuam na captação da atenção baseada nas características dos estímulos. Porções da junção parieto-temporal e algumas porções ventrais do córtex pré-frontal seriam recrutadas durante a detecção de um estímulo sensorial relevante do ponto de vista comportamental, particularmente quando esse estímulo é muito saliente ou inesperado (Corbetta e Shulman, 2002).

Além dos mecanismos atencionais envolvendo sua orientação, há também recursos atencionais relacionados à sua manutenção, i.e., recursos relacionados à capacidade do sistema atencional manter-se engajado por certo tempo no processamento de uma determinada informação. Esses recursos estão relacionados à atenção sustentada, que por sua vez consiste na alocação contínua de recursos de processamento de informação para a detecção e discriminação de um estímulo ou evento raro. Comportamentalmente, caracteriza-se pela prontidão de um indivíduo em detectar a ocorrência de um estímulo raro e imprevisível por certo período de tempo (Robbins, 2002).

A atenção sustentada é tida como um dos componentes mais fundamentais da atenção, podendo inclusive determinar a eficiência de alguns de seus aspectos mais elevados, como por exemplo, a atenção seletiva e atenção dividida. Com relação a atenção seletiva, o indivíduo direciona os recursos de processamento de informação para um número restrito de canais sensoriais, que incluem características específicas de um estímulo ambiental, ignorando os demais estímulos. Já na atenção dividida, em que o indivíduo direciona recursos de processamento para canais sensoriais diferentes, existe uma otimização na alocação dos recursos de processamento de informação, uma vez que esses recursos são limitados (Robbins, 2002).

Em uma tarefa comportamental envolvendo a atenção sustentada, tipicamente o sujeito tem conhecimento sobre o local de ocorrência do estímulo, sua modalidade sensorial e, sobretudo sabe como responder a ele. Beneficiando-se do conhecimento dessas características acerca do estímulo, o indivíduo é capaz de gerar expectativas e formular estratégias comportamentais que aprimorem suas respostas (Sarter *et al.*, 2001).

Uma estratégia amplamente utilizada para investigar aspectos da atenção sustentada em roedores é a tarefa de escolha denominada *5-choice serial reaction time task* (Everitt e Robbins, 1997; Robbins, 2002). Essencialmente essa tarefa avalia a capacidade dos animais detectarem e discriminarem estímulos ou eventos raros através da alocação contínua de recursos de processamento de informação. O desempenho atencional dos animais é caracterizado com base na acurácia, i.e., quanto melhor é o desempenho atencional, maior a taxa de respostas corretas. Segundo Robbins (2002), os animais adotam uma estratégia de alocar a atenção nos 5 possíveis locais de apresentação do estímulo afim de detectá-lo.

Os mecanismos de engajamento e controle da atenção sustentada estão relacionados à atividade de porções do córtex pré-frontal e córtex parietal. O controle exercido por essas estruturas permite que haja um engajamento atencional baseado no conhecimento sobre o estímulo, nas representações internas sobre suas regularidades e relações espaço-temporais.

Essa relação pode ser explicitada através de correlatos anátomo-funcionais, na medida em que pacientes que sofreram danos em regiões corticais específicas apresentam prejuízos em tarefas envolvendo tal mecanismo atencional. Pacientes com lesões no lobo frontal e também na porção inferior do lobo parietal exibiram um aumento no tempo de reação em uma tarefa envolvendo atenção sustentada. Já pacientes com lesões no lobo frontal direito parecem ter um prejuízo associado à presença de distratores na tarefa (Parasuraman e Haxby, 1993). Basicamente os pacientes realizaram uma tarefa de desempenho contínuo. Foi solicitado a eles que respondessem a um estímulo específico, a letra “x”, evitando as demais letras. Em comparação com sujeitos saudáveis, tanto os erros por omissão, i.e., ausência de resposta para o estímulo específico, quanto os tempos de reação, foram maiores para os sujeitos portadores de danos nas referidas porções corticais (Rueckert e Grafman, 1996; Rueckert e Grafman 1998).

Além de correlatos anátomo-funcionais, estudos com imageamento funcional mostram o envolvimento de alguns substratos neurais de sujeitos saudáveis desempenhando uma tarefa de atenção sustentada (Sarter *et al.*, 2001; Corbetta e Shulman, 2002). Independentemente da modalidade sensorial utilizada na tarefa, a porção dorso-lateral do córtex pré-frontal, bem como algumas regiões do lobo parietal, ambas localizadas primordialmente no hemisfério direito, mostraram-se ativas enquanto os sujeitos desempenhavam a tarefa (Cohen *et al.*, 1992).

Além das regiões citadas, porções do córtex sensorial e áreas associativas também são recrutadas durante o desempenho de uma tarefa envolvendo a atenção sustentada, monitoração e discriminação de um estímulo sensorial (Corbetta *et al.*, 1990). O nível de processamento relativo à percepção do estímulo é também elevado através do aumento da atividade neurofisiológica de áreas posteriores do lobo parietal. Isso ocorre porque o aumento da atividade nessas porções corticais gera facilitações no processamento de informações nos córtices sensoriais primário, secundário e nas áreas de associação. Todo esse mecanismo oferece suporte ao funcionamento dos processos

de captação e controle da atenção sustentada (Cohen *et al.*, 1992; Corbetta *et al.*, 1990; Sarter *et al.*, 2001).

A atividade dos diferentes substratos neurais subjacentes aos mecanismos de atenção sustentada, bem como a integração desses substratos, está relacionada à ativação de projeções colinérgicas que partem do prosencéfalo basal e atingem terminações em boa parte das áreas corticais. O papel desempenhado por essas vias colinérgicas é fundamental para a regulação dos mecanismos atencionais, pois seu funcionamento acaba por influenciar todos os estágios de processamento de estímulos sensoriais, favorecendo então a captação e manutenção da atenção sustentada.

No funcionamento dos mecanismos de atenção sustentada, esses circuitos colinérgicos ativam-se através de conexões do córtex pré-frontal para o prosencéfalo basal. O aumento da atividade das vias colinérgicas corticais, que por sua vez possuem terminações em todas as regiões e camadas corticais, facilitaria a regulação da atenção sustentada baseado em alguns aspectos do estímulo, como por exemplo, suas regularidades e relações espaço-temporais. Do ponto de vista comportamental, essa ativação cortical se traduz no processamento sensorial de estímulos ambientais, filtragem de eventos distratores e no aprimoramento dos processos envolvendo tomada de decisão (Everitt e Robbins, 1997; Sarter *et al.*, 2001; Robbins, 2002; Arnold *et al.*, 2002).

Atenção, detecção e discriminação auditiva

Nos estágios mais avançados do processamento a atividade neural relacionada ao agrupamento e categorização perceptual é mais influenciada por fatores cognitivos do que pela atividade neural dos estágios iniciais de processamento da informação. A própria atividade eletrofisiológica gerada no córtex auditivo dependeria também de fatores cognitivos, e não somente do estímulo auditivo. Em outras palavras, em áreas corticais, onde ocorre um processamento neural mais elevado e onde são formadas representações sensoriais, a atividade eletrofisiológica relativa ao processamento é mais influenciada por aspectos como o direcionamento atencional, memórias e expectativas sobre regularidades, relações espaço-temporais, entre outros processos cognitivos, do que por aspectos mais precoces e analíticos do processamento neural, como por

exemplo, a atividade eletrofisiológica gerada por receptores sensoriais (Hromádka e Zador, 2007).

Existe na literatura um importante debate acerca do envolvimento de recursos atencionais no processo de agrupamento e categorização de estímulos auditivos para subsidiar uma decisão perceptual (Cusak *et al.*, 2007; Fritz *et al.*, 2007; Sussman *et al.*, 2007; Yost, 2008). Informações temporais e espaciais podem ser utilizadas para gerar expectativas sobre quando e onde um evento relevante vai ocorrer. Tais expectativas são a base de uma preparação antecipada que precede a ocorrência de um estímulo relevante. Com base nessas expectativas seria possível gerar também um processo preparatório atencional de forma a direcionar recursos atencionais para momentos e locais específicos onde se espera que vá ocorrer um evento ou estímulo relevante.

Da preparação atencional baseada em uma expectativa decorrem processos relacionados ao aumento da velocidade e acurácia de percepção do estímulo. Um deles seria a alocação de recursos atencionais em locais e momentos esperados, o que aumentaria a capacidade de detecção e discriminação do estímulo. Por outro lado, recursos atencionais favorecem também a antecipação da reação ao estímulo através de uma preparação motora prévia (Brunia, 1999; Correa *et al.*, 2005).

Com efeito, a atividade neural do córtex auditivo primário pode ser modulada pela atenção na medida em que ela é capaz de alterar a sensibilidade do sistema auditivo. Orientar a atenção seletivamente para um estímulo sonoro que compõe uma “cena acústica” complexa, com várias fontes sonoras, com estímulos sonoros distintos competindo pela atenção pode influenciar a organização perceptual formada em um determinado contexto (Fritz *et al.*, 2007).

Nesse sentido, alguns trabalhos presentes na literatura revelam que sujeitos experimentais detectam um estímulo sensorial, seja ele auditivo ou não, mais prontamente e respondem a ele mais rapidamente se esse estímulo for apresentado em um local esperado, i.e., em um local para onde o foco atencional tenha sido previamente direcionado em função da relevância do estímulo e conhecimento sobre suas regularidades espaciais e temporais (Posner, 1980; Scharf *et al.*, 1987; Posner e Petersen, 1990; Rosner and Mittleman, 1996; Ward e Brown, 1996; Ward *et al.*, 1998; Weese *et al.*, 1999; Luck e Vecera, 2002; ; Marote e Xavier, 2011).

Tarefas de escolha denominadas “*two-alternative choice*” são amplamente utilizadas para investigar como recursos atencionais influenciam processos de tomada de decisão perceptual envolvendo a detecção e discriminação de estímulos específicos.

Nessa tarefa, os animais são treinados a emitir respostas baseadas na detecção e discriminação de estímulos específicos. Para tanto, se utilizam de mecanismos antecipatórios geradores de expectativas e recursos atencionais. Existe um especial interesse no comportamento apresentado pelos animais na tarefa e em que extensão esses comportamentos refletem o funcionamento de mecanismos e circuitos neurais relacionados aos processos cognitivos de alta ordem (Hromádka e Zador, 2007; Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011).

Essas tarefas de escolha tipicamente são realizadas em uma caixa experimental com três buracos tubulares posicionados lado a lado, nos quais os animais devem inserir seus focinhos de acordo com um esquema de treino prévio para receberem uma recompensa. Ao iniciar a tentativa, os animais devem focinhar o buraco central, que serve como um ponto de fixação. Em seguida é apresentado um estímulo informativo que informa aos animais em qual dos dois buracos laterais devem focinhar para receberem a recompensa. Há um estímulo informativo relacionado especificamente a cada buraco lateral. O tempo decorrido entre o aparecimento do estímulo informativo e a resposta do animal é denominado tempo de reação. A acurácia dos animais é avaliada pela quantidade de respostas corretas.

Além do estímulo informativo, estímulos irrelevantes (não informativos) podem ser apresentados aos animais. Variações na dinâmica de apresentação de estímulos informativos e estímulos irrelevantes geram diferentes demandas nos mecanismos atencionais para que os animais consigam detectar, discriminar e se beneficiar das pistas. Por exemplo, o estímulo informativo pode ser apresentado aos animais em meio a uma sequência de estímulos irrelevantes (Jaramillo e Zador, 2011). Alternativamente, o estímulo informativo pode ser apresentado após uma sucessão imprevisível de estímulos irrelevantes. Neste caso a quantidade de estímulos irrelevantes apresentados sequencialmente pode variar de tentativa para tentativa ao longo da sessão. Desta forma, os animais nunca sabem o momento exato em que o estímulo informativo será apresentado; porém, os animais sabem que será apresentado ao final da sequência.

Manipulações na modalidade sensorial, na frequência e duração do estímulo também são realizadas para caracterizar o tempo que os animais levam para responder e sua capacidade para discriminar os estímulos. Além disso, estímulos irrelevantes podem ser muito semelhantes aos estímulos informativos. Supondo que isso ocorra, a tarefa exigiria um determinado grau de atenção do animal para que discrimine um estímulo de

outro e se beneficie do estímulo informativo (Hromádka e Zador, 2007; Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011).

Interessantemente, com essa tarefa é possível testar aspectos perceptuais e motores relacionados aos recursos atencionais. Uma vez que é possível gerar diferentes expectativas nos animais em relação à apresentação do estímulo informativo, é possível gerar também diferentes níveis de engajamento atencional e preparação dos animais para responderem. Do ponto de vista comportamental o engajamento atencional estaria relacionado ao aumento no nível de preparo dos animais tanto para perceber e discriminar o estímulo informativo quanto para acionar uma resposta motora após sua apresentação. Com o aumento do nível de preparo espera-se que as respostas dos animais sejam mais rápidas e precisas.

Utilizando um protocolo adaptado da tarefa “*two-alternative choice*”, Tai e Zador (2008) investigaram como a atenção modula o processamento da informação no córtex auditivo de ratos através de registros da atividade eletrofisiológica do córtex auditivo primário. Ao longo dos blocos de tentativas, os animais tinham que alternar o direcionamento da atenção para estímulos de diferentes modalidades sensoriais. Ora os animais deveriam discriminar estímulos sonoros de 5 kHz e 8,9 kHz a 60dB, ora deveriam discriminar estímulos olfativos (ácido capróico e hexanol). Com isso, os autores avaliaram também a capacidade dos animais alternarem o foco atencional de uma modalidade sensorial para outra.

Em relação ao desempenho comportamental, os animais apresentaram uma taxa de 80% de acerto na discriminação tanto dos estímulos sonoros quanto olfativos. Já os tempos de reação foram menores para os estímulos sonoros do que para os estímulos olfativos. Interessantemente, o desempenho dos animais pode ser explicado pela correlação existente entre a atividade eletrofisiológica do córtex auditivo e o próprio comportamento dos animais. Durante blocos envolvendo a discriminação de estímulos auditivos, particularmente os estímulos cuja frequência era de 5 kHz, houve um aumento da atividade neural das porções do córtex auditivo. Já nos blocos envolvendo estímulos olfativos essa atividade eletrofisiológica foi suprimida.

Tendo em vista que mudanças na expectativa temporal sobre a frequência sonora de um som modulam a atividade de neurônios no córtex auditivo (Fritz *et al.*, 2003), Jaramillo e Zador (2011), avaliaram os mecanismos neurais relacionados aos aspectos perceptuais e temporais do direcionamento atencional de ratos em uma tarefa de discriminação auditiva. Os autores avaliaram como a expectativa dos animais acerca

de regras temporais de apresentação do estímulo sonoro pode influenciar a velocidade de resposta e a detecção desse estímulo através do direcionamento atencional para um instante específico no tempo. Além disso, foram quantificadas alterações na atividade eletrofisiológica do córtex auditivo primário dos animais em função dessas expectativas.

Nesse estudo os animais foram treinados a detectar e discriminar um dentre dois estímulos sonoros que informavam qual buraco deveria ser focinhado para receberem a recompensa. Esses estímulos informativos, cujas frequências eram de 6,5 kHz e 31 kHz, eram apresentados em meio a uma sequência de 11 estímulos não informativos cujas frequências variavam entre 5 e 40 kHz. A apresentação do estímulo informativo variava de tentativa para tentativa, ora sendo apresentado o estímulo de 6,5 kHz, ora o de 31 kHz. Além disso, os estímulos poderiam ser apresentados no início da sequência de estímulos não informativos (após o terceiro estímulo não informativo) ou no final dela (após o nono estímulo não informativo). Em uma primeira condição, em 85% das tentativas o estímulo informativo era apresentado no início da sequência e, em 15% delas, o estímulo informativo era apresentado no final dela. Para uma segunda condição, a contingência foi invertida: em 15% das tentativas o estímulo informativo era apresentado no início da sequência e, em 85%, o estímulo informativo era apresentado no final dela.

Os autores concentraram a análise do desempenho dos animais nas tentativas cujos estímulos informativos eram apresentados no início da sequência de estímulos não informativos; desta forma, as tentativas cujos estímulos informativos tinham 85% de chance de serem apresentados no início da sequência foram comparadas com as tentativas cujos estímulos informativos tinham 15% de chance de serem apresentados na mesma condição. Nas tentativas envolvendo uma alta expectativa acerca do estímulo, i.e., nas tentativas cuja chance do estímulo ser apresentado no início da sequência era de 85%, os animais apresentaram tempos de reação menores e taxas de acerto mais elevadas em comparação com as tentativas envolvendo baixa expectativa temporal.

Os autores concluem que expectativas temporais válidas levam a uma melhora no processamento sonoro, que por sua vez está relacionada a um aumento na preparação motora e na acurácia das respostas. Não surpreende que respostas mais rápidas e maiores taxas de acertos estejam relacionadas às tentativas envolvendo expectativas altas acerca do estímulo. A própria capacidade de gerar expectativas favorece o direcionamento da atenção tanto para obtenção de informações sensoriais quanto para a elaboração de respostas motoras (Brunia, 1999).

Para avaliar as correlações entre a melhora no desempenho dos animais em função da expectativa temporal e alterações na atividade eletrofisiológica do córtex auditivo primário, os autores registraram a atividade neural dessa região concomitantemente ao desempenho da tarefa. A análise dessa atividade concentrou-se nos três estímulos não informativos apresentados imediatamente antes dos estímulos informativos, tanto nas tentativas cujos estímulos eram apresentados 85% das vezes no início da sequência (primeira condição) quanto nas tentativas cujos estímulos eram apresentados 85% das vezes no final da sequência (segunda condição). Assim, a atividade neural relacionada à alta expectativa pode ser avaliada em dois momentos distintos.

No momento em que foi apresentado o estímulo não informativo imediatamente antes do estímulo informativo envolvendo a primeira condição de apresentação (alta expectativa no início da sequência de estímulos), houve um aumento na atividade neural do córtex auditivo primário em relação à segunda condição, envolvendo alta expectativa no fim da sequência de estímulos. Segundo os autores, esse aumento da atividade neural imediatamente antes da apresentação do estímulo informativo sugere que a expectativa temporal em relação à apresentação do estímulo pode melhorar a representação cortical do próprio estímulo informativo nos estágios iniciais da sequência de estímulos, i.e., a expectativa sobre características temporais do estímulo sonoro parece modular a atividade no córtex auditivo primário de ratos.

Os resultados observados pelos autores indicam que as respostas dos animais estão relacionadas com a atividade neural no córtex auditivo, como tem sido visto em regiões cerebrais que possuem uma relação causal com decisões perceptuais. Essa correlação encontrada pelos pesquisadores é consistente com a ideia de que a atividade gerada no córtex auditivo estaria envolvida na tomada de decisão perceptual envolvendo a detecção e discriminação dos estímulos auditivos, e que mudanças no padrão de atividade dessa região cortical podem aprimorar a percepção dos animais (Heekeren *et al.*, 2004; Heekeren *et al.*, 2008).

Nesses trabalhos, ficam claras as relações existentes entre processos atencionais e alterações na atividade neural (Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011). A atividade neural do córtex auditivo primário relativa à detecção e discriminação do estímulo foi influenciada pela expectativa que os animais tinham sobre o estímulo sonoro, i.e., representações internas sobre as regularidades e relações temporais desses estímulos. É justamente com base na expectativa gerada pelos animais e através do

direcionamento atencional que o sistema nervoso atua processando adicionalmente e preferencialmente o estímulo sonoro.

Embora no trabalho desenvolvido por Jaramillo e Zador (2011) tenham sido avaliados aspectos perceptuais e motores do direcionamento atencional, a análise do desempenho dos animais concentrou-se apenas nas tentativas cujos estímulos informativos eram apresentados no início da sequência de estímulos não informativos. Ou seja, a capacidade dos animais detectarem, discriminarem e responderem a um estímulo sonoro foi avaliada considerando somente um elevado nível de expectativa acerca do momento de apresentação do estímulo alvo.

Não fica claro qual o padrão de comportamento dos animais em decorrência da apresentação dos outros estímulos, sobretudo nas tentativas envolvendo a apresentação de 9 estímulos não informativos antes do estímulo informativo propriamente dito. Em outras palavras, não está claro qual seria o desempenho dos animais em função da expectativa de apresentação do estímulo informativo no final da sequência de estímulos sonoros. Diante do protocolo experimental e das análises restritas feitas pelos autores, pode-se questionar a extensão e a natureza do envolvimento de recursos atencionais na tomada de decisão perceptual relacionada à discriminação auditiva em diferentes momentos ao longo do tempo.

Supondo que em uma tarefa de detecção e discriminação auditiva a análise do desempenho dos animais considere a apresentação do estímulo alvo em diferentes momentos ao longo do tempo, o que pressupõe também uma variação ao longo do tempo do momento de execução da detecção e discriminação do estímulo auditivo, seria razoável aventar a hipótese de que também estariam envolvidos nesse processo mecanismos atencionais capazes de se manterem engajados ao longo do tempo alocando continuamente recursos de processamento de informações até que o estímulo alvo fosse apresentado.

Isso significa que o envolvimento de recursos atencionais na tomada de decisão perceptual relacionada a uma tarefa de detecção e discriminação de estímulos auditivos vai para além da orientação da atenção, para características específicas de estímulos ambientais, locais e momentos específicos. É provável que mecanismos relacionados à atenção sustentada estejam potencialmente envolvidos nesse processo.

2. Objetivos

O presente trabalho teve como objetivo avaliar, comportamentalmente, o envolvimento de processos atencionais, bem como a natureza e a extensão do envolvimento desses processos, em uma tarefa de escolha relacionada à detecção e discriminação de estímulos sonoros auditivos em ratos. Além disso, o presente trabalho se propôs a avaliar em que extensão a redução e o aumento na frequência sonora dos estímulos influenciam o comportamento de escolha dos animais.

Tendo em vista as relações existentes entre aspectos perceptuais do processamento de estímulos sonoros e recursos atencionais, foi levantada a hipótese de que haveria a participação de recursos relacionados à atenção sustentada em uma tarefa envolvendo a escolha e execução de uma resposta motora com base no agrupamento e julgamento categórico de estímulos auditivos apresentados em diferentes momentos ao longo do tempo.

Para tanto foi avaliado o desempenho de ratos em uma tarefa comportamental denominada “*two-alternative choice*” considerando diferentes níveis de engajamento atencional e envolvendo duas dinâmicas distintas de apresentação dos estímulos sonoros. Na primeira delas a alteração na frequência sonora do estímulo alvo é que informava aos animais qual buraco lateral deveriam focinhar para obterem a recompensa. Já na segunda condição experimental o lado para o qual os animais deveriam direcionar suas respostas para obtenção da recompensa era sinalizado pelo local de apresentação dos estímulos alvo, sendo eles apresentados individual e lateralmente tanto do lado esquerdo quanto do lado direito.

3. Experimento 1

Deteção e discriminação de estímulos sonoros de 3 kHz e 10 kHz apresentados individualmente após uma sequência variável de estímulos não informativos de 6 kHz.

3.1. Material e Método

Animais

Foram utilizados cinco ratos Wistar machos com 3 a 4 meses no início dos experimentos, mantidos em ciclo claro-escuro (12h-12h, luzes acesas às 06:00h) em ambiente com temperatura estável de $21^{\circ}\text{C} \pm 3$. Uma semana antes do início da modelagem comportamental os animais foram submetidos a um regime de restrição alimentar que perdurou até o fim dos experimentos. Cada animal recebia 18 ± 2 gramas de ração por dia após a sessão experimental e água *ad libitum*. Os procedimentos comportamentais foram realizados entre as 14:00 e 18:00h.

Todos os procedimentos e cuidados com os animais cumpriram as diretrizes do Comitê de Ética para uso de animais em pesquisa do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, que está de acordo com normas nacionais e internacionais sobre uso de animais em pesquisas.

Aparelho experimental

A caixa de condicionamento operante, confeccionada em nosso laboratório, consiste de uma caixa de acrílico branco com 26 x 26 x 42 cm (Figura 1) e está inserida em uma caixa de madeira forrada com espuma de poliuretano, que confere isolamento acústico ao ambiente experimental. Essa gaiola é composta por três módulos internos (um conjunto de três buracos, um bebedouro e dois alto-falantes, um em cada lado do conjunto de três buracos) e quatro módulos externos (o mecanismo de acionamento do bebedouro, o mecanismo de acionamento dos diodos emissores de luz branca (LEDs, “*light emitting diodes*”), fotocélulas posicionadas na entrada dos buracos (que permitem a detecção da inserção do focinho dos animais), e um recipiente contendo solução de sacarose a 10%, utilizada como reforço). Um LED de 10 mm posicionado no teto da caixa experimental iluminava seu interior.

Figura 1: (A) caixa de condicionamento operante inserida em uma caixa de madeira forrada com espuma de poliuretano, monitor de vídeo e micro-controlador Arduino; (B) Detalhe dos três focinhadores, alto-falante posicionado ao lado esquerdo e alto-falante posicionado ao lado direito do conjunto de focinhadores e bebedouro; (C) interior da caixa de condicionamento; (D) Detalhe do mecanismo de acionamento do bebedouro e dos LEDs, localizados fora da caixa de condicionamento, ao fundo de cada buraco tubular.

Os três buracos são constituídos de tubos quadrados de aço inoxidável medindo 2,5 cm de lado e 4,5 cm de profundidade cada e estão dispostos lado a lado e horizontalmente, de tal forma que quando o animal insere seu focinho no buraco central, a cabeça é mantida centralizada.

No extremo oposto de cada tubo de aço estão posicionadas LEDs que podem ser ligados e desligados por curtos períodos de tempo (com precisão de milissegundos) e emitir uma luz de 100 LUX (medida na entrada do buraco), sob controle de um microprocessador. Ademais, o circuito eletrônico que alimenta esses LEDs permite controlar a quantidade de luz emitida.

A 0,5 cm da entrada de cada buraco há um foto-sensor que registra interrupções de um feixe de luz infravermelha quando o animal insere o focinho no mesmo. A profundidade dos buracos é tal que o estímulo luminoso não é percebido como um ponto, mas sim “enche de luz” o olho do animal. Imediatamente abaixo do buraco central está localizado o bebedouro, onde o animal recebe o reforço (20 μ L de sacarose a 10%).

Dois alto-falantes, protegidos por tubos de aço inoxidável, estão posicionados um do lado esquerdo do conjunto três buracos e o outro do lado direito do conjunto de três buracos. Esses alto-falantes podem emitir entre 4 e 10 sons não informativos, cada qual com frequência de 6 KHz, 70 dB ao nível da cabeça do animal e 100 ms de

duração cada, com intervalos de 50 ms entre eles, ou emitem sons informativos (estímulo alvo) de 3 ou 10 KHz que indicam qual buraco o animal deve focinhar para receber a recompensa. Ressalte-se que no presente experimento tanto os estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos de 6 kHz quanto os estímulos informativos de 3 kHz e 10 kHz eram apresentados concomitantemente em ambos os alto-falantes (ver adiante).

Os LEDs, as fotocélulas, os alto-falantes, o motor do bebedouro e o LED posicionado no teto da caixa estão ligados a um microprocessador ARDUINO MEGA que os aciona e promove o monitoramento e registro do desempenho dos animais por meio de um programa computacional especificamente desenvolvido para esse fim. Com esse programa é possível controlar precisamente os estímulos, sua duração, os intervalos de tempo entre os estímulos e sua sequência de apresentação. Além disso, o programa registra também as respostas emitidas pelos animais, o tempo decorrido entre o surgimento do estímulo e a emissão da resposta, estando todos esses parâmetros de acordo com contingências experimentais desejadas.

Protocolo comportamental

O protocolo comportamental utilizado foi inspirado nos estudos de Tai e Zador (2008) e Jaramillo e Zador (2011), através do qual os animais foram treinados a emitir respostas baseadas na detecção e discriminação de estímulos sonoros de diferentes frequências, porém com algumas modificações que possibilitam aos animais alocar recursos de processamento de informações temporais, orientar a atenção a momentos distintos e, portanto detectar e discriminar a ocorrência de eventos em diferentes momentos ao longo do tempo.

O presente experimento contou com duas etapas, cada uma delas com configurações específicas de frequências sonoras dos estímulos alvo. Na primeira etapa foram utilizados estímulos de 6 kHz e 100 ms de duração cada como estímulo não informativo e estímulos de 3 kHz e 10 kHz, com 100 ms de duração, como estímulos alvo cuja a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Na segunda etapa a frequência sonora de 6 kHz dos estímulos não informativos foi mantida, já as frequências sonoras dos estímulos alvo foram invertidas, de forma que os sons de 10 kHz e 3 kHz sinalizavam que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente.

A escolha das frequências utilizadas no presente experimento foi baseada na literatura envolvendo audiogramas e limiares de detecção e discriminação auditiva em roedores (Heffner *et al.*, 1994; Koay *et al.*, 2001; Heffner e Heffner, 2007), o que favoreceu a escolha de frequências sonoras cujo limiar de audição situa-se na faixa de melhor audibilidade dos animais. Isso significa que todos os estímulos sonoros estão em uma faixa de alta sensibilidade auditiva e em termos de frequência sonora estão suficientemente distantes uns dos outros, o que impede que um estímulo seja confundido com o outro.

A fim de levar os animais a exibirem a sequência comportamental avaliada nas etapas de testes, eles foram submetidos a uma modelagem comportamental composta pelas seguintes fases de treino: (1) pré-exposição à sacarose; (2) habituação à caixa experimental e treino ao bebedouro; (3) modelagem da resposta ao buraco; (4) fortalecimento da resposta modelada na fase 3 e inserção da luz como estímulo alvo; (5) fortalecimento da resposta modelada na fase 4 e pareamento do estímulo sonoro com a luz como estímulos alvo; (6) fortalecimento da resposta modelada na fase 5, apresentação do estímulo sonoro pareado com a luz; (7) fortalecimento da resposta modelada na fase 6, extinção da luz e apresentação do estímulo sonoro como estímulo alvo; (8) fortalecimento da resposta ao estímulo sonoro como estímulo alvo; (9) início do treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro alvo; (10) fortalecimento da resposta modelada na fase 9; (11) fortalecimento da resposta modelada na fase 9 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente; (12) fortalecimento da resposta modelada na fase 11 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo (*Beep*) e um estímulo alvo, consecutivamente; (13) fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente; (14) treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente; (15) fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente; (16) aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo; (17) fase de teste.

Fase 1 – Pré-exposição à sacarose.

Um bebedouro com sacarose à 10% foi inserido na gaiola-residência por duas horas para que os animais pudessem experimentá-la e familiarizar-se com seu sabor. Nessa e em todas as etapas de treino os animais estavam submetidos ao regime de restrição alimentar descrito acima.

Fase 2 – Habituação à caixa experimental e treino ao bebedouro.

Os animais foram colocados individualmente na caixa experimental. Era oferecido frequentemente ao animal 20 µL de sacarose a 10% através da cuia do bebedouro. Assim que consumissem a sacarose disponível, outra alíquota era oferecida. O condicionamento se iniciou com a “captura de comportamentos” para o treino ao bebedouro de forma que os animais pudessem associar o som (clique do bebedouro) com a presença da solução na cuia. Nessa fase os mecanismos de acionamento do bebedouro eram controlados manualmente pelo experimentador e cada animal permaneceu nessa sessão por 30 minutos.

Fase 3 – Modelagem de resposta ao buraco.

Nesta fase os animais foram reforçados manualmente pelo experimentador quando se aproximavam de qualquer um dos três buracos (que estavam acesos). Nesta mesma fase, assim que os animais inserissem o focinho em qualquer um dos três buracos, a interrupção do feixe de luz infravermelha era detectada pelo microprocessador e levava à liberação do reforço. Cada resposta adequada corresponde a uma tentativa. A partir desse momento o monitoramento da modelagem passou a ser controlado integralmente pelo microprocessador. A sessão compreendia uma série de 600 tentativas (focinhadas).

Fase 4 – Fortalecimento da resposta modelada na fase 3 e inserção da luz como estímulo alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, foi introduzido o acendimento do LED de um dentre os dois buracos laterais, ou seja, nesta fase somente os buracos laterais se acendiam. Os animais deveriam focinhá-lo apenas quando este estivesse aceso. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento da luz do buraco e a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta do animal é reforçada e considerada como uma tentativa. Desta fase da modelagem comportamental até a fase

15, se caso os animais emitissem uma resposta errada inserindo o focinho em um buraco não requerido, a tentativa se reiniciava imediatamente e nenhum tipo de punição era imposta a eles. A ordem de acendimento do LED de cada buraco lateral foi organizada de maneira aleatória, sendo equivalente o número de acendimentos em cada lado. O controle de acendimento e registro de respostas corretas foi feito pelo microprocessador. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 5 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 4 e pareamento do estímulo sonoro e luz como estímulos alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, os estímulos sonoros passaram a ser apresentados de forma pareada ao acendimento do LED dos buracos laterais. A apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz estava relacionado ao acendimento do LED do buraco lateral esquerdo e a apresentação de um estímulo sonoro de 10 kHz estava relacionado ao acendimento do LED do buraco lateral direito.

No início da tentativa era apresentado um dentre os dois estímulos sonoros com duração de 100 milissegundos, após 50 milissegundos o LED do buraco lateral correspondente se acendia. Os animais deveriam focinhá-lo apenas quando este estivesse aceso. Assim que inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento da luz e a liberação do reforço, desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A sessão compreendia uma série de 600 tentativas. A ordem de apresentação do estímulo sonoro pareado com o acendimento do LED de cada buraco foi organizada de maneira aleatória, sendo o número de apresentações iguais para cada buraco lateral.

Fase 6 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 5 - apresentação do estímulo sonoro pareado com a luz como estímulos alvo.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas cujos estímulos sonoros foram apresentados de forma pareada ao acendimento do LED dos buracos laterais como estímulos alvo que sinalizavam aos animais qual buraco deveria ser focinhado para obtenção de recompensa. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 7 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 6, extinção da luz e apresentação do estímulo sonoro como estímulo alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, o som passou a ser o único estímulo alvo, ou seja, a apresentação apenas dos estímulos sonoros passou a ser única forma de sinalizar aos animais qual buraco deveriam focinhar para obtenção da recompensa.

A apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz com duração de 100 milissegundos sinalizava que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo. A apresentação do estímulo sonoro de 10 kHz com duração de 100 milissegundos sinalizava que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito. No início de cada tentativa era apresentado um dentre os dois estímulos sonoros. Assim que o animal inserisse o focinho no buraco correspondente a frequência do estímulo sonoro, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta do animal era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada buraco lateral.

Fase 8 - Fortalecimento da resposta ao estímulo sonoro como estímulo alvo.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas em que somente eram apresentados estímulos sonoros que sinalizavam qual buraco lateral deveria ser focinhado para obtenção da recompensa. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 9 - Início do treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro como estímulo alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior com apresentação do estímulo sonoro como estímulo alvo, os animais foram submetidos ao treino para focinharem o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação do estímulo sonoro como estímulo alvo.

O início da tentativa era marcado pelo acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação imediata do estímulo sonoro, que por sua vez poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz com duração de 100 milissegundos, sinalizando que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que os animais inserissem

o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 10 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro como estímulo alvo.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas envolvendo a resposta ao buraco central e na sequência ao buraco lateral em função do estímulo sonoro alvo apresentado. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 11 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 9 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior na qual os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após o estímulo alvo ter sido apresentado uma vez, no momento em que os animais focinhassem o buraco central no início da tentativa o estímulo alvo era apresentado duas vezes.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho nesse buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação imediata do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente. Isto é, o estímulo sonoro era apresentado, com duração de 100 milissegundos e intervalo de 50 milissegundos entre uma apresentação e outra. O estímulo poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz, sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que o animal inserisse o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 12 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 11 e treino da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior na qual os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após o estímulo informativo ter sido apresentado duas vezes consecutivamente, os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de um estímulo (*Beep*) não informativo de 6 kHz e de um estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação de um estímulo sonoro (*Beep*) não informativo de 6 kHz com duração de 100 milissegundos. Após um intervalo de 50 milissegundos era apresentado um estímulo sonoro alvo com duração de 100 milissegundos, podendo ele ser de 3 kHz ou 10 kHz. O estímulo alvo sinalizava que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 13 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas nas quais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos, um estímulo não informativo de 6 kHz e um estímulo alvo, que poderia ser de 3 ou 10 kHz. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 14 – Treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, nesta fase os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz e um estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco, a apresentação do estímulo sonoro não informativo de 6 kHz duas vezes e a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz. Cada um dos estímulos tinha duração de 100 milissegundos e um intervalo de 50 milissegundos entre eles. O estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz sinalizava que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Etapa 15 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas nas quais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos não informativos de 6 kHz e de um estímulo alvo, que poderia ser de 3 ou 10 kHz. Conforme dito anteriormente, até esta fase da modelagem comportamental, caso os animais emitissem uma resposta errada inserindo o focinho em um buraco não indicado pelo estímulo informativo ou então retirando o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos, a tentativa se reiniciava imediatamente e nenhum tipo de punição era imposta aos animais. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 16 - Aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo.

Basicamente a dinâmica de apresentação de estímulos e a resposta requerida dos animais nesta fase foram semelhantes às fases 14 e 15. No entanto, houve um aumento gradativo no número de estímulos não informativos de 6 kHz apresentados antes do estímulo alvo de 3 ou 10 kHz, fazendo com que o animal permanecesse cada vez mais tempo com o focinho no buraco central até que o estímulo alvo fosse apresentado. Ao longo das sessões o aumento no número de vezes que o estímulo não informativo era apresentado obedeceu a um critério de acurácia, sendo que todas as vezes que os animais atingiam um nível de 70% de respostas corretas em uma sessão de 600 tentativas, a sessão seguinte passava a contar com um número maior (um a mais) de estímulos não informativos. Caso os animais emitissem uma resposta errada inserindo o focinho em um buraco não requerido (erro de comissão) ou então retirando o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos não informativos ou do estímulo alvo (erro de antecipação ao estímulo alvo), eram penalizados. Neste caso, a tarefa era totalmente interrompida por dois segundos, a luz do teto da caixa ficava apagada durante esse período e as contingências de reforço eram suspensas.

No início desta fase da modelagem comportamental o estímulo não informativo de 6 kHz era apresentado duas vezes antes da apresentação do estímulo alvo de 3 ou 10 kHz. Ao final dela, assim que os animais inserissem o focinho no buraco central, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação do estímulo sonoro não informativo 10 vezes antes da apresentação do estímulo alvo, o que totalizava uma sequência de 11 estímulos sonoros. Tanto o estímulo não informativo quanto o estímulo alvo tinham duração de 100 milissegundos e toda sequência tinha intervalos de 50 milissegundos entre a apresentação de um estímulo e outro.

A fase de condicionamento terminou assim que os animais foram capazes de (1) focinhar e manter o focinho no buraco central até que o estímulo sonoro não informativo de 6 kHz fosse apresentado 10 vezes, (2) retirar o focinho do buraco central e (3) inseri-lo no buraco lateral esquerdo ou direito dependendo da frequência do estímulo sonoro alvo apresentado após sequência de estímulos não informativos.

Sessões de teste

As sessões de teste foram divididas em duas etapas, sendo que na primeira delas a relação entre frequências sonoras e os respectivos lados sinalizados por elas permaneceu a mesma do que nas fases de treino, isto é, os estímulos alvo de 3 e 10 kHz

sinalizavam que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Na segunda etapa das sessões de teste as frequências sonoras dos estímulos alvo foram invertidas, de modo que o estímulo de 10 kHz passou a sinalizar que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo e o estímulo de 3 kHz passou a sinalizar que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito.

Cada sessão de teste consistia de 600 tentativas igualmente distribuídas entre sequências com quantidade variável de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz, estímulo alvo de 3 kHz, estímulo alvo de 10 kHz e tentativas envolvendo “*catch trials*” (ver adiante).

O procedimento de treino descrito anteriormente levou os animais a exibirem a sequência de respostas requerida em cada uma das sessões das duas etapas de testes (ver Figura 2), qual seja:

- (1) inserir o focinho no buraco central quando seu LED é aceso;
- (2) manter o focinho no buraco central após o apagamento do LED, o que ocorre imediatamente após a inserção do focinho;
- (3) ainda com o focinho no buraco central é apresentada ao animal uma sequência de estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos de 6 kHz. O número de estímulos não informativos variou aleatoriamente de quatro a nove ao longo das tentativas;
- (4) ainda com o focinho no buraco central e após a apresentação dos sons não informativos, era apresentado ao animal o estímulo alvo. Na primeira etapa de teste a frequência do estímulo alvo poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz, sendo que o estímulo sonoro de 3 kHz sinalizava ao animal que o buraco lateral esquerdo deveria ser focinhado para a obtenção do reforço. Já o estímulo sonoro de 10 kHz sinalizava que o buraco lateral direito deveria ser focinhado para a obtenção do reforço. Na segunda etapa de teste as frequências dos estímulos alvo foram invertidas;
- (5) retirar o focinho do buraco central e inseri-lo no buraco lateral sinalizado pela frequência do estímulo alvo apresentado. O tempo decorrido entre apresentação do estímulo informativo até a retirada do focinho do buraco central correspondeu ao tempo de reação (TR) e o tempo decorrido desde a retirada do focinho do buraco central até sua inserção no buraco lateral correspondeu ao tempo de movimento (TM);

(6) a resposta correta levava à liberação do reforço em esquema de reforço contínuo.

Além das tentativas envolvendo a apresentação e discriminação dos estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz, as sessões de teste incluíram também tentativas denominadas “*catch trials*”. Nela os animais deveriam permanecer com o focinho no buraco central até que o estímulo não informativo de 6 kHz fosse apresentado 10 vezes consecutivamente, não havendo a necessidade de focinharem qualquer um dos dois buracos laterais. A permanência do focinho no buraco central após a apresentação da sequência de 10 estímulos sonoros não informativos levava à liberação do reforço.

Quando os animais cometiam erros de (1) **omissão**, i.e., não focinhavam os buracos laterais mantendo o focinho no buraco central por até 1000 milissegundos após a apresentação dos estímulos alvo de 3 ou 10 kHz, (2) **antecipação ao estímulo alvo**, i.e., retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos de 6 kHz não informativos ou antes da apresentação do estímulo alvo, (3) **antecipação na “trava inferior”**, i.e., retiravam o focinho do buraco central em até 80 milissegundos após o início da apresentação do estímulo alvo de 3 ou 10 kHz, e (4) **comissão**, focinhar o buraco lateral não sinalizado pelo estímulo alvo de 3 ou 10 kHz, a tarefa era totalmente interrompida por 2000 milissegundos, a luz do teto da caixa ficava apagada durante esse período e as contingências de reforço eram suspensas.

Todas as condições experimentais foram igualmente balanceadas ao longo das tentativas nas sessões de teste, de modo que a quantidade de tentativas “*catch*” e estímulos alvo (considerando a sequência de base com estímulos – *Beeps* - não informativos que variava de 4 a 9) foi a mesma em todas as sessões de teste. Ressalte-se que o número de estímulos não informativos apresentados antes dos estímulos alvo variou aleatoriamente entre 4 e 9 ao longo das tentativas de modo que não havia como prever o momento exato de apresentação desses estímulos. Assim, os animais deveriam prestar atenção à sequência de estímulos de modo a detectar e discriminar a variação das frequências sonoras para que pudessem então escolher o buraco lateral sinalizado pelo estímulo alvo apresentado.

Por sua vez, as “*catch trials*” cumpriram um importante papel na tarefa, pois estimulava os animais a manterem o focinho no buraco central até que o estímulo alvo fosse apresentado, favorecendo desta forma a inibição da antecipação de respostas, i.e., retirar o focinho do buraco central antes da apresentação do estímulo alvo.

Figura 2. (A) Esquema experimental representativo da sequência de eventos numa tentativa envolvendo estímulos alvo simbólicos. Ao iniciar a tentativa o animal deveria (1) focinhar o buraco central levando ao apagamento do LED, (2) manter o focinho no buraco central enquanto são apresentados "N" (variando entre 4 e 9) estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 KHz, denominada sequência de base, cada um deles com duração de 100 ms e intervalo de 50 ms entre eles, (3) seguidos de um estímulo alvo, de 3 kHz ou 10 kHz com 100 ms de duração, informando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. A resposta correta levava à liberação do reforço no bebedouro. (B) Esquema experimental representativo da sequência de eventos numa tentativa incluindo *catch trials*. Ao iniciar a tentativa o animal deve (1) focinhar o buraco central levando ao apagamento do LED, (2) manter focinho no buraco central enquanto são apresentados 10 estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 KHz, cada deles um com duração de 100 ms e intervalo de 50 ms entre eles. A permanência do focinho no buraco central após a apresentação da sequência de 10 estímulos (*Beeps*) não informativos levava à liberação do reforço.

Análise dos Dados

De cada uma das 27 sessões de teste da primeira etapa e das 40 sessões de teste da segunda etapa foram extraídos os valores medianos do tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão e tempo de movimento em milissegundos tanto em tentativas com estímulo alvo de 3 kHz quanto para tentativas com estímulo alvo de 10 kHz. Foram calculadas também as porcentagens de respostas corretas, porcentagem de respostas corretas nas

“catch trials”, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo, porcentagem de antecipação nas *catch trials*, porcentagem de erros de antecipação da trava inferior e porcentagem de erros de comissão. A porcentagem foi aqui definida como sendo a razão entre o número de respostas da respectiva variável sobre o total de respostas emitidas, multiplicado por 100. Os erros de omissão não foram incluídos nas análises, pois foram relativamente raros.

A análise conjunta dessas variáveis permite avaliar hipóteses acerca do envolvimento de processos atencionais em uma tarefa de escolha relacionada à detecção e discriminação de estímulos sonoros, e a natureza e extensão da relação existente entre funções atencionais e tomada de decisão.

Os resultados obtidos foram analisados por meio da análise de variância para medidas repetidas (ANOVA), tendo como fatores intra-sujeitos o “**Número de Estímulos**” não informativos (ou simplesmente “*Beeps*”) em seis níveis (de 4 a 9) e “**Estímulo Alvo**” em dois níveis (estímulo sonoro de 3 ou de 10 kHz apresentado após a sequência de “N” sons de 6 kHz não informativos). O fator “Número de Estímulos” permitiu avaliar o impacto, em cada uma das variáveis, da quantidade de *beeps* nas sequências de estímulos não informativos. O fator “Estímulo Alvo” permitiu avaliar o impacto, em cada uma das variáveis, da apresentação dos estímulos alvo de 3 e 10 kHz.

Foi executada uma ANOVA independente para cada uma das variáveis analisadas, incluindo tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, tempo de movimento nas tentativas corretas, percentagem de respostas corretas, porcentagem de erros de comissão, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo e porcentagem de erros de antecipação a trava inferior (para $p < 0,05$). Quando necessário, foi realizado o teste post-hoc de Tukey HSD (*Honestly Significant Difference*). Para as análises foram utilizados o pacote estatístico *Statistica 12* (StatSoft, Tulsa, OK, USA) e *SigmaPlot* (Systat Software Inc.).

3.2.1. Resultados - Primeira Etapa do Experimento 1

Envolvimento de processos atencionais na detecção e discriminação de estímulos sonoros de 3 kHz (sinalizando o buraco lateral esquerdo) e 10 kHz (sinalizando o buraco lateral direito), ambos apresentados após uma sequência com número variável de estímulos não informativos de 6 kHz.

Os resultados envolvendo tempo de reação nas tentativas cujas respostas foram corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, tempo de movimento nas tentativas cujas respostas foram corretas, percentagem de respostas corretas, porcentagem de erros de comissão, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo e porcentagem de erros de antecipação a trava inferior são apresentados nas Figuras 3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6 e 3.7, respectivamente.

Figura 3.1 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas cujas respostas foram corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Em relação aos tempos de reação nas tentativas cujas respostas foram corretas (Figura 3.1), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648} = 14,318$; $p < 0,0001$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, menor foi o tempo de reação para o estímulo alvo. A ANOVA revelou também diferenças significantes para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 648} = 93,147$; $p < 0,001$), indicando que os tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, foram menores que os tempos de reação para o estímulo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. A ANOVA revelou também que não houve efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 1,2018$; $p = 0,30669$), evidenciando que a diminuição dos tempos de reação em função do

aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz.

Figura 3.2 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas em que houve erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Nessas tentativas as respostas foram direcionadas para o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo. Ou seja, nas tentativas cujo estímulo alvo apresentado foi de 3 kHz sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo, os animais focinharam o buraco lateral direito (no gráfico os tempos de reação nessas tentativas estão representados pelos círculos pretos, 3 kHz – Esquerda). Já nas tentativas cujo estímulo alvo apresentado foi de 10 kHz, sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito, os animais focinharam o buraco lateral esquerdo (no gráfico os tempos de reação nessas tentativas estão representados pelos círculos brancos 10 kHz – Direita).

Em relação tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, i.e., tempo de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral sinalizado pelo estímulo alvo, mas no entanto focinharam o buraco lateral oposto (Figura 3.2), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5,648} = 18,145$; $p < 0,0001$), demonstrando que mesmo a resposta estando errada, quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, menor foi o tempo de reação. Para o fator **Estímulo Alvo** a ANOVA também revelou diferenças significantes ($F_{1, 648} = 40,320$; $p < 0,0001$), indicando que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral esquerdo quando na verdade focinharam o buraco lateral direito foram maiores do que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral direito quando na verdade focinharam o buraco lateral esquerdo. A ANOVA revelou efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5,$

$_{648}=4,7323$; $p=0,0003$), indicando que a redução dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base foi mais acentuada nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz correspondente ao buraco lateral esquerdo e resposta direcionada para o buraco lateral direito do que nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz correspondente ao buraco lateral direito e resposta direcionada ao buraco lateral esquerdo.

Figura 3.3 - Média das medianas do tempo de movimento nas tentativas cujas respostas foram corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Em relação aos tempos de movimento nas tentativas corretas (Figura 3.3), a ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648}=0,05620$; $p=0,99798$), indicando que os tempos de movimento permaneceram constantes, i.e., não variaram em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo. Em relação ao fator **Estímulo Alvo** a ANOVA revelou a existência de efeito significativo ($F_{1, 648}=40,951$; $p<0,0001$), mostrando que os tempos de movimento foram mais altos para o lado esquerdo do que para o lado direito, sinalizados pelos estímulos alvo de 3 e 10 kHz, respectivamente. A ANOVA revelou também que não houve efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648}=0,97422$; $p=0,43269$), mostrando que a constância do tempo de movimento em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz é a mesma tanto para o lado esquerdo quanto para o lado direito, sinalizados respectivamente pelos estímulos alvo de 3 e 10 kHz.

Figura 3.4 - Média das medianas da porcentagem de respostas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. E média da porcentagem de respostas corretas nas tentativas *Catch*.

Em relação a porcentagem de respostas corretas (Figura 3.4), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648} = 18,802$; $p < 0,0001$), sendo que quanto menor o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de respostas corretas. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 648} = 0,91923$; $p = 0,33804$), mostrando que a porcentagem de respostas corretas foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, quanto para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. A ANOVA revelou efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 3,0726$; $p = 0,00947$), indicando que a redução da porcentagem de respostas corretas em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi mais acentuada para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito, do que para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo.

Figura 3.5 - Média das medianas da porcentagem de erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Erros de comissão ocorrem quando animais focinham o buraco lateral não sinalizado pelo estímulo alvo de 3 ou 10 kHz.

Quanto a porcentagem de erros de comissão (Figura 3.5), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648} = 2,4089$; $p = 0,03532$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, menor foi a porcentagem de erros de comissão. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 648} = 0,80004$; $p = 0,37141$), mostrando que a porcentagem de erros de comissão não diferiu significativamente tanto para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, quanto para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. No entanto a ANOVA revelou a existência de efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 3,1287$; $p = 0,00845$), indicando que a redução da porcentagem dos erros de comissão em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz é mais acentuada para o estímulo alvo de 10 kHz do que para o estímulo alvo de 3 kHz.

Figura 3.6 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Média das medianas de porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em uma tentativa envolvendo uma *catch trial*. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos de 6 kHz não informativos ou antes da apresentação do estímulo alvo. No caso das tentativas envolvendo *catch trial*, antes do término da apresentação da sequência de dez estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo (Figura 3.6), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648} = 170,49$; $p < 0,0001$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 648} = 0,00893$; $p = 0,92476$), indicando que os erros de antecipação ao estímulo alvo em tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz não diferiram dos observados em tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz. A ANOVA revelou também ausência de efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 0,79870$; $p = 0,55080$).

Figura 3.7 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central e inseriam no buraco lateral numa janela temporal inferior a 80 milissegundos após a apresentação dos estímulos alvo de 3 e 10 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior (Figura 3.7), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 648} = 170,49$; $p < 0,0001$), o que significa que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de respostas ocorridas até 80 milissegundos depois do início da apresentação do estímulo alvo. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 648} = 0,06124$; $p = 0,80462$), mostrando que os erros de antecipação envolvendo a trava inferior são cometidos na mesma quantidade de vezes, não importando se o estímulo alvo foi de 3 ou 10 kHz. A ANOVA revelou a existência de efeito próximo de significativo na interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 2,2214$; $p = 0,05063$).

3.2.2. Discussão - Primeira Etapa do Experimento 1

A primeira etapa do Experimento 1 teve como objetivo avaliar o envolvimento de recursos atencionais em uma tarefa envolvendo a escolha e execução de uma resposta motora com base no agrupamento e julgamento categórico de estímulos auditivos apresentados em diferentes momentos ao longo do tempo. Para tanto, os animais foram treinados a tomar decisões baseados na detecção e discriminação de

estímulos auditivos com uma configuração específica de frequência sonora dos estímulos alvo.

Nessa tarefa os animais deveriam manter o focinho no buraco central durante a apresentação de uma sequência composta por um número variável de estímulos sonoros não informativos com frequência igual. Após essa sequência de estímulos não informativos, seguiu-se um estímulo sonoro alvo de frequência diferente ao qual os animais deveriam reagir inserindo seu focinho num dos buracos laterais a ser escolhido em função do aumento ou redução da frequência do estímulo sonoro alvo em relação a frequência dos estímulos não informativos (Figura 2).

Os resultados mostraram que o desempenho dos animais nesta primeira etapa da tarefa depende tanto do número de estímulos sonoros não informativos apresentados na sequência de base como da própria frequência do estímulo sonoro alvo. Os animais exibiram uma redução dos tempos de reação em função do aumento da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, tanto nas tentativas cujas respostas foram corretas quanto nas tentativas envolvendo erros de comissão. Em relação a frequência sonora dos estímulos alvo nas tentativas cujas respostas foram corretas, os tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz são inferiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz. Os resultados mostraram também que os tempos de reação nas tentativas cujas respostas foram corretas são globalmente menores que os tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão. Concomitantemente, houve também uma redução das porcentagens de erros de comissão conforme aumenta o número de estímulos não informativos. Os resultados mostram inclusive que tal redução é mais acentuada para o estímulo alvo de 10 kHz.

Diferentemente de estudos anteriores (e.g., Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011), em que o desempenho dos animais é avaliado em condições específicas e consideram apenas tentativas em que estímulos alvo são apresentados no início da sequência de estímulos não informativos, as análises feitas neste experimento não se restringiram a condições específicas da tarefa comportamental, caracterizando desta forma, um estudo mais detalhado do comportamento dos animais na tarefa.

Na medida em que foram consideradas respostas ao estímulo alvo após a apresentação de sequências com números variáveis de estímulos informativos, a análise do desempenho dos animais abrangeu diferentes momentos de apresentação e resposta ao estímulo alvo. Sendo possível, desta maneira, avaliar o comportamento dos animais

sob a perspectiva de diferentes níveis preparatórios e de engajamento atencional. Outros fatores determinantes para o desempenho dos animais, como por exemplo, as variações das frequências sonoras do estímulo alvo também foram consideradas.

De fato, os animais mostraram-se capazes de detectar e discriminar alterações nas frequências dos estímulos sonoros tal como diversos estudos presentes na literatura já haviam demonstrado também (Syka *et al.*, 1996; Talwar and Gerstein, 1998; Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011). Nesta primeira etapa do presente experimento é possível notar altas porcentagens de respostas corretas (Figura 3.4). Interessantemente as análises estatísticas mostram que a porcentagem de respostas corretas é a mesma tanto para o estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz, o que denota a competência dos animais para detectar e discriminar tanto o aumento quanto a redução da frequência sonora com a mesma precisão.

Por sua vez a porcentagem de respostas corretas nas tentativas *catch* revela que os animais foram capazes de manter o focinho no buraco central até que o estímulo alvo fosse apresentado (Figura 3.4). Isso indica também que as respostas dadas pelos animais estavam associadas a detecção e discriminação das frequências sonoras, pois quando não havia a apresentação do estímulo alvo os animais permaneciam com o focinho no buraco central.

Os resultados revelam também uma expressiva redução do tempo de reação em função do aumento da quantidade de estímulos não informativos apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo (Figura 3.1). De acordo com as análises, tal redução ocorre de maneira simétrica, ou seja, a redução do tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz ocorre na mesma proporção que a redução do tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz.

O aumento da velocidade com que os animais respondem ao estímulo alvo pode ser atribuído ao aumento do engajamento atencional ao longo da apresentação da sequência básica, facultado pelo aumento do tempo para mobilizar mecanismos atencionais, engajar e, sobretudo, manter a atenção. Em outras palavras, haveria a alocação de recursos atencionais ao longo do tempo, de modo que quanto mais estímulos houver na sequência de base maior o tempo disponível para engajamento da atenção, resultando numa resposta mais rápida.

Interessantemente, o recrutamento e manutenção de recursos atencionais nesta tarefa está relacionado ao fato de que era vedado aos animais o conhecimento do momento exato em que o estímulo alvo seria apresentado; a única informação

disponível é que ele seria apresentado após uma sequência variável de estímulos não informativos. Tal como proposto em um modelo que estabelece relações entre a memória e processos atencionais (Helene e Xavier, 2003), o engajamento inicial de recursos atencionais no presente experimento ocorre antes mesmo da apresentação do estímulo alvo em função da própria expectativa que os animais tinham de sua apresentação ao final de sequência de estímulos não informativos.

Sob a perspectiva da atenção sustentada, que por sua vez consiste na alocação contínua de recursos de processamento de informação para a detecção e discriminação de um estímulo ou evento raro (Robbins, 2002), a variação aleatória da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base favoreceria a mobilização desse recurso atencional. Como nunca sabiam o momento exato da apresentação e para que pudessem detectar, discriminar e responder aos estímulos alvo, uma vez engajada a atenção, os animais deveriam manter esses recursos de processamento ativos até que o estímulo alvo fosse apresentado.

Dinâmica semelhante de engajamento atencional em roedores ocorre também na tarefa de escolha denominada *5-choice serial reaction time task* (Everitt e Robbins, 1997; Robbins, 2002). Nessa tarefa é avaliada a capacidade dos animais detectarem e discriminarem estímulos ou eventos raros através da alocação contínua de recursos de processamento de informação. Do ponto de vista comportamental, a atenção sustentada seria caracterizada pela prontidão dos animais em detectar a ocorrência de um estímulo raro e imprevisível por certo período de tempo.

Os mecanismos envolvendo a atenção sustentada estão relacionados a mobilização e manutenção de recursos atencionais promovem um aumento da atividade em porções do córtex pré-frontal e córtex parietal, que por sua vez geram facilitações no processamento de informações sensoriais primário, secundário e áreas associativas. Tal atividade acaba influenciando todos os estágios de processamento de estímulos sensoriais, possibilitando a filtragem de eventos distratores, preparação motora e aprimoramento de processos envolvendo tomada de decisão (Everitt e Robbins, 1997; Sarter *et al.*, 2001; Robbins, 2002; Arnold *et al.*, 2002).

Além dos tempos de reação nas tentativas cujas respostas estavam corretas, foram analisados também os tempos de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão. Tipicamente, nessas tentativas os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral sinalizado pelo estímulo alvo, entretanto focinharam o buraco lateral oposto. Note que os tempos de reação correspondem ao intervalo de tempo

transcorrido desde o início da apresentação estímulo alvo até o momento exato em que o animal remove o focinho do buraco central. Isso significa que, independentemente da resposta ao estímulo alvo vir a ser posteriormente correta ou incorreta, a resposta que está sendo mensurada é exatamente a mesma.

Os resultados mostram que embora as respostas estivessem erradas, há uma redução significativa dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base (Figura 3.2). As análises revelam também que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral esquerdo quando na verdade focinharam o buraco lateral direito foram superiores aos tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral direito quando na verdade focinharam o buraco lateral esquerdo.

Comparações entre os tempos de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente e os tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão são ainda incipientes na literatura, contudo denotam a existência de dois processos distintos envolvendo a escolha e execução de uma resposta motora. Tais processos podem ocorrer em paralelo e seriam expressos tanto no tempo que os animais levam para responder ao estímulo alvo quanto na acurácia dessas respostas.

Um desses processos seria a preparação motora prévia para acionar uma resposta ao estímulo alvo antes mesmo de sua apresentação, a despeito da resposta estar correta ou não. O padrão similar na redução dos tempos de reação tanto nas tentativas em que responderam corretamente quanto nas tentativas em que cometeram erro de comissão, reforça a ideia de que o aumento do nível preparatório dos animais seria favorecido pelo aumento na quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base. Tal nível de preparação torna-se evidente na medida em que há a redução dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo.

Esses resultados são consistentes com a ideia de que recursos atencionais favorecem a antecipação de uma reação a um determinado estímulo baseado em uma preparação motora prévia (Brunia, 1999; Correa *et al.*, 2005). Interessantemente, o que se observa é que o nível de preparo para acionar uma resposta aumenta mesmo quando os animais cometem erros de comissão, sugerindo que tal preparação parece ocorrer de forma paralela e independente do aumento na capacidade de detecção e discriminação

de estímulos auditivos, que por sua vez também é proporcionada pela alocação de recursos atencionais.

Além do aumento do nível preparatório, comparações entre os tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão e os tempos de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente caracterizam comportamentalmente o curso temporal associado ao processo de detecção e discriminação do estímulo alvo propriamente dito.

Comparativamente, os tempos de reação para os estímulos alvo nas tentativas em que os animais responderam corretamente são globalmente menores do que os tempos de reação nas tentativas em que houve erros de comissão. Considerando que em ambas as situações a resposta mensurada é exatamente a mesma, i.e., estando essa resposta correta ou não, as diferenças nos tempos de reação denotam que o planejamento e execução de uma resposta ao estímulo alvo sofrem uma alteração mais global, que por sua vez seria expressa no tempo que os animais levam para retirar o focinho do buraco central. Desta forma, tais alterações nos tempos de reação sugerem que nas tentativas em que os animais não foram capazes de discriminar corretamente o estímulo alvo, eles hesitam em retirar o focinho do buraco central, resultando num aumento dos tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão.

Ora, o tempo a mais despendido para acionar essa resposta também denota a existência de um processo decisório envolvendo a detecção e discriminação do estímulo alvo. Ainda que os animais tenham tomado uma decisão errada, do ponto de vista comportamental o curso temporal dessa decisão manifesta-se diretamente no tempo que os animais levam para acionar uma resposta. Parece interessante destacar que embora seja notória a existência de um processo decisório nas tentativas em que os animais responderam corretamente, do ponto de vista comportamental esse processo é expresso no ganho temporal decorrente de uma decisão correta tomada pelos animais.

Resumidamente, o fato dos animais apresentarem globalmente tempos de reação mais elevados nas tentativas em que cometeram erros de comissão e o fato de que há um padrão similar de redução dos tempos de reação em função do número de estímulos da sequência de base, mesmo nas tentativas envolvendo erros de comissão, sugere que o tempo transcorrido desde a apresentação do estímulo alvo até o momento em que os animais acionam uma resposta motora a ele, ou seja, o tempo de reação propriamente dito é reflexo tanto do tempo que levam para detectar e discriminar o estímulo alvo quanto do nível de preparo para acionar uma resposta a esse estímulo. Isso significa que

quanto menor o tempo de reação para o estímulo alvo, menor foi tempo para detectá-lo e discriminá-lo e mais preparado estavam os animais para acionar uma resposta a esse estímulo.

Ainda em relação aos tempos de reação, um aspecto intrigante do presente conjunto de resultados refere-se à marcada diferença nessa medida envolvendo as tentativas com estímulos alvo com frequências distintas, em que os animais responderam corretamente. Os resultados mostram que os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz foram superiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz (Figura 3.1). Embora os animais sejam capazes de detectar e discriminar a variação nas frequências sonoras com a mesma precisão, eles não parecem fazê-lo com a mesma velocidade.

Considerando que quando o estímulo alvo de 10 kHz é apresentado após a sequência de estímulos não informativos de 6 kHz há um aumento da frequência sonora e quando o estímulo alvo de 3 kHz é apresentado há uma redução na frequência sonora, as diferenças nos tempos de reação podem ser interpretadas como reflexo de um tempo maior despendido para detecção e principalmente na discriminação do aumento da frequência sonora quando o estímulo alvo de 10 kHz é apresentado.

Possivelmente detectar e discriminar o aumento na frequência sonora dos estímulos representa um desafio maior para os animais na execução da tarefa, apesar de nossa tentativa de escolher estímulos cujos limiares de detecção seriam semelhantes (Heffner *et al.*, 1994; Koay *et al.*, 2001; Heffner e Heffner, 2007). Os próprios mecanismos de tomada de decisão perceptual seriam capazes de detectar dificuldade e incertezas relacionadas as informações sensoriais. Haveria neste contexto um aumento no recrutamento e mobilização de mais recursos atencionais que possibilite aos animais realizar a detecção e discriminação do estímulo alvo com precisão (Heekeren *et al.*, 2004; Heekeren *et al.*, 2008).

Ainda que seja necessário um tempo maior para executarem esse processo, o aumento do engajamento atencional aumentaria a capacidade dos animais de detectarem e discriminarem o estímulo alvo de 10 kHz, que por vez se expressa na redução menos acentuada da porcentagem de respostas corretas e na redução mais proeminente da porcentagem de erros de comissão envolvendo este mesmo estímulo alvo (ver adiante).

As análises envolvendo tempos de movimento permitem descartar a possibilidade de interpretar as diferenças entre os tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz e para o estímulo alvo de 10 kHz como fruto de lateralidade nas respostas

motoras geradas pelos animais. Conforme mostram os resultados (Figura 3.3), nota-se que o tempo decorrido desde a retirada do focinho do buraco central até sua inserção no buraco lateral, permanecem constantes, mesmo diante do aumento do número de estímulos não informativos da sequência de base.

As análises dos tempos de movimento sustentam também outro aspecto interessante sobre os tempos de reação. O fato de que os tempos de movimento não variam em função do aumento do número de estímulos presentes na sequência de base, reforça a hipótese de que a redução dos tempos de reação estaria associada ao aumento do nível preparatório dos animais para discriminar o estímulo alvo e acionar uma resposta adequada a ele, e não para a execução da resposta motora em si.

Neste caso, seria razoável afirmar que se porventura o aumento do preparo dos animais estivesse relacionado à execução da resposta motora *per se* o tempo de movimento provavelmente apresentaria variações tal como o tempo de reação varia. Isto é, o aumento do nível de preparo dos animais se manifestaria também na execução da resposta motora, havendo desta forma uma redução nos tempos de movimento em função do aumento do número de estímulos não informativos presentes na sequência de base.

Embora a porcentagem de respostas corretas seja a mesma para ambos os estímulos alvo, é possível notar que as maiores porcentagens de acertos (em torno de 80%) estão relacionadas a sequências de base compostas por 4, 5, 6 e 7 estímulos não informativos (Figura 3.4). Mesmo que a porcentagem de respostas corretas reduza em função do aumento do número de estímulos não informativos na sequência de base, esses valores não são inferiores a 70%, valores esses bem razoáveis para uma tarefa de detecção e discriminação auditiva.

De acordo com as análises estatísticas essa redução é menos acentuada para o estímulo alvo de 10 kHz. Provavelmente isso se deva ao fato que os animais exibiram uma redução na porcentagem de erros de comissão mais acentuada justamente para o estímulo alvo de 10 kHz (ver adiante). Uma vez que a discriminação do estímulo alvo de 10 kHz parece ter representado um desafio maior para os animais em relação à discriminação do estímulo alvo de 3 kHz, é razoável o fato de que os animais despendam mais recursos de processamento para execução da tarefa e com isso aumentem os níveis de engajamento atencional. Mobilizando mais recursos atencionais os animais aumentam sua capacidade de detecção e discriminação dos estímulos sonoros, fazendo com que errem menos (Heekeren *et al.*, 2004; Heekeren *et al.*, 2008).

Na mesma medida em que a porcentagem de respostas corretas diminui, há também um aumento da quantidade de erros por antecipação ao estímulo alvo em função do aumento do número de estímulos não informativos presentes na sequência de base (Figura 3.6). O aumento desse tipo de erro estaria associado ao aumento da probabilidade de apresentação dos estímulos alvo ao final da sequência.

Como o número de estímulos da sequência básica variava aleatoriamente de tentativa para tentativa, os animais nunca sabiam o momento exato em que o estímulo alvo seria apresentado; porém, os animais sabiam que ele seria apresentado no final da sequência, independentemente do número de estímulos. Assim, é provável que ocorra aumento da expectativa dos animais em relação à apresentação do estímulo alvo (inerentemente a tarefa) e que haja em função disso um aumento na antecipação motora das respostas, pois a probabilidade de aparecimento do estímulo alvo aumenta dinamicamente ao longo de uma tentativa. Isto é, no início da apresentação dos estímulos da sequência básica, a probabilidade de ocorrência do estímulo alvo depois de 4 estímulos da sequência básica é 100% dividido por 6 possibilidades, portanto, 16,6%. Se o estímulo alvo não for apresentado depois de 4 estímulos da sequência básica, isso altera sua probabilidade de ocorrência, passando a ser 100% dividido por 5 possibilidades, portanto, 20%. Assim, a probabilidade de ocorrência do estímulo alvo aumenta gradativamente ao longo da apresentação dos estímulos da sequência básica, chegando a 100% quando forem apresentados 9 estímulos da sequência básica, refletindo num aumento na quantidade de erros de antecipação. Inclusive, é possível notar esse tipo de erro também nas tentativas *catch*.

A noção de que o Sistema Atencional Supervisor teria uma capacidade limitada de funcionamento é recorrente na literatura (Baddeley, 2000; Posner, 1980; Helene e Xavier, 2003). Nesse contexto, o erro de comissão por si só, ou seja, o fato dos animais terem focinhado o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo, pode ser entendido justamente como um reflexo dessa capacidade limitada. É possível que essa limitação influencie diretamente a habilidade dos animais detectarem e discriminarem o estímulo alvo. Tal limitação estaria desta forma expressa no próprio erro de comissão e também nos tempos de reação mais elevados nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, conforme discutido anteriormente.

Por outro lado, a própria análise estatística revela uma redução da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos não informativos para ambos os estímulos alvo (Figura 3.5). A ideia de que com o aumento do número de

estímulos não informativos na sequência de base haveria um aumento do engajamento atencional e consequentemente um aumento dos níveis preparatórios dos animais tanto para detectar e discriminar quanto para acionar uma resposta ao estímulo alvo, também pode ser aplicada na interpretação dessas porcentagens. Nesse sentido, recursos atencionais relacionados aos mecanismos da atenção sustentada parecem ter uma relação direta com esse fenômeno.

É possível que a redução dos erros de comissão esteja relacionada ao aumento da preparação dos animais para detectarem e discriminarem o estímulo alvo, isto é, o aumento do engajamento atencional que favoreceria a detecção e principalmente discriminação do estímulo alvo. Neste contexto, o aumento do engajamento atencional se manifestaria do ponto de vista comportamental no aumento da capacidade dos animais detectarem e discriminarem ambos os estímulos alvo (Brunia, 1999; Correa *et al.*, 2005), levando desta forma a redução das porcentagens de erros de comissão.

De acordo com os resultados obtidos, a porcentagem global de erros de comissão é a mesma para ambos os estímulos alvo, tal como mostra a ausência de diferenças significativas para o fator lado (Figura 3.5). No entanto, o efeito de interação entre os fatores “número de estímulo” e “estímulo alvo” mostram que a redução da porcentagem dos erros de comissão em função do aumento do número de estímulos não informativos é mais proeminente nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz. Parece haver desta forma um engajamento atencional maior relacionado à apresentação do estímulo alvo de 10 kHz.

Conforme apresentado e discutido anteriormente, os animais levaram mais tempo para detectar e discriminar o estímulo alvo de 10 kHz, expresso nos tempos de reação mais elevados para este mesmo estímulo alvo (Figura 3.1). É possível supor que em decorrência desse tempo a mais despendido nesse processo haveria a possibilidade do engajamento atencional ser mais elevado nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz em detrimento das tentativas envolvendo o estímulo alvo de 3 kHz. Nesse sentido, é razoável o fato dos animais apresentarem uma queda mais acentuada na porcentagem de erros de comissão para este estímulo alvo.

Em conjunto, os resultados apresentados e discutidos demonstram a estreita relação entre o desempenho dos animais e fatores da tarefa como o número estímulos não informativo apresentados antes do estímulo alvo e a própria frequência sonora do estímulo alvo. Interessantemente, essa relação manifestou-se em diferentes aspectos, a saber: na redução dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos

da sequência de base em consequência do aumento no engajamento atencional e aumento do nível preparatório dos animais para acionarem uma resposta; nas diferenças entre os tempos de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente e nas tentativas envolvendo erros de comissão; por fim, na redução da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos da sequência de base, também decorrente do aumento no engajamento atencional.

De forma geral, o envolvimento de recursos atencionais relacionados ao processamento de estímulos sonoros que compõe uma “cena acústica” complexa, com várias fontes sonoras, com estímulos sonoros distintos competindo pela atenção pode influenciar a organização perceptual formada em um determinado contexto (Fritz *et al.*, 2007). Existem evidências de que sujeitos experimentais detectam um estímulo sensorial, seja ele auditivo ou não, mais prontamente e respondem a ele mais rapidamente se esse estímulo for apresentado em um local esperado, i.e., em um local para onde o foco atencional tenha sido previamente direcionado em função da relevância do estímulo e conhecimento sobre suas regularidades espaciais e temporais (Posner, 1980; Scharf *et al.*, 1987; Posner e Petersen, 1990; Rosner and Mittleman, 1996; Ward e Brown, 1996; Ward *et al.*, 1998; Weese *et al.*, 1999; Luck e Vecera, 2002; ; Marote e Xavier, 2011).

Desta forma, as evidências aqui apresentadas vão de encontro a essa ideia e, sobretudo corroboram a hipótese de que recursos relacionados à atenção sustentada participariam diretamente em tarefa envolvendo a escolha e execução de uma resposta motora com base no agrupamento e julgamento categórico de estímulos auditivos apresentados em diferentes momentos no tempo, sendo inclusive determinante para o desempenho dos animais na tarefa. Além disso, as evidências permitem caracterizar a natureza do envolvimento de recursos atencionais na detecção e discriminação de estímulos sonoros.

Ainda sobre a relação entre desempenho dos animais e alguns aspectos da tarefa comportamental em si, as possíveis razões pelas quais se observou diferenças entre o estímulo alvo de 3 kHz e o estímulo alvo de 10 kHz em algumas medidas como, por exemplo, os tempos de reação, a redução da porcentagem de erros de comissão e a própria redução da porcentagem de respostas corretas, foram anteriormente discutidas.

No entanto, resta saber se um padrão similar de resultados seria obtido caso as relações entre as frequências dos estímulos alvo e seus respectivos buracos laterais fossem invertidas, i.e., o estímulo alvo de 3 kHz que antes sinalizava a pendência do

buraco lateral esquerdo, passaria a sinalizar que a resposta correta corresponde ao buraco lateral direito. Já o estímulo alvo de 10 kHz, que antes sinalizava a pendência do buraco lateral direito, passaria a sinalizar que a resposta correta corresponde ao buraco lateral esquerdo.

Nesse sentido, a segunda etapa do presente experimento representou uma tentativa de avaliar o envolvimento de processos atencionais na detecção e discriminação de estímulos sonoros considerando a inversão nas frequências sonoras do estímulo alvo.

3.3.1. Resultados - Segunda Etapa do Experimento 1

Envolvimento de processos atencionais na detecção e discriminação de estímulos sonoros de 10 kHz (sinalizando o buraco lateral esquerdo) e 3 kHz (sinalizando o buraco lateral direito), ambos apresentados após uma sequência com número variável de estímulos não informativos de 6 kHz.

Os resultados envolvendo tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, tempo de movimento nas tentativas corretas, percentagem de respostas corretas, porcentagem de erros de comissão, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo e porcentagem de erros de antecipação a trava inferior são apresentados nas Figuras 4.1, 4.2, 4.3, 4.4, 4.5, 4.6 e 4.7, respectivamente.

Figura 4.1 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas cujas respostas foram corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Em relação aos tempos de reação nas tentativas corretas (Figura 4.1), a ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 1,8422$; $p=0,10204$). Para o fator **Estímulo Alvo** a ANOVA revelou diferenças significantes ($F_{1, 960} = 353,92$; $p<0,0001$), indicando que os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, foram maiores que os tempos de reação para o estímulo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. A ANOVA revelou também que houve efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960} = 5,0906$; $p=0,00013$), mostrando que para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizavam a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, houve a diminuição dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base. Inclusive, no teste “*post-hoc*” envolvendo a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo**, encontrou-se uma diferença significativa entre o estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência contendo 4 estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz e o mesmo estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência contendo 9 estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz ($p = 0,033614$), sendo que o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz apresentados após uma sequência de 4 estímulos não informativos foi maior do que o tempo de reação para o mesmo estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência de 9 estímulos não informativos.

Figura 4.2 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta:

esquerda ou direita, respectivamente. Tipicamente nessas tentativas as respostas foram direcionadas para o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo. Ou seja, nas tentativas cujo estímulo alvo apresentado foi de 10 kHz sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo, os animais focinharam o buraco lateral direito (no gráfico o tempo de reação nessas tentativas estão representadas pelos triângulos pretos (10 kHz – Esquerda)). Já nas tentativas cujo estímulo alvo apresentado foi de 3 kHz, sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito, os animais focinharam o buraco lateral esquerdo (no gráfico o tempo de reação nessas tentativas estão representadas pelos triângulos cinzas (3 kHz – Direita)).

Para o tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão focinhando o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo (Figura 4.2), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 4,6449$; $p=0,00034$), indicando que mesmo a resposta estando errada, quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, menor foi o tempo de reação dos animais. Para o fator **Estímulo Alvo** a ANOVA revelou também diferenças significantes ($F_{1, 960}=200,74$; $p<0,0001$), indicando que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral direito (sinalizado pelo estímulo alvo de 3 kHz) quando na verdade focinharam o buraco lateral esquerdo foram maiores do que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral esquerdo (sinalizado pelo estímulo alvo de 10 kHz) quando na verdade focinharam o buraco lateral direito. Além disso, a ANOVA revelou efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960}=2,9280$; $p=0,01246$), indicando que a diminuição dos tempos de reação em função do aumento do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base foi mais acentuada nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz correspondente ao buraco lateral direito e resposta direcionada para o buraco lateral esquerdo do que nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz correspondente ao buraco lateral esquerdo e resposta direcionada ao buraco lateral direito.

Figura 4.3 - Média das medianas do tempo de movimento nas tentativas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Quanto aos tempos de movimento nas tentativas corretas (Figura 4.3), a ANOVA revelou ausência de efeito significativo para os fatores **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 0,10018$; $p = 0,99207$) e **Estímulo Alvo** ($F_{1, 960} = 1,2050$; $p = 0,27261$) e também para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960} = 0,29315$; $p = 0,91686$). Esses resultados mostram que o tempo de movimento não varia em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo e também não varia em função do estímulos alvo apresentado.

Figura 4.4 - Média das medianas da porcentagem de respostas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Média das medianas da porcentagem de respostas corretas nas tentativas envolvendo *Catch Trials*.

Em relação a porcentagem de respostas corretas (Figura 4.4), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 16,528$; $p < 0,00001$), sendo que quanto menor o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de respostas corretas. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 960} = 1,7029$; $p = 0,19223$), mostrando que a porcentagem de respostas corretas foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, quanto para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. A ANOVA revelou efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 648} = 3,0726$; $p = 0,00947$), mostrando que a variação da porcentagem de respostas corretas em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi menos acentuada para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, do que para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito.

Figura 4.5 - Média das medianas da porcentagem de erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Erros de comissão foram considerados quando os animais focinjavam o buraco lateral não sinalizado pelo estímulo alvo de 10 ou 3 kHz.

Para a porcentagem de erros de comissão (Figura 4.5), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 2,4464$; $p = 0,03249$). A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 960} = 1,8708$, $p = 0,17170$), mostrando que a proporção com que os animais cometeram de erros de comissão foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, quanto para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito. Entretanto, a ANOVA revela a existência de efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960} = 23,519$; $p < 0,0001$), indicando que a porcentagem dos erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos varia de maneira diferente para os estímulos alvo. Nota-se para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, uma redução da porcentagem dos erros de comissão em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz. Interessantemente, no teste “*post-hoc*” envolvendo essa interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo**, encontrou-se diferenças significantes entre o estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência contendo 4 estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz e o mesmo estímulo alvo de 10 kHz apresentado após as sequências contendo 6 ($p = 0,041176$), 7 ($p = 0,000038$), 8 ($p = 0,000111$) e 9 ($p = 0,000857$) estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz. Esses resultados mostram que a porcentagem de erros de comissão para o estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência contendo 4 estímulos não informativos de 6 kHz é superior a porcentagem de erros de comissão para o mesmo estímulo apresentado após as sequências contendo 6, 7, 8 e 9 estímulos não informativos de 6 kHz.

Figura 4.6 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Média das medianas de porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em tentativas *catch*. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos de 6 kHz não informativos ou antes da apresentação do estímulo alvo. No caso das tentativas *catch*, antes do término da apresentação da sequência de dez estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo (Figura 4.6), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 108,30$; $p < 0,0001$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 960} = 0,57040$; $p = 0,45028$) e também para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960} = 1,9404$, $p = 0,08520$). Esses resultados mostram que os erros de antecipação ao estímulo alvo em tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz foram cometidos na mesma proporção e variaram da mesma forma que os erros cometidos nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz.

Figura 4.7 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base e da frequência do estímulo alvo, 10 kHz e 3 kHz, que sinalizava para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central e inseriam no buraco lateral numa janela temporal inferior a 80 milissegundos após a apresentação dos estímulos alvo de 10 e 3 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior (Figura 4.7), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 960} = 40,400$; $p < 0,0001$), o que significa que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de respostas abaixo de 80 milissegundos. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Estímulo Alvo** ($F_{1, 960} = 2,5216$; $p = 0,11262$), mostrando que os erros de antecipação a trava inferior são cometidos na mesma quantidade de vezes, não importando se o estímulo alvo foi de 3 ou 10 kHz. A ANOVA revelou também a ausência de efeito significativo de interação entre os fatores **Número de Estímulos x Estímulo Alvo** ($F_{5, 960} = 1,9424$, $p = 0,08488$).

3.3.2. Discussão - Segunda Etapa do Experimento 1

Na segunda etapa do Experimento 1 a dinâmica de apresentação da sequência de estímulos não informativos e do estímulo alvo foi semelhante à da primeira etapa, exceto pelo fato de que a frequência sonora dos estímulos alvo foram invertidas. Assim, os estímulos de 10 kHz e 3 kHz passaram a sinalizar que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente.

Embora o desempenho dos animais tenha sido prejudicado pela inversão das frequências do estímulo alvo, padrão similar de resultados foi observado na redução dos

tempos de reação e redução na porcentagem de erros de comissão. Foram observados um aumento da porcentagem de acertos nas tentativas *catch*, uma redução da porcentagem de erros de comissão nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz e também uma redução global na porcentagem de erros por antecipação ao estímulo alvo.

Assim, os resultados demonstram haver as mesmas relações entre o comportamento dos animais, o número de estímulos sonoros não informativos apresentados na sequência de base e a frequência do estímulo alvo. Essas relações reforçam a hipótese inicial sobre o envolvimento de mecanismos relacionados a atenção sustentada na detecção e discriminação auditiva.

Analogamente a etapa anterior, os animais se mostraram capazes de detectar e discriminar alterações nas frequências dos estímulos sonoros. Inclusive a porcentagem de respostas corretas nesta segunda etapa do experimento foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 10 kHz quanto para o estímulo alvo de 3 kHz, indicando que os animais detectaram e discriminaram ambos os estímulos alvo na mesma proporção (Figura 4.4).

Os resultados mostram uma redução global da quantidade de respostas corretas em relação a primeira etapa deste experimento (Figuras 3.4 e 4.4). Por outro lado houve um expressivo aumento na quantidade de respostas corretas nas tentativas *catch* (chegando a quase 90%). Esta porcentagem reflete a capacidade dos animais manterem o focinho no buraco central e gerar uma resposta somente depois da apresentação da sequência de estímulos não informativos e do estímulo alvo, e possivelmente está relacionada com o aumento na quantidade de treino.

Isso significa dizer que a redução na porcentagem de respostas corretas não está associada à dinâmica comportamental requerida na tarefa em si, tampouco está relacionada à incapacidade dos animais detectarem a alteração nas frequências sonoras. Tal redução mostra na verdade que, em função da inversão das frequências dos estímulos alvo, os animais parecem não ter associado plenamente as novas contingências entre as frequências dos estímulos alvo e seus respectivos buracos laterais. Desta forma, apresentaram dificuldades para discriminar as frequências sonoras e atribuir uma resposta correta a essa discriminação.

Mesmo não sendo tão evidente quanto na primeira etapa deste experimento, há uma relação direta entre o tempo de reação e a quantidade de estímulos não informativos da sequência de base. A análise do efeito de interação entre os fatores

“número de estímulos” e “estímulo alvo” revela que os tempos de reação para os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz variam de forma diferente em função da quantidade de estímulos não informativos da sequência de base, sendo que, nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo de 10 kHz há uma clara redução do tempo de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos presentes na sequência de base (Figura 4.1). Análises em pós-teste mostram inclusive que o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência com 9 estímulos não informativos são menores do que o tempo de reação para o mesmo estímulo alvo apresentado após uma sequência com 4 estímulos não informativos.

O desempenho apresentado pelos animais em função da quantidade de estímulos não informativos da sequência de base caracteriza o envolvimento de processos atencionais nas tarefas envolvendo a detecção e discriminação de estímulos sonoros. Conforme discutido na etapa anterior, a redução dos tempos de reação pode ser atribuída ao aumento do engajamento atencional conforme os estímulos não informativos vão sendo apresentados antes do estímulo alvo. De tal modo, quanto mais estímulos não informativos forem apresentados antes do estímulo alvo, mais tempo e informação sobre a frequência de base os animais teriam para alocar recursos atencionais, portanto responderiam mais prontamente ao estímulo alvo.

Interessantemente a diferença entre o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz apresentado após uma sequência de base com 9 estímulos não informativos e o tempo de reação para o mesmo estímulo alvo apresentado após uma sequência com 4 estímulos não informativos pode ser entendido justamente como um reflexo do aumento do engajamento atencional. Não surpreende que o tempo de reação para o estímulo alvo apresentado após uma sequência de 9 estímulos não informativos seja menor que o tempo de reação para o mesmo estímulo alvo apresentado após uma sequência contendo 4 estímulos não informativos, pois os animais tiveram mais tempo para engajar a atenção. Isso significa dizer que alocaram mais recursos atencionais e aumentaram seus níveis de preparação tanto para detectar e discriminar o estímulo alvo, quanto para acionar uma resposta a ele.

Ainda que as frequências sonoras dos estímulos alvo tenham sido invertidas, foram observadas as mesmas diferenças entre os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz e os tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz. Novamente os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, que nesta etapa sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo, mostraram-se superiores aos tempos

de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, que nesta etapa sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito (Figura 4.1). Exatamente como na primeira etapa, os animais levaram mais tempo para detectar, discriminar e acionar uma resposta ao estímulo alvo de 10 kHz.

Uma vez que os tempos de movimento são iguais tanto para o estímulo alvo de 10 kHz quanto para o estímulo alvo de 3 kHz (Figura 4.3), os resultados permitem descartar novamente a possibilidade da existência de lateralidade na execução das respostas motoras geradas pelos animais. Além disso, os tempos de movimento não variam em função do número de estímulos presentes na sequência de base, sugerindo novamente que o engajamento atencional estaria envolvido na modulação do nível de preparo dos animais para acionarem uma resposta motora, e não executá-la propriamente dito.

Em consequência da associação incompleta das novas contingências da tarefa, é notório o aumento da porcentagem global de erros de comissão cometidos pelos animais em relação aos mesmos valores obtidos na primeira etapa do experimento (Figura 4.5). As análises estatísticas também revelam que esse tipo de erro foi cometido na mesma proporção tanto para o estímulo alvo de 10 kHz, quanto para o estímulo alvo de 3 kHz. Ou seja, a falha em restabelecer as novas associações e discriminar a frequência sonora envolve ambos os estímulos alvo.

Por outro lado, os resultados mostram que a porcentagem de erros de comissão varia diferentemente para cada estímulo alvo, de modo que, nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz houve uma evidente redução desses erros em função do aumento do número de estímulos não informativos da sequência de base.

Neste contexto, a análise do efeito de interação entre os fatores “número de estímulos” e “estímulo alvo” evidencia que a porcentagem de erros de comissão nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz após uma sequência composta por 4 estímulos não informativos é maior do que a mesma medida nas tentativas envolvendo a apresentação deste estímulo alvo após sequências contendo 6, 7, 8 e 9 estímulos não informativos.

Igualmente a redução do tempo de reação nas tentativas corretas em função do aumento do número de estímulos não informativos na sequência de base, a redução da porcentagem de erros de comissão representa outra importante relação entre o desempenho dos animais e o número de estímulos sonoros não informativos. Essa relação denota o envolvimento de processos atencionais na tarefa na medida em que em

função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo haveria um aumento do engajamento atencional. Conforme aumenta o engajamento atencional, aumenta também a capacidade dos animais de detectar e principalmente discriminar a alteração nas frequências dos estímulos sonoros. Do ponto de vista comportamental o engajamento atencional e consequentemente o aumento na capacidade de discriminação seriam expressos na redução dos erros de comissão cometidos pelos animais.

Nesta segunda etapa também foram analisados os tempos de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão focinhando o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo. Globalmente os tempos de reação nestas tentativas mostraram-se superiores aos tempos de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente (Figura 4.2). As análises revelam também um padrão de resultados similar aos obtidos na etapa anterior, marcados por uma redução significativa dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base.

Além disso, os tempos de reação para ambos os estímulos alvo diferiram entre si. Ou seja, os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral direito após a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz, mas no entanto focinharam o buraco lateral esquerdo, são superiores aos tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral esquerdo após a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz, quando na verdade focinharam o buraco lateral direito.

O fato de que esses resultados possuem padrão similar aos resultados da etapa anterior reforça a ideia de que o tempo de reação é um reflexo tanto do nível preparatório dos animais para acionarem uma resposta motora ao estímulo alvo (e não para a execução da resposta motora em si) quanto do processo de detecção e discriminação do estímulo alvo propriamente.

Outra medida comportamental bastante informativa sobre o desempenho dos animais é a porcentagem de erros por antecipação ao estímulo alvo, i.e., respostas geradas antes da apresentação do estímulo alvo. Tipicamente uma resposta como essa caracteriza a incapacidade dos animais manterem o focinho no buraco central até que toda a sequência de estímulos não informativos e o estímulo alvo sejam apresentados. Tal como na etapa anterior, a porcentagem de respostas antecipadas aumenta em função do próprio aumento do número de estímulos não informativos presentes na sequência de

base (Figura 4.6). Interessantemente, os resultados evidenciam uma redução global dessas porcentagens em relação à primeira etapa deste experimento, incluindo os erros de antecipação nas tentativas *catch* (Figuras 3.6 e 4.6).

Novamente, o próprio comportamento apresentado pelos animais atesta que estavam atendendo a dinâmica comportamental exigida pela tarefa, mostrando inclusive um aumento do engajamento nela. Note que, mesmo não sendo capazes de discriminar, os animais ao menos detectaram a alteração na frequência sonora dos estímulos, pois ainda que as respostas estivessem erradas, responderam ao estímulo alvo no momento exato em que a resposta foi requerida. Assim, a análise conjunta desses resultados sustenta a ideia de que o prejuízo na tarefa está relacionado ao fato dos animais não terem restabelecido plenamente as novas contingências entre a frequência sonora do estímulo alvo e o respectivo buraco lateral no qual deveriam inserir o focinho.

De forma geral, o padrão de resultados obtidos nesta etapa do experimento é semelhante ao da etapa anterior. Mesmo com a inversão das frequências sonoras do estímulo alvo, esse padrão obtido evidencia que foram mantidas relações entre o desempenho dos animais e o número de estímulos não informativos. Apesar de serem restritas às tentativas envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz, essas relações caracterizam o envolvimento de processos atencionais na detecção e discriminação auditiva.

Não obstante, também foram observadas relações entre o desempenho dos animais e as frequências sonoras do estímulo alvo. Da mesma forma que a quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, a variação das frequências dos estímulos sonoros também influenciou as respostas dadas pelos animais. A apresentação do estímulo alvo de 10 kHz após a sequência de estímulos não informativos de 6 kHz determina um aumento da frequência dos estímulos sonoros. Já o estímulo alvo de 3 kHz quando apresentado após uma sequência de estímulos não informativos de 6 kHz determina a redução na frequência dos estímulos sonoros. Cada uma dessas variações nas frequências sonoras influenciou de modo diferente o comportamento dos animais.

Do ponto de vista comportamental essa influência exercida pelas diferentes variações na frequência sonora dos estímulos se manifestou na velocidade com que os animais acionaram uma resposta ao estímulo alvo e na própria capacidade dos animais discriminarem a alteração das frequências sonoras. Curiosamente, os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz foram superiores tanto na primeira quanto na segunda

etapa, independentemente do lado onde o estímulo foi apresentado. Há que se ressaltar que a redução da porcentagem de erros de comissão em ambas as etapas foi mais acentuada nas tentativas envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz.

A análise conjunta desses resultados permite aventar a hipótese de que além do número de estímulos presentes na sequência de base, a variação da frequência sonora que ocorre quando o estímulo alvo é apresentado após a sequência de estímulos não informativos também influencia a capacidade e a velocidade com que os animais detectam e discriminam o estímulo alvo, bem como acionam uma resposta a ele.

Sabendo que por meio da tarefa comportamental implementada no presente trabalho é possível caracterizar o envolvimento de recursos atencionais em processos de tomada de decisão perceptual envolvendo a apresentação de estímulos com diferentes frequências sonoras, e sabendo que o engajamento atencional se manifesta principalmente nos tempos de reação e na porcentagem de erros de comissão, resta saber em que extensão as características físicas de estímulos sonoros, i.e., aumento e a redução da frequência sonora, influenciam o desempenho dos animais na tarefa.

Para tanto, foi concebido um experimento em que o lado de apresentação do estímulo alvo é que sinalizava aos animais qual buraco lateral deveria ser focinhado para obtenção da recompensa. Neste experimento os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz eram apresentados tanto do lado esquerdo quanto do lado direito do conjunto dos três buracos onde os animais inseriam o focinho. Essa dinâmica de apresentação do estímulo alvo possibilitou avaliar a influência que cada uma das frequências sonoras poderia exercer no comportamento de escolha dos animais em condições similares. Em outras palavras, a extensão em que a redução e o aumento na frequência sonora dos estímulos estariam envolvidos no comportamento de escolha dos animais foi avaliada considerando a apresentação do estímulo alvo tanto do lado direito, quanto do lado esquerdo.

4. Experimento 2

Deteccção e discriminação de estímulos sonoros periféricos de 3 kHz e 10 kHz, ambos apresentados lateralmente e individualmente (ou do lado esquerdo ou do lado direito) após uma sequência variável de estímulos não informativos de 6 kHz.

4.1. Material e Método

Animais

Foram utilizados cinco ratos Wistar machos com 3 a 4 meses no início dos experimentos, mantidos em ciclo claro-escuro (12h-12h, luzes acesas às 06:00h) em ambiente com temperatura estável de $21^{\circ}\text{C} \pm 3$. Uma semana antes do início da modelagem comportamental os animais foram submetidos a um regime de restrição alimentar que perdurou até o fim dos experimentos. Cada animal recebia 18 ± 2 gramas de ração por dia após a sessão experimental e água *ad libitum*. Os procedimentos comportamentais foram realizados entre as 14:00 e 18:00h.

Todos os procedimentos e cuidados com os animais cumpriram as diretrizes do Comitê de Ética para uso de animais em pesquisa do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, que está de acordo com normas nacionais e internacionais sobre uso de animais em pesquisas.

Aparelho experimental

Foi utilizado o mesmo aparelho experimental descrito no Experimento 1, exceto os alto-falantes posicionados do lado esquerdo do conjunto três buracos e o outro posicionado do lado direito do conjunto de três buracos. No presente experimento esses alto-falantes foram configurados para ambos emitirem entre 4 e 10 estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos, cada qual com frequência de 6 KHz, 70 dB ao nível da cabeça do animal e 100 ms de duração, com intervalos de 50 ms entre eles, e emitir estímulos informativos (estímulo alvo) de 3 kHz e 10 kHz, no alto-falante posicionado do lado esquerdo ou no alto-falante posicionado do lado direito dependendo indicando dessa forma qual buraco o animal deveria focinhar para receber a recompensa. Ressalta-se que no presente experimento os estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos de 6 kHz eram apresentados em ambos os alto-falantes concomitantemente; já os estímulos

informativos de 3 kHz e 10 kHz eram apresentados individualmente ou no alto-falante do lado esquerdo ou no alto-falante do lado direito (ver adiante).

Protocolo comportamental

O protocolo comportamental utilizado nesse experimento foi semelhante ao descrito no Experimento 1, inclusive no que diz respeito as frequências sonoras do estímulo não informativo e dos estímulos alvo. No entanto, ajustes foram realizados em algumas fases da modelagem comportamental no intuito de treinar os animais a gerarem respostas com base na detecção e discriminação de estímulos alvo periféricos apresentados ora no alto-falante do lado esquerdo ora no lado direito, e com isso avaliar a influência que cada uma das frequências sonoras de 3 kHz e 10 kHz exerce especificamente na detecção e discriminação de estímulos alvo quando apresentados individualmente em cada um dos lados. Interessantemente esse protocolo comportamental permite avaliar também o envolvimento do direcionamento da atenção auditiva sob outra perspectiva: detecção e discriminação de estímulos periféricos.

O presente experimento contou com uma única etapa nas sessões de teste. Nelas foram utilizados estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos de 6 kHz, com 100 ms de duração cada, e sons de 3 kHz e 10 kHz, com duração de 100 ms cada, como estímulo alvo que eram apresentados ora no lado esquerdo ora no lado direito, sendo a fonte sonora o estímulo crítico a ser detectado de forma a emitir a resposta.

A fim de levar os animais a exibirem a sequência comportamental avaliada nas sessões de teste, eles foram submetidos a uma modelagem comportamental composta pelas seguintes fases de treino: **(1)** pré-exposição à sacarose; **(2)** habituação à caixa experimental e treino ao bebedouro; **(3)** modelagem da resposta ao buraco; **(4)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 3 e inserção da luz como estímulo alvo; **(5)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 4 e pareamento do estímulo sonoro lateralizado (periférico) com a luz como estímulos alvo; **(6)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 5 - apresentação do estímulo sonoro pareado com a luz; **(7)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 6, extinção da luz e apresentação do estímulo sonoro periférico como estímulo alvo; **(8)** fortalecimento da resposta ao estímulo sonoro periférico como estímulo alvo; **(9)** início do treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro periférico como estímulo alvo; **(10)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 9; **(11)** fortalecimento da resposta modelada na etapa 9 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral

com apresentação do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente; **(12)** fortalecimento da resposta modelada na fase 11 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo (*Beep*) e um estímulo alvo, consecutivamente; **(13)** fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente; **(14)** treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente; **(15)** fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente; **(16)** aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo; **(17)** fase de teste.

As fases de 1 a 4 não serão detalhadas aqui, pois são idênticas às fases iniciais do Experimento 1 e já foram descritas anteriormente.

Fase 5 - Pareamento do estímulo sonoro periférico e luz como estímulos alvo

Nesta etapa os estímulos sonoros passaram a ser apresentados de forma pareada ao acendimento do LED dos buracos laterais. A apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz no alto-falante do lado esquerdo estava relacionado ao acendimento do LED do buraco lateral esquerdo e a apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz no alto-falante do lado direito estava relacionado ao acendimento do LED do buraco lateral direito.

No início da tentativa o estímulo sonoro de 3 ou 10 kHz com duração de 100 milissegundos era apresentado no alto-falante ou do lado esquerdo ou do lado direito, após 50 milissegundos o LED do buraco lateral correspondente se acendia. Os animais deveriam focinhá-lo apenas quando este estivesse aceso. Assim que inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento da luz e a liberação do reforço, desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A sessão compreendia uma série de 600 tentativas. A ordem de apresentação do estímulo sonoro periférico pareado com o acendimento do LED de cada buraco lateral foi organizada de maneira aleatória, sendo o número de apresentações iguais para cada buraco lateral.

Fase 6 - Fortalecimento da resposta modelada na etapa 5 - apresentação do estímulo sonoro periférico pareado com a luz como estímulos alvo.

Nesta etapa os animais foram submetidos a tentativas cujos estímulos sonoros periféricos eram apresentados de forma pareada ao acendimento do LED dos buracos laterais como estímulos alvo que sinalizavam aos animais qual buraco deveria ser focinhado para obtenção de recompensa. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 7 - Fortalecimento da resposta modelada na etapa 6, extinção da luz e apresentação do estímulo sonoro periférico como estímulo alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, o som passou a ser o único estímulo alvo, ou seja, a apresentação apenas dos estímulos sonoros de 3 kHz e 10 kHz, tanto no alto-falante do lado esquerdo quanto do lado direito, passou a ser única forma de sinalizar aos animais qual buraco deveriam focinhar para obtenção da recompensa.

A apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz, com duração de 100 milissegundos, no alto-falante do lado esquerdo sinalizava que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo. A apresentação do estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz, com duração de 100 milissegundos, no alto-falante do lado direito sinalizava que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito. No início de cada tentativa era apresentado um estímulo sonoro de 3 kHz ou de 10 kHz, no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito. Assim que o animal inserisse o focinho no buraco correspondente ao lado de apresentação do estímulo sonoro, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta do animal era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada frequência do estímulo sonoro e a cada buraco lateral.

Fase 8 - Fortalecimento da resposta ao estímulo sonoro periférico como estímulo alvo.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas em que somente eram apresentados estímulos sonoros de 3 kHz ou de 10 kHz, no alto-falante do lado esquerdo ou lado direito como forma de sinalizar qual buraco lateral deveria ser

focinhado para obtenção da recompensa. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 9 - Início do treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro periférico como estímulo alvo.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior com apresentação do estímulo sonoro periférico como estímulo alvo, os animais foram submetidos ao treino para focinharem o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação do estímulo sonoro como estímulo alvo.

O início da tentativa era marcado pelo acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho nesse buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação imediata do estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz com duração de 100 milissegundos, que por sua vez poderia ser apresentado no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, em cada tentativa, a resposta correta dos animais era reforçada. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros ao longo das tentativas foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada frequência do estímulo sonoro e a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 10 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo sonoro periférico como estímulo alvo.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas envolvendo a resposta ao buraco central e na sequência ao buraco lateral em função do lado da apresentação do estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 11 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 9 e treino da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior na qual os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após o estímulo alvo ter sido apresentado uma vez, nesta fase o estímulo alvo era apresentado duas vezes após os animais terem focinhado o buraco central.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação imediata do estímulo sonoro alvo duas vezes consecutivamente. O estímulo sonoro apresentado, com duração de 100 milissegundos e intervalo de 50 milissegundos entre uma apresentação e outra, poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz. Ambos os estímulos poderiam ser apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. Assim que o animal inserisse o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada frequência do estímulo sonoro e a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 12 - Fortalecimento da resposta modelada na fase 11 e treino a resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior na qual os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após o estímulo alvo ter sido apresentado duas vezes consecutivamente, os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de um estímulo (*Beep*) não informativo de 6 kHz e de um estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação de um estímulo sonoro não informativo de 6 kHz com duração de 100 milissegundos. Após um intervalo de 50 milissegundos era apresentado um estímulo sonoro alvo com duração de 100 milissegundos, de 3 kHz ou 10 kHz, apresentado no alto-falante do lado esquerdo

ou do lado direito. O local de apresentação do estímulo alvo sinalizava que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, dependendo do lado de sua apresentação. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada frequência do estímulo sonoro e a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 13 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de um estímulo não informativo e um estímulo alvo, consecutivamente.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas nas quais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos, sendo um estímulo não informativo de 6 kHz e um estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz, apresentado no alto falante do lado esquerdo ou do lado direito. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 14 – Treino da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente.

Depois de realizadas 100 tentativas de modelagem da fase anterior, nesta fase os animais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz e um estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz em um dos alto-falantes laterais.

A tentativa tinha início com o acendimento do LED do buraco central. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco, a apresentação do estímulo sonoro não informativo de 6 kHz duas vezes e a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz. Cada um dos estímulos tinha duração de 100 milissegundos e um intervalo de 50 milissegundos entre eles. O estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz, apresentado no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito sinalizavam que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito,

respectivamente. Assim que os animais inserissem o focinho no buraco sinalizado, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava a liberação do reforço. Desta forma, cada resposta correta dos animais era reforçada e considerada como uma tentativa. A ordem de apresentação dos estímulos sonoros foi organizada de maneira aleatória, sendo igual o número de apresentações referentes a cada frequência do estímulo sonoro e a cada buraco lateral. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Etapa 15 - Fortalecimento da resposta ao buraco central e buraco lateral com apresentação de dois estímulos não informativos e um estímulo alvo, consecutivamente.

Nesta fase os animais foram submetidos a tentativas nas quais deveriam focinhar o buraco lateral após terem inserido o focinho no buraco central e após a apresentação de dois estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz e de um estímulo alvo, de 3 ou 10 kHz, que poderia ser apresentado no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito. Tal como no experimento, até esta fase da modelagem comportamental, caso os animais emitissem uma resposta errada inserindo o focinho em um buraco não requerido ou então retirando o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos, a tentativa se reiniciava imediatamente e nenhum tipo de punição era dada aos animais. A sessão toda compreendia uma série de 600 tentativas.

Fase 16 - Aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo.

Basicamente a dinâmica de apresentação de estímulos e a resposta requerida dos animais nesta fase foram semelhantes às fases 14 e 15. No entanto, houve um aumento gradativo no número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados antes do estímulos alvo de 3 ou 10 kHz, fazendo com que o animal permanecesse cada vez mais tempo com o focinho no buraco central até que o estímulo alvo fosse apresentado. Ao longo das sessões o aumento no número de vezes que o estímulo não informativo era apresentado obedeceu a um critério de acurácia, sendo que todas as vezes que os animais atingiam um nível de 70% de respostas corretas em uma sessão de 600 tentativas, a sessão seguinte passava a contar com um número a mais de apresentação de um estímulo não informativo. Caso os animais emitissem uma resposta errada inserindo o focinho em um buraco não requerido (erro de comissão) ou então retirando o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos

não informativos ou do estímulo alvo (erro de antecipação ao estímulo alvo), eram penalizados. Neste caso, a tarefa era totalmente interrompida por dois segundos, a luz do teto da caixa ficava apagada durante esse período e as contingências de reforço eram suspensas.

No início desta fase da modelagem comportamental o estímulo não informativo de 6 kHz era apresentado duas vezes antes da apresentação do estímulo alvo de 3 ou 10 kHz. Ao final dela, assim que os animais inserissem o focinho no buraco central, a interrupção do feixe de luz infravermelha levava ao apagamento do LED do buraco e a apresentação do estímulo sonoro (*Beeps*) não informativo de 6 kHz 10 vezes antes da apresentação do estímulo alvo, o que totalizava uma sequência de 11 estímulos sonoros. Tanto o estímulo não informativo quanto o estímulo alvo tinham duração de 100 milissegundos e toda sequência tinha intervalos de 50 milissegundos entre a apresentação de um estímulo e outro.

A fase de condicionamento terminou assim que os animais foram capazes de focinhar e manter o focinho no buraco central até que o estímulo sonoro não informativo de 6 kHz fosse apresentado 10 vezes; retirar o focinho do buraco central e inseri-lo no buraco lateral esquerdo ou direito, dependendo do lado onde o estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz foi apresentado após sequência de estímulos não informativos.

Sessões de teste

O presente experimento contou com uma única etapa nas sessões de teste. Cada sessão de teste consistia de 600 tentativas igualmente distribuídas entre sequências com quantidade variável de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz, estímulo alvo de 3 kHz apresentado no alto-falante do lado esquerdo, estímulo alvo de 3 kHz apresentado no alto-falante do lado direito, estímulo alvo de 10 kHz apresentado no alto-falante do lado esquerdo, estímulo alvo de 10 kHz apresentado no alto-falante do lado direito e tentativas envolvendo *catch trials*.

O procedimento de treino descrito anteriormente levou os animais a exibirem a sequência de respostas requerida em cada uma das sessões das duas etapas de testes (ver Figura 5), qual seja:

- (1) inserir o focinho no buraco central quando seu LED é aceso;
- (2) manter o focinho no buraco central após o apagamento do LED, o que ocorre imediatamente após a inserção do focinho;

(3) ainda com o focinho no buraco central é apresentada ao animal uma sequência de estímulos sonoros (*Beeps*) não informativos de 6 kHz. O número de estímulos não informativos variou aleatoriamente de quatro a nove ao longo das tentativas;

(4) ainda com o focinho no buraco central e após a apresentação dos estímulos não informativos, era apresentado ao animal o estímulo alvo, que por sua vez poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz. Quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, o estímulo alvo sinalizava ao animal que o buraco lateral esquerdo deveria ser focinhado para a obtenção do reforço. Quando apresentado no alto-falante do lado direito, o estímulo alvo sinalizava ao animal que o buraco lateral direito deveria ser focinhado para a obtenção do reforço;

(5) retirar o focinho do buraco central e inseri-lo no buraco lateral sinalizado pelo do alto-falante onde o estímulo alvo foi apresentado. O tempo decorrido entre a apresentação do estímulo alvo até a retirada do focinho do buraco central correspondeu ao tempo de reação (TR) e o tempo decorrido desde a retirada do focinho do buraco central até sua inserção no buraco lateral correspondeu ao tempo de movimento (TM);

(6) a resposta correta levava à liberação do reforço em esquema de reforço contínuo.

Tal como no experimento anterior, além das tentativas envolvendo a apresentação e discriminação dos estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz, as sessões de teste eram compostas também por tentativas denominadas *catch trials*. Nelas os animais deveriam permanecer com o focinho no buraco central até que o estímulo não informativo de 6 kHz fosse apresentado 10 vezes consecutivamente, não havendo a necessidade de focinharem qualquer um dos dois buracos laterais. A permanência do focinho no buraco central após a apresentação da sequência de 10 estímulos sonoros não informativos de 6 kHz levava à liberação do reforço.

Quando os animais cometiam erros de (1) **omissão**, i.e., não focinhavam os buracos laterais mantendo o focinho no buraco central por até 1000 milissegundos após a apresentação dos estímulos alvo de 3 kHz ou 10 kHz, (2) **antecipação ao estímulo alvo**, i.e., retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos de 6 kHz não informativos ou antes da apresentação do estímulo alvo, (3) **antecipação a trava inferior**, i.e., retiravam o focinho do buraco central e inseria no buraco lateral após a apresentação dos estímulos alvo de 3 e 10 kHz e antes de 80 milissegundos e (4) **comissão**, focinhar o buraco lateral não sinalizado pelo lado de

apresentação do estímulo alvo de 3 ou 10 kHz, a tarefa era totalmente interrompida por 2000 milissegundos, a luz do teto da caixa ficava apagada durante esse período e as contingências de reforço eram suspensas.

Todas as condições experimentais foram igualmente balanceadas ao longo das tentativas nas sessões de teste, de modo que a quantidade de tentativas com *catch trial* e estímulos alvo (considerando a sequência de estímulos (*Beeps*) não informativos que variava de 4 a 9) foi a mesma em todas as sessões de teste.

Figura 5. (A) Esquema experimental representativo da sequência de eventos numa tentativa envolvendo estímulos alvo periféricos. Ao iniciar a tentativa o animal deve (1) focinhar o buraco central levando ao apagamento do LED, (2) manter o focinho no buraco central enquanto são apresentados "N" (variando entre 4 e 9) estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 KHz, denominada sequência de base, cada um deles com duração de 100 ms e intervalo de 50 ms entre eles, (3) seguidos de um estímulo alvo periférico, de 3 ou 10 kHz com 100 ms de duração, apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou direito, informando que a resposta correta corresponde à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente. A resposta correta levava à liberação do reforço no bebedouro. (B) Esquema experimental representativo da sequência de eventos numa tentativa envolvendo a *catch trial*. Ao iniciar a tentativa o animal deve (1) focinhar o buraco central levando ao apagamento do LED, (2) manter focinho no buraco central enquanto são apresentados 10 estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 KHz, cada deles um com duração de 100 ms e intervalo de 50 ms entre eles. A permanência do focinho no buraco central após a apresentação da sequência de 10 estímulos (*Beeps*) não informativos levava à liberação do reforço.

Análise dos Dados

De cada uma das 28 sessões de teste foi extraído o valor mediano do tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão e tempo de movimento nas tentativas corretas em milissegundos tanto para os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz apresentados a esquerda, quanto para os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz apresentados a direita. Foram calculadas também as porcentagens de respostas corretas, porcentagem de respostas corretas nas tentativas *catch*, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo, porcentagem de antecipação nas tentativas *catch*, porcentagem de erros de antecipação a trava inferior, e porcentagem de erros de comissão. A porcentagem foi aqui definida como sendo a razão entre o número de respostas da respectiva variável sobre o total de respostas emitidas, multiplicado por 100. Os erros de omissão não foram incluídos nas análises, pois foram relativamente raros.

Os resultados obtidos foram analisados por meio da análise de variância para medidas repetidas (ANOVA), tendo como fatores intra-sujeitos o “**Número de Estímulos**” não informativos (ou simplesmente "Beeps") em seis níveis (de 4 a 9), “**Frequência Estímulo Alvo**” em dois níveis (estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz apresentados tanto do lado esquerdo quanto do lado direito após a sequência de “N” estímulos de 6 kHz não informativos) e o fator “**Lado**” em dois níveis (lado de apresentação do estímulo alvo: esquerdo ou direito). O fator “Número de Estímulos” permitiu aferir o impacto, em de cada uma das variáveis, da quantidade de *beeps* nas sequências de estímulos não informativos. O fator “Estímulo Alvo” permitiu avaliar o impacto, em cada uma das variáveis, da apresentação dos estímulos alvo de 3 e 10 kHz. O fator “Lado” permitiu avaliar o impacto de cada uma das variáveis em função do lado onde os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz foram apresentados, lado esquerdo e lado direito.

Foi executada uma ANOVA independente para cada uma das variáveis analisadas, incluindo tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, tempo de movimento nas tentativas corretas, percentagem de respostas corretas, porcentagem de erros de comissão, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo e porcentagem de erros de antecipação a trava inferior (para $p < 0,05$). Quando necessário, foi realizado o teste

post-hoc de Tukey HSD (*Honestly Significant Difference*). Para as análises foram utilizados o pacote estatístico *Statistica 12* (StatSoft, Tulsa, OK, USA) e *SigmaPlot* (Systat Software Inc.).

4.2. Resultados

Os resultados envolvendo tempo de reação nas tentativas corretas, tempo de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão, tempo de movimento, percentagem de respostas corretas, porcentagem de erros de comissão, porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo e porcentagem de erros de antecipação a trava inferior são apresentados nas Figuras 6.1, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5, 6.6 e 6.7, respectivamente.

Figura 6.1 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Em relação aos tempos de reação nas tentativas corretas (Figura 6.1), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5,1344} = 7,1182$; $p < 0,0001$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi o tempo de reação para o estímulo alvo. A ANOVA revelou também diferenças significantes para o

fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1,1344}=212,00$; $p<0,0001$). Apesar do lado onde foi apresentado, o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz foi superior ao tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz. Para o fator **Lado** a ANOVA revelou diferença significativa ($F_{1,1344}=71,941$; $p<0,00001$), sendo o tempo de reação para o estímulo alvo quando apresentado do lado esquerdo globalmente superior ao tempo de reação para o estímulo alvo quando apresentado do lado direito. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo** ($F_{5,1344}=0,31903$; $p=0,90173$) e para os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5,1344}=0,40609$; $p=0,84481$). Esses resultados mostram que o aumento do tempo de reação em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi o mesmo para as duas frequências sonoras distintas do estímulo alvo (3 kHz e 10 kHz) e para ambos os lados onde o estímulo alvo foi apresentado (esquerdo e direito). A ANOVA revelou efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1,1344}=426,55$; $p<0,0001$), mostrando que a diferença entre o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado direito, é maior do que a diferença entre o tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e o tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito.

Figura 6.2 - Média das medianas do tempo de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos

alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta, esquerda ou direita, respectivamente. Tipicamente nessas tentativas as respostas foram direcionadas para o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo. Ou seja, nas tentativas cujo estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz foi apresentado no alto falante do lado esquerdo sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo, os animais focinharam o buraco lateral direito (no gráfico o tempo de reação nessas tentativas estão representadas pelos triângulos escuros e círculos pretos (3 kHz e 10 kHz – Esquerda)). Já nas tentativas cujo estímulo alvo de 3 kHz ou 10 kHz foi apresentado no alto-falante do lado direito, sinalizando que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral direito, os animais focinharam o buraco lateral esquerdo (no gráfico o tempo de reação nessas tentativas estão representadas pelos triângulos claros e círculos cinzas (3 kHz e 10 kHz – Direita)).

Em relação aos tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão (Figura 6.2) a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 9,1612$; $p < 0,0001$), mostrando que houve um aumento no tempo de reação para o estímulo alvo em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, mesmo as respostas estando erradas. A ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1, 1344} = 61,762$; $p < 0,0001$), indicando que mesmo as respostas estando erradas e independentemente do lado, o tempo de reação foi mais alto nas tentativas envolvendo a apresentação estímulo alvo de 10 kHz do que o tempo de reação envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz. A ANOVA revelou também diferenças significantes para o fator **Lado** ($F_{1, 1344} = 51,569$; $p < 0,00001$), sendo que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral direito quando na verdade focinharam o buraco lateral esquerdo foram maiores do que os tempos de reação nas tentativas em que os animais deveriam ter focinhado o buraco lateral esquerdo quando na verdade focinharam o buraco lateral direito. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo** ($F_{5, 1344} = 0,77753$; $p = 0,56589$), mostrando que o aumento do tempo de reação em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz nas tentativas envolvendo erros de comissão foi o mesmo para ambas as frequências sonoras do estímulo alvo apresentado (3 kHz e 10 kHz). A ANOVA revelou efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5, 1344} = 2,1540$; $p = 0,05681$), mostrando que o aumento do tempo de reação em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi maior nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado direito e respostas direcionadas para o lado esquerdo do que nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado esquerdo e respostas

direcionadas para o lado direito. A ANOVA também revelou efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1, 1344} = 416,36$; $p < 0,0001$), mostrando que a diferença entre o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, envolvendo sua apresentação do lado esquerdo e respostas direcionadas para o lado direito, e o tempo de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, envolvendo sua apresentação do lado direito e respostas direcionadas para o lado esquerdo, é maior do que a diferença entre o tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, envolvendo sua apresentação do lado esquerdo e respostas direcionadas para o lado direito, e o tempo de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, envolvendo sua apresentação do lado direito e respostas direcionadas para o lado esquerdo.

Figura 6.3 - Média das medianas do tempo de movimento nas tentativas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente.

Em relação aos tempos de movimento (Figura 6.3), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 3,0175$; $p = 0,01028$), indicando que de modo geral o tempo de movimento reduziu em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para o fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1, 1344} = 0,61683$; $p = 0,43237$), mostrando que, independentemente do lado em que foi

apresentado, o tempo de movimento foi o mesmo tanto para estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz. Para ao fator **Lado**, a ANOVA revelou diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 127,52$; $p < 0,0001$), sendo que o tempo de movimento para o estímulo alvo apresentado do lado esquerdo foi superior ao tempo de movimento para estímulo alvo apresentado do lado direito, independentemente se o estímulo foi de 3 kHz ou 10 kHz. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo** ($F_{5, 1344} = 0,36644$; $p = 0,87174$) e para os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5, 1344} = 1,0453$; $p = 0,38937$), indicando que a variação do tempo de movimento em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi a mesma para as duas frequências sonoras distintas do estímulo alvo (3 kHz e 10 kHz) e para ambos os lados onde o estímulo alvo foi apresentado (esquerdo e direito). A ANOVA revelou efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1, 1344} = 25,429$; $p < 0,00001$), mostrando que a diferença entre o tempo de movimento para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e o tempo de movimento para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado direito, é maior do que a diferença entre o tempo de movimento para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e o tempo de movimento para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito.

Figura 6.4 - Média das medianas da porcentagem de respostas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Média da porcentagem de respostas corretas nas tentativas envolvendo *Catch Trial*.

Em relação a porcentagem de respostas corretas (Figura 6.4), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 61,173$; $p < 0,0001$), sendo que quanto maior o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi o tempo de reação para o estímulo alvo, sendo que quanto menor o número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base antes do estímulo alvo, maior foi a porcentagem de respostas corretas. A ANOVA revelou também diferenças significantes para o fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1, 1344} = 11,444$; $p = 0,00074$), mostrando que independentemente do lado onde foi apresentado, a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 3 kHz foi superior a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 10 kHz. Em relação o fator **Lado** a ANOVA também revelou diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 26,967$; $p < 0,00001$), sendo a porcentagem de respostas corretas para o lado esquerdo foi superior a porcentagem de respostas corretas para o lado direito, independentemente se o estímulo foi de 3 kHz ou 10 kHz. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores

Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo ($F_{5, 1344} = 1,7140$; $p = 0,12832$). Esse resultado indica que a redução da porcentagem de respostas corretas em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi a mesma para as duas frequências sonoras distintas do estímulo alvo (3 kHz e 10 kHz), independentemente do lado onde foram apresentados. Para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Lado**, a ANOVA revelou diferenças significantes ($F_{5, 1344} = 6,2119$; $p = 0,00001$), indicando uma redução mais acentuada na porcentagem de respostas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz quando o estímulo alvo foi apresentado do lado direito em relação a redução da porcentagem de respostas corretas em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz quando o estímulo alvo foi apresentado do lado esquerdo. A ANOVA também revelou efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1, 1344} = 670,39$; $p < 0,0001$) mostrando que a diferença entre a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado direito, é menor do que a diferença entre a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, e a porcentagem de respostas corretas para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito.

Figura 6.5 - Média das medianas da porcentagem de erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta:

esquerda ou direita, respectivamente. Erros de comissão foram considerados quando os animais focinhavam o buraco lateral não sinalizado pelo lado de apresentação estímulo alvo de 3 ou 10 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de comissão (Figura 6.5), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 3,4732$; $p=0,00401$), evidenciando um aumento da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados antes do estímulo alvo. A ANOVA revelou também diferenças significantes para o fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1,1344} = 8,0936$, $p=0,00451$), indicando que, independentemente do lado de apresentação, a porcentagem de erros de comissão quando o estímulo alvo é de 10 kHz é maior do que a porcentagem de erros de comissão quando o estímulo alvo é de 3 kHz. Para o fator **Lado** a ANOVA também revelou diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 6,6131$; $p=0,01023$), sendo que as porcentagens de erros de comissão foram maiores quando o estímulo alvo foi apresentado do lado direito. A ANOVA revelou um efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo** ($F_{5, 1344} = 2,6409$; $p=0,02197$), mostrando que a variação da porcentagem de erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz quando o estímulo é de 3 kHz é diferente da variação da porcentagem de erros de comissão em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz quando o estímulo é de 10 kHz. A ANOVA também revelou um efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5, 1344} = 3,0924$; $p=0,00882$), indicando que de maneira geral, a variação da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi mais acentuada para os alvos apresentados do lado direito do que para os alvos apresentados do lado esquerdo. Para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado**, a ANOVA revelou efeito significativo ($F_{1, 1344} = 891,91$, $p<0,0001$), mostrando que a diferença entre a porcentagem de erros de comissão envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz do lado esquerdo e a porcentagem de erros de comissão envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz do lado direito, é menor do que a diferença entre a porcentagem de erros de comissão envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz do lado esquerdo e a porcentagem de erros de comissão envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 3 kHz do lado direito.

Figura 6.6 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Média das medianas de porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em uma tentativa envolvendo uma *catch trial*. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação dos estímulos de 6 kHz não informativos ou antes da apresentação do estímulo alvo. No caso das tentativas envolvendo *catch trial*, antes do término da apresentação da sequência de dez estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo (Figura 6.6), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 184,06$; $p < 0,0001$), mostrando um aumento da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados antes do estímulo alvo. A ANOVA revelou ausência de diferenças significantes para o fator **Frequência Estímulo Alvo** ($F_{1, 1344} = 0,13553$; $p = 0,71283$), mostrando que, independentemente do lado em que foi apresentado, a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo foi a mesma tanto para estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz. Para ao fator **Lado**, a ANOVA revelou diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 10,289$; $p = 0,00137$), sendo que a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado direito foi superior a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado esquerdo, independentemente se o estímulo alvo foi de 3 kHz ou 10 kHz. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência**

Estímulo Alvo ($F_{5, 1344} = 0,36644$; $p = 0,87174$), indicando que a variação da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz. A ANOVA revelou um efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5, 1344} = 2,9972$; $p = 0,01071$), mostrando uma variação mais acentuada da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado direito. A ANOVA também revelou um efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1, 1344} = 3,8450$; $p = 0,05010$), mostrando que a diferença entre a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo de 10 kHz, envolvendo sua apresentação do lado esquerdo, e a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo de 10 kHz, envolvendo sua apresentação do lado direito, é maior do que a diferença entre a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo de 3 kHz, envolvendo sua apresentação do lado esquerdo, e a porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo de 3 kHz, envolvendo sua apresentação do lado direito.

Figura 6.7 - Média das medianas da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior em função do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados na sequência de base, da frequência do estímulo alvo, 3 kHz e 10 kHz e do lado de apresentação desse estímulo, esquerda ou direita. Ambos os estímulos alvo foram apresentados no alto-falante do lado esquerdo ou do lado direito, sinalizando para qual buraco lateral o animal deveria direcionar sua resposta: esquerda ou direita, respectivamente. Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central e inseriam no buraco lateral numa janela temporal inferior a 80 milissegundos após a apresentação dos estímulos alvo de 3 e 10 kHz.

Em relação a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior (Figura 6.6), a ANOVA revelou diferenças significantes para o fator **Número de Estímulos** ($F_{5, 1344} = 11,371$; $p < 0,00001$), evidenciando um aumento da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz apresentados antes do estímulo alvo. Para o fator **Frequência Estímulo Alvo**, a ANOVA revelou ausência de diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 0,30530$; $p = 0,58067$), mostrando que, a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior foi a mesma tanto para estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz, independentemente do lado em que foram apresentados. Em relação ao fator **Lado**, a ANOVA revelou diferenças significantes ($F_{1, 1344} = 19,999$; $p = 0,00001$), sendo que a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado direito foi superior a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado esquerdo, independentemente se o estímulo alvo foi de 3 kHz ou 10 kHz. A ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Frequência Estímulo Alvo** ($F_{5, 1344} = 0,80121$; $p = 0,54876$), mostrando que, independentemente do lado de apresentação do estímulo alvo, a variação da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior em função do aumento do número de estímulos (*Beeps*) não informativos de 6 kHz foi a mesma tanto para o estímulo alvo de 3 kHz quanto para o estímulo alvo de 10 kHz. A ANOVA revelou um efeito significativo para a interação entre os fatores **Número de Estímulos x Lado** ($F_{5, 1344} = 2,5676$; $p = 0,02541$), mostrando que a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior varia mais acentuadamente nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo do lado direito. Por fim, a ANOVA revelou ausência de efeito significativo para a interação entre os fatores **Frequência Estímulo Alvo x Lado** ($F_{1, 1344} = 0,50438$, $p = 0,47771$), indicando que a variação da porcentagem de erros de antecipação a trava inferior para o estímulo alvo de 10 kHz em função do lado em que foi apresentado varia da mesma forma que a porcentagem de erros de antecipação a trava inferior para o estímulo alvo de 3 kHz em função do lado em que foi apresentado.

4.3. Discussão - Experimento 2

O presente experimento avaliou o envolvimento de processos atencionais em uma tarefa de detecção e discriminação auditiva sob uma perspectiva distinta em relação

a do experimento anterior. Além de investigar a influência que cada uma das frequências sonoras de 3 kHz e 10 kHz exerce especificamente na velocidade e acurácia da resposta dos animais tanto para o lado esquerdo quanto para o lado direito, este experimentou avaliou o engajamento atencional considerando a apresentação de estímulos sonoros periféricos.

Nessa versão da tarefa os animais também deveriam manter o focinho no buraco central durante a apresentação de uma sequência composta por um número variável de estímulos sonoros não informativos de mesma frequência. Essa sequência de estímulos não informativos de 6 kHz foi apresentada tanto no alto-falante posicionado do lado esquerdo do conjunto de três buracos quanto no alto-falante posicionado do lado direito. Após essa sequência foi apresentado um estímulo sonoro alvo, cuja frequência poderia ser de 3 kHz ou 10 kHz. Contudo, este estímulo alvo era apresentado ou no alto-falante do lado esquerdo ou no alto-falante do lado direito, nunca nos dois alto-falantes ao mesmo tempo, sendo a fonte do som, lado esquerdo ou direito, que era crítica em determinar a resposta correta, isto é, em qual dos buracos laterais o focinho deveria ser inserido para levar a liberação do reforço, caracterizando assim um estímulo periférico. Ressalte-se que com esse arranjo experimental em ambos os lados houve, em tentativas distintas, uma redução e um aumento na frequência sonora dos estímulos, e justamente o local onde esse estímulo era apresentado é que sinalizava aos animais para qual lado deveriam direcionar sua resposta para obtenção da recompensa (Figura 5).

Tendo em vista que o comportamento dos animais foi avaliado sob o aspecto de diferentes níveis preparatórios e de engajamento atencional e tendo em vista ainda que os estímulos sonoros de 3 kHz e 10 kHz foram apresentados individualmente em ambos os lados, os resultados mostram que há relações diretas entre a velocidade e acurácia das resposta, o número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base e o próprio caráter periférico do estímulo alvo foi apresentado.

Surpreendentemente, os resultados revelam um aumento dos tempos de reação e das porcentagens de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base. Os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo são superiores aos demais tempos de reação para seus respectivos estímulos alvo. Os tempos de reação nas tentativas envolvendo erros de comissão se mostraram globalmente superiores aos tempos de reação nas tentativas cujas respostas estavam corretas. Há também uma redução da porcentagem de respostas corretas e um aumento

da porcentagem de erros por antecipação ao estímulo alvo em função do aumento da quantidade de estímulos não informativos apresentados na sequência de base.

O caráter periférico do estímulo alvo parece ter influenciado diretamente a capacidade dos animais detectarem e discriminarem a alteração das frequências sonoras. Atingindo porcentagens de 90% de respostas corretas em algumas situações, os resultados evidenciam altas taxas de acertos tanto para os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz, quando apresentados no alto-falante do lado esquerdo, quanto para os mesmos estímulos alvo apresentados do lado direito (Figura 6.4).

Tradicionalmente estímulos ditos periféricos são empregados em estudos envolvendo a orientação encoberta da atenção em humanos e roedores (Posner, 1980; Rosner and Mittleman, 1996; Ward e Brown, 1996; Ward *et al.*, 1998; Weese *et al.*, 1999; Luck e Vecera, 2002; Marote e Xavier, 2011). Resumidamente, nessa tarefa atencional proposta por Posner (1980), um voluntário sentado diante de um monitor deve reagir o mais rápido possível a estímulos alvo apresentados à direita ou à esquerda. Uma pista sinalizadora precede os estímulos alvo por intervalos de tempo variáveis, e pode informar correta ou incorretamente o provável local de aparecimento do alvo, possibilitando o direcionamento da atenção. A variação do tempo entre o aparecimento da pista e do alvo ("*stimulus onset asynchrony*", em inglês, ou SOA) de forma semi-aleatória permite avaliar aspectos temporais envolvidos no direcionamento da atenção e, ao mesmo tempo, restringe que o voluntário saiba antecipadamente o momento exato de aparecimento do alvo e responda apenas com base em expectativas temporais.

Do ponto de vista experimental a orientação atencional nessa tarefa pode ser favorecida através da orientação endógena ou então da orientação exógena da atenção (Aston-Jones *et al.*, 1999). Nesse sentido, a orientação endógena é favorecida pelo uso de pistas simbólicas que sinalizam, através de uma seta ou outro símbolo, o provável local de apresentação do estímulo alvo. Por outro lado, a orientação exógena da atenção seria favorecida pelo uso de pistas periféricas, que atraem a atenção do voluntário de forma automática justamente porque esses estímulos caracterizam-se por serem mais salientes e discrepantes em relação a outros estímulos presentes no mesmo contexto (Posner e Raichle, 1994).

Os resultados usualmente obtidos nas tarefas de atenção encoberta em humanos foram sintetizados por Luck e Vecera (2002). De acordo com esses resultados, a orientação atencional em condições envolvendo a apresentação de pistas simbólicas teria um curso temporal mais lento em decorrência da necessidade de decodificação e

interpretação da pista para a subsequente orientação endógena da atenção para o local indicado, que se daria de forma voluntária. Já nas tentativas envolvendo a apresentação de pistas periféricas o curso temporal do engajamento atencional seria mais rápido e se daria de forma automática. Dada a saliência do estímulo e não havendo a necessidade de decodificá-lo e interpretá-lo, a atenção seria prontamente capitada pelo estímulo periférico.

Neste contexto seria possível estabelecer uma relação entre estímulos periféricos, aspectos perceptuais do comportamento e os próprios resultados obtidos neste experimento. Uma vez que processos atencionais atuam diretamente na detecção e discriminação de estímulos ambientais (Berger e col., 2005), a apresentação de estímulos mais salientes e discrepantes em relação a outros estímulos presentes num mesmo contexto, desencadearia a captação de forma mais imediata da atenção, que por sua vez favoreceria o aumento da capacidade dos animais detectarem e discriminarem esse estímulo periférico apresentado.

Trazendo esta ideia para o contexto da tarefa de escolha empregada neste experimento, é possível supor que a apresentação de um estímulo sonoro de 3 kHz ou 10 kHz mais saliente do que os demais estímulos apresentados anteriormente na sequência de estímulos não informativos de 6 kHz mobilizaria processos atencionais de forma mais imediata justamente pela sua discrepância em relação aos demais estímulos. Esta captação de recursos atencionais mais imediata, por sua vez, beneficiaria a própria detecção e discriminação deste mesmo estímulo. Desta forma, as altas taxas de respostas corretas, podem ser entendidas justamente como uma decorrência da apresentação de um estímulo alvo de caráter periférico, que favorece sua detecção e discriminação pelo modo como é capaz de influenciar o engajamento da atenção.

Considerando que além de se manifestarem nos aspectos perceptuais, mecanismos atencionais atuam também no domínio motor do comportamento (Berger e col., 2005) e ampliando ainda mais o espectro das relações entre estímulos periféricos e o desempenho dos animais, seria razoável afirmar que a velocidade com que os animais são capazes de acionar uma resposta parece ser decorrente também da própria apresentação do estímulo alvo periférico. Na mesma medida em que mecanismos de captação da atenção são desencadeados automaticamente pela apresentação, de um estímulo periférico e aumentam a capacidade dos animais detectarem e discriminarem prontamente o estímulo alvo, a captação imediata de processos atencionais aumentaria

também a própria capacidade dos animais acionarem mais prontamente uma resposta motora para o estímulo alvo (Figura 6.1).

Os resultados obtidos também mostram uma relação direta entre o tempo de reação e a quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base. Conforme aumenta o número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo, aumentam também os tempos de reação tanto para o estímulo alvo de 3 kHz apresentado no alto-falante do lado esquerdo e no alto falante do lado direito, quanto para o estímulo alvo de 10 kHz, apresentado também nos alto-falantes do lado esquerdo e do lado direito (Figura 6.1).

Em primeira instância, os resultados dão a entender que a mobilização e alocação de recursos atencionais seriam atenuadas ao longo do tempo, de forma que quanto mais estímulos forem apresentados na sequência de base antes da apresentação do estímulo alvo, menos engajados estariam os mecanismos e recursos atencionais, o que supostamente resultaria no aumento do tempo de resposta dos animais.

No entanto, é preciso se atentar para o fato de que neste experimento a forma como os estímulos alvo de 3 kHz e 10 kHz foram apresentados após a sequência de estímulos não informativos de 6 kHz é diferente da dinâmica de apresentação dos estímulos no experimento anterior. Neste segundo experimento, os estímulos não informativos eram apresentados sucessivamente em ambos os alto-falantes ao mesmo tempo. Após a apresentação dessa sequência os estímulos alvo eram apresentados ou no alto-falante do lado esquerdo ou no alto-falante do lado direito, nunca nos dois alto-falantes concomitantemente.

Considerando essa dinâmica de apresentação é possível supor que diferentes mecanismos de engajamento e captação atencional estejam atrelados a ela. Ao iniciar a apresentação dos estímulos não informativos haveria o engajamento de recursos atencionais, de forma que quanto mais estímulos não informativos fossem apresentados, maior seria o nível de mobilização desses recursos. Note que no decorrer da apresentação da sequência de base os recursos atencionais naturalmente estariam orientados para ambos os alto-falantes. Tendo em vista o conceito de estímulo periférico e sua capacidade de captar automaticamente a orientação da atenção (Aston-Jones *et al.*, 1999), no momento em que o estímulo alvo era apresentado após os estímulos não informativos, o foco atencional supostamente seria automaticamente captado por esse estímulo e reorientado para o alto-falante onde esse estímulo estivesse sendo apresentado.

Interessantemente, a habilidade de orientar o foco atencional para um novo estímulo presente em um determinado contexto é uma operação fundamental realizada pelos mecanismos atencionais (Posner *et al.*, 1984; Posner e Petersen, 1990; Posner e Petersen, 2012). Nesse processo estaria envolvida uma sequência de operações mentais caracterizadas pelo desengajamento atencional, movimentação do foco atencional para o novo estímulo e focalização atencional nesse novo estímulo propriamente dito. Do ponto de vista comportamental, o funcionamento desse mecanismo pode ser exemplificado através de uma tarefa clássica de desengajamento atencional. Nelas os sujeitos experimentais devem orientar a atenção para um alvo periférico que pode ser apresentado após um estímulo central ou concomitantemente a ele.

De acordo com um experimento realizado por Fischer e Breitmeyer (1987), os tempos de reação envolvendo movimentos sacádicos para um alvo periférico são menores quando o estímulo central desaparece do campo visual antes da apresentação do alvo periférico do que os tempos de reação para o alvo quando o ponto de fixação permanece no campo visual. Os autores atribuem essa diferença dos tempos de reação ao fato de que os sujeitos experimentais devem desengajar a atenção do ponto de fixação central antes de reorientar a atenção para o estímulo alvo periférico. Quando o ponto de fixação ainda está presente no campo visual a operação de desengajamento e reorientação da atenção parece ser mais difícil, o que reflete no aumento do tempo para realiza-la.

Estudos mais recentes avaliaram a atividade do colículo superior de ratos durante o desempenho de uma tarefa envolvendo a alternância do foco atencional, com e sem desengajamento atencional (Ngan *et al.*, 2015). Nessa tarefa estímulos visuais eram sequencialmente apresentados do lado esquerdo ou do lado direito dos animais. Para obterem uma recompensa através de estimulação intra-cranial os animais deveriam lambe um bebedouro quando um estímulo pouco frequente (estímulo visual apresentado do lado direito) fosse detectado. O tempo transcorrido desde a apresentação do estímulo visual até o momento que os animais lambe o bebedouro foi caracterizado pelos autores como sendo o tempo que os animais levaram para detectar o estímulo visual. Em uma determinada condição da tarefa envolvendo o estímulo pouco frequente (estímulo visual do lado direito) era apresentado concomitantemente a um estímulo muito frequente (estímulo visual do lado esquerdo). Interessantemente, o tempo que os animais levaram para detectar o estímulo visual nessa condição foi

superior ao tempo de detecção envolvendo a apresentação do estímulo pouco frequente na ausência do estímulo frequente.

No contexto da tarefa comportamental empregada no presente experimento, é possível relacionar o desempenho dos animais com mecanismos associados ao desengajamento e reorientação da atenção. O fato de que há um aumento nos tempos de reação conforme aumenta o número de estímulos não informativos presentes na sequência de base pode estar associado ao tempo a mais despendido pelos animais para executarem tal operação envolvendo o desengajamento, movimentação e reorientação da atenção para o estímulo alvo. Esse tempo a mais estaria relacionado ao nível de engajamento atencional dos animais antes da apresentação do estímulo alvo, pois quanto mais estímulos não informativos fossem apresentados na sequência de base, maior seria o engajamento atencional dos animais, portanto, mais difícil seria e mais tempo levaria para os animais desengajar e reorientar esses recursos para o local de apresentação do estímulo alvo.

Ainda sobre os tempos de reação é possível notar que as relações entre o desempenho dos animais na tarefa e a quantidade de estímulos da sequência de base se estendem tanto ao estímulo alvo de 3 kHz, apresentado no alto-falante do lado esquerdo e do lado direito, quanto ao estímulo alvo de 10 kHz, também apresentado nos alto-falantes do lado esquerdo e do lado direito (Figura 6.1). Isso significa dizer que há um efeito global de aumento dos tempos de reação nessas quatro situações diferentes, e conforme mostram as análises estatísticas, esse aumento ocorre paralelamente em todas elas, pois não há efeito de interação entre os fatores “número de estímulos” e “frequência Estímulo Alvo” e tampouco há efeito de interação entre os fatores “número de estímulos” e “lado”.

Embora haja aumento proporcional dos tempos de reação para todas as modalidades de estímulo alvo, é possível observar que os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo são superiores aos demais tempos de reação para seus respectivos estímulos alvo.

Essas diferenças nos tempos de reação podem novamente ser interpretadas como reflexo do tempo a mais despendido na detecção e principalmente discriminação do aumento da frequência sonora do estímulo alvo de 10 kHz quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo. Considerando ainda o aumento na frequência dos estímulos sonoros quando o estímulo alvo de 10 kHz é apresentado após a sequência de estímulos não informativos de 6 kHz, as diferenças encontradas nos tempos de reação reforçam a

hipótese aventada anteriormente de que detectar e discriminar o aumento na frequência sonora dos estímulos representaria um desafio maior para os animais.

Tendo em vista que mecanismos relacionados à tomada de decisão perceptual seriam capazes de detectar dificuldades e incertezas acerca de informações sensoriais (Heekeren *et al.*, 2004; Heekeren *et al.*, 2008), o tempo a mais despendido pelos animais para acionarem uma resposta motora ao estímulo alvo de 10 kHz apresentado no alto-falante do lado esquerdo parece estar associado ao tempo a mais despendido no processo de recrutamento e mobilização de mais recursos atencionais que possibilite aos animais detectarem e discriminar o estímulo alvo diante da dificuldade de se processar uma informação sensorial.

Além disso, tais diferenças nos tempos de reação sugerem que além do local onde o estímulo alvo foi apresentado, sua frequência sonora continua sendo um fator crítico para o desempenho dos animais no que diz respeito à velocidade com que são capazes de detectar e discriminar o estímulo alvo, bem como acionar uma resposta a ele. Inclusive, para esse mesmo estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, os animais apresentaram as menores porcentagens de respostas corretas e as maiores porcentagens de erros de comissão (ver adiante).

Outro aspecto notável sobre a velocidade com que os animais são capazes de responder ao estímulo alvo refere-se à marcada diferença entre os tempos de reação nas tentativas em que responderam corretamente e os tempos de reação nas tentativas em que cometeram erros de comissão, focinhando o buraco lateral oposto ao sinalizado pelo estímulo alvo. Globalmente falando, os tempos de reação nas tentativas envolvendo respostas corretas são menores do que os tempos de reação nas tentativas em que os animais cometeram erros de comissão (Figuras 6.1 e 6.2). Ou seja, quando respondem corretamente ao estímulo alvo, o tempo que os animais levam para acionar essa resposta é menor do que o tempo gasto para acionar uma resposta nas tentativas em que cometeram erros de comissão.

A própria diferença entre os tempos de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente e nas tentativas envolvendo erros de comissão demonstra que uma resposta correta é fruto de um elevado nível de preparo e de engajamento atencional dos animais não só para detectar e discriminar o estímulo alvo, mas também para acionar prontamente uma resposta a ele. Isso significa que os animais não só responderam corretamente de acordo a sinalização do estímulo alvo, como também o fazem mais rapidamente, justamente porque mecanismos atencionais relacionados à sua

capacidade de se manterem ativos por certo período de tempo alocando continuamente recursos de processamento de informação estariam associados tanto aos aspectos motores quanto perceptuais dessa resposta.

A mesma diferença entre os tempos de reação também denota o custo temporal associado a uma resposta errada. Ainda que a decisão tomada pelos animais tenha sido errada, este tempo a mais despendido para acionar uma resposta evidencia a existência de um processo decisório envolvendo a detecção e discriminação do estímulo alvo. Provavelmente este custo temporal estaria associado a tal capacidade limitada de funcionamento do Sistema Atencional Supervisor (Posner, 1980; Baddeley, 2002; Helene e Xavier, 2003), que por sua vez influencia diretamente a capacidade dos animais detectarem e discriminarem corretamente o estímulo alvo.

A medida do tempo que os animais levam para executar a resposta motora *per se*, que seria retirar o focinho do buraco central e inseri-lo no buraco lateral sinalizado pelo estímulo alvo, representa uma medida comportamental que também sustenta a ideia de que os tempos de reação seriam decorrentes de um processo atencional envolvido na decisão do lado para o qual animais deveriam direcionar suas respostas após a apresentação do estímulo alvo. Essa afirmação pode ser feita com base na análise conjunta da dinâmica de variação dos tempos de movimento e da dinâmica de variação dos tempos de reação em função da quantidade de estímulo não informativos presentes na sequência de base (Figuras 6.1 e 6.3). Ela sugere que o nível preparatório e de engajamento atencional dos animais estão associados à detecção e discriminação do estímulo alvo, bem como a escolha de uma resposta adequada a ele, e não à execução de uma resposta motora em si.

Os resultados revelam um efeito global de variação dos tempos de movimento em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base. As análises revelam também ausência de efeito de interação entre os fatores “número de estímulos” e “frequência Estímulo Alvo” e entre os fatores “número de estímulos” e “lado”. Ou seja, mesmo havendo um efeito global de variação dos tempos de movimento, essa variação parece não ter relação com a frequência do estímulo sonoro, tampouco com o lado onde o estímulo alvo foi apresentado.

É possível notar que a variação dos tempos de movimento não possui a mesma dinâmica de variação dos tempos de reação, que por sua vez, aumentam conforme a quantidade de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo também aumenta. A ausência de relação entre a dinâmica de variação dessas duas medidas

comportamentais sustenta a ideia de que os tempos de reação estão associados ao processo de detecção, discriminação e escolha de uma resposta adequada para o estímulo alvo, e não para a execução dessa resposta. A própria dinâmica de variação dos tempos de reação quando comparada com a dinâmica de variação dos tempos de movimento sugere que o nível preparatório e de engajamento atencional dos animais, expressos nos tempos de reação, estão atrelados ao processo de detecção, discriminação e escolha de uma resposta adequada para o estímulo alvo.

Ao que parece, o nível preparatório e de engajamento atencional propriamente dito, parecem não ter relação direta com a execução da resposta motora em si. Supondo ainda que o nível de preparo e de engajamento atencional dos animais também estivesse atrelado à execução da resposta motora, seria possível observar uma dinâmica de variação dos tempos de movimento semelhante à dinâmica de variação dos tempos de reação.

A despeito do caráter periférico do estímulo alvo, é possível notar uma redução da quantidade de respostas corretas conforme aumenta o número de estímulos não informativos presentes na sequência de base. As maiores porcentagens de respostas corretas estão relacionadas a sequências de base compostas por 4, 5, 6 e 7 estímulos não informativos (Figura 6.4).

Além disso, os resultados demonstram haver diferenças na porcentagem de respostas corretas relacionadas à frequência sonora do estímulo alvo e ao próprio lado onde foi apresentado. As maiores porcentagens de respostas corretas estão associadas ao estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado direito, e ao estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo. Em relação ao estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, e o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito, as porcentagens de respostas corretas associadas a eles são ligeiramente mais baixas.

Em princípio, a redução da porcentagem de respostas corretas em função da quantidade de estímulos presente na sequência de base e a própria variação dessa porcentagem em função da frequência sonora e do lado onde o estímulo alvo foi apresentado, estariam associadas a duas outras medidas comportamentais que também avaliam a acurácia dos animais, sendo elas a porcentagem de erros por antecipação ao estímulo alvo e também a porcentagem de erros de comissão.

Erros de antecipação ao estímulo alvo foram considerados quando os animais retiravam o focinho do buraco central antes do término da apresentação da sequência de

estímulos não informativos, ou então, antes da apresentação do estímulo alvo. Igualmente ao experimento anterior, é possível notar um aumento da porcentagem desse tipo de erro conforme aumenta também a quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base (Figura 6.6). Por sua vez, esse aumento estaria relacionado a uma tentativa dos animais anteciparem suas respostas com base no aumento da expectativa em relação à apresentação do estímulo alvo. Conforme discutido anteriormente, essa expectativa estaria associada ao aumento da probabilidade de apresentação do estímulo alvo ao final da sequência de base.

Neste contexto, a redução da porcentagem de respostas corretas em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo parece estar relacionada ao aumento da porcentagem de erros por antecipação. Em outras palavras, quanto maior o número de estímulos não informativos presentes na sequência de base menor é a porcentagem de respostas corretas, pois na medida em que aumenta o número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo, mais os animais tentam antecipar a resposta.

No que diz respeito à variação da porcentagem de respostas corretas em função da frequência sonora do estímulo alvo e do lado onde foi apresentado, é possível notar que essas medidas estão relacionadas à própria variação da porcentagem de erros de comissão cometidos pelos animais (Figura 6.5). Justamente para os estímulos alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, e para o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito, e aos quais estão associadas às menores taxas de respostas corretas, também estão associadas as maiores porcentagens de erros de comissão.

Interessantemente o que se nota é que embora o lado para o qual os animais deveriam direcionar suas respostas fosse sinalizado justamente pelo local onde o estímulo alvo era apresentado, no alto-falante do lado esquerdo ou no alto-falante do lado direito, a porcentagem de respostas corretas referentes aos estímulos alvo citados acima sugere que sua frequência sonora continua sendo um fator crítico para o desempenho dos animais na tarefa.

Em relação à porcentagem de erros de comissão envolvendo o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito, os resultados mostram um aumento dessa porcentagem conforme aumenta também o número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo (Figura 6.5). Esses dados reforçam a hipótese de que com o aumento da mobilização e alocação de recursos atencionais ao longo da

apresentação da sequência de base, haveria também um aumento na dificuldade dos animais em desengajar o foco atencional corrente (orientado para ambos os alto-falantes onde os estímulos não informativos estavam sendo apresentados), movimentar a atenção para o alto-falante onde o estímulo alvo foi apresentado e engajar novamente os recursos atencionais para o processamento de informações relacionadas ao estímulo alvo.

Por sua vez, esse aumento na dificuldade dos animais para executarem a operação envolvendo o desengajamento, movimentação e reorientação da atenção para o estímulo alvo, seria expresso também no aumento da porcentagem de erros de comissão. Pois, quanto mais recursos atencionais estivessem engajados no processamento de informações referentes aos estímulos presentes na sequência de base, maior seria a dificuldade dos animais detectarem e discriminarem o estímulo alvo de 3 kHz, quando apresentado do lado direito.

No que diz respeito ao estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, é possível notar que além de estarem associadas a esse estímulo as menores porcentagens de acertos (Figura 6.4) e as maiores taxas de erros de comissão (Figura 6.5), os maiores tempos de reação também estão relacionados a ele (Figura 6.1). Parece haver uma estreita relação entre a velocidade com que os animais acionam uma resposta particularmente para esse estímulo alvo e a acurácia dessas respostas, o que reforça a hipótese de que os animais teriam uma aparente dificuldade em detectar e discriminar o estímulo alvo quando ocorre um aumento na sua frequência sonora no momento em que o estímulo alvo de 10 kHz é apresentado após os estímulos não informativos de 6 kHz.

Com base nos resultados obtidos no presente experimento foram extensamente discutidas as relações entre o desempenho dos animais na tarefa, a variação da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, a própria frequência sonora e o lado de apresentação dos estímulos alvo. Na mesma medida em que essas relações reforçam algumas hipóteses aventadas anteriormente, elas também acrescentam novos elementos à discussão.

De fato, é notório o aumento dos tempos de reação em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, que interessantemente ocorreu paralelamente para todas as modalidades de estímulo alvo. Ao sugerir uma dinâmica de engajamento atencional distinta da observada e discutida anteriormente (ver Discussão Geral), esse padrão de variação dos tempos de reação acrescenta novos

elementos a discussão sobre a natureza e extensão do envolvimento de processos atencionais no comportamento de escolha dos animais.

Dentro desse contexto, os resultados do presente experimento sugerem que o aumento nos tempos de reação em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base seria um reflexo de operações envolvendo o desengajamento e reorientação do foco atencional. Recursos atencionais seriam mobilizados no decorrer da apresentação dos estímulos não informativos. Quanto mais engajados atencionalmente estivessem os animais antes da apresentação do estímulo alvo, mais tempo eles despenderiam no processo de desengajamento, reorientação e focalização atencional desencadeado pela apresentação do estímulo alvo, que por sua vez possui natureza distinta dos estímulos não informativos.

Mesmo que do ponto de vista comportamental a dinâmica de engajamento atencional pareça manifestar-se preponderantemente no tempo que os animais levam para acionarem uma resposta motora para o estímulo alvo, é possível notar a relação existente entre a quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base e a porcentagem de erros de comissão, que por sua vez também caracteriza operações envolvendo o desengajamento e reorientação do foco atencional. Interessantemente, as maiores porcentagens de erros de comissão estiveram associadas aos maiores tempos de reação.

Outra importante relação refere-se à marcada influência exercida pelo caráter periférico do estímulo alvo na capacidade dos animais detectarem, discriminarem e acionarem uma resposta a esse estímulo. Dada a natureza mais saliente e discrepante do estímulo alvo em relação aos demais estímulos sonoros apresentados antes dele, há que se considerar o aumento global das porcentagens de acerto e também a redução global dos tempos de reação (ver Discussão Geral) desencadeados pela captação imediata de recursos de processamento da informação, o que caracteriza desta forma o envolvimento de mecanismos atencionais tanto nos aspectos perceptuais do comportamento, quanto no seu domínio motor.

5. Discussão Geral

Os resultados obtidos em ambas as etapas do Experimento 1 mostram que o desempenho dos animais está relacionado a quantidade de estímulos sonoros não informativos apresentados na sequência de base. Na primeira etapa observou-se uma redução dos tempos de reação para os estímulos alvos de 3 kHz e 10 kHz em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base. Os resultados também mostram uma redução da porcentagem de erros de comissão conforme aumenta o número de estímulos não informativos. Já na segunda etapa, a redução dos tempos de reação e da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos presentes na sequência de base foram observadas somente nas tentativas envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz. Não obstante, os resultados evidenciam que, tanto na primeira quanto na segunda etapa, os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz foram superiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz. Por outro lado, a redução da porcentagem de erros de comissão em ambas as etapas foi mais acentuada nas tentativas envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz.

A análise conjunta dos resultados obtidos no Experimento 1 levou a hipótese de que a variação das frequências dos estímulos sonoros também influencia o desempenho dos animais, sobretudo no que diz respeito à capacidade e velocidade com que os animais discriminam e acionam uma resposta ao estímulo alvo. Nesse sentido, discriminar e acionar uma resposta ao estímulo alvo quando há um aumento na frequência sonora dos estímulos representaria um desafio maior para os animais na execução da tarefa.

Os resultados do Experimento 2 mostram um aumento dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados na sequência de base. Particularmente os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, mostraram-se superiores aos demais tempos de reação para seus respectivos estímulos alvo. Além disso, foram observadas diferenças tanto na porcentagem de respostas corretas quanto na porcentagem de erros de comissão relacionadas à frequência sonora e lado de apresentação dos estímulos alvos, sendo que para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, os animais exibiram as menores taxas de respostas corretas e as maiores porcentagens de erros de comissão. Tendo em vista o caráter periférico dos estímulos alvo apresentados no Experimento 2, os resultados revelam um aumento global das

porcentagens de respostas corretas e também uma redução global do tempos de reação em relação ao Experimento 1.

Nesse sentido os resultados do Experimento 2 reforçam a hipótese de que além da quantidade de estímulos não informativos, a frequência do estímulo alvo e o local onde ele é apresentado são capazes de influenciar o desempenho dos animais na tarefa e também sugerem que dependendo da natureza do estímulo alvo, diferentes recursos atencionais se envolveriam na detecção e discriminação desse estímulo.

Os resultados revelam vantagens na abordagem conceitual e metodológica propostas no presente estudo, na medida em que o desempenho dos animais reflete diretamente o envolvimento de processos atencionais em uma tarefa de decisão relacionada à detecção e discriminação de estímulos sonoros, tanto em termos do tempo de reação nas tentativas em que os animais responderam corretamente quanto nas tentativas em que cometeram erros de comissão, bem como nas porcentagens de acertos e erros de comissão.

Diferentemente de trabalhos recorrentes na literatura sobre tarefas de escolhas envolvendo a detecção e discriminação de estímulos sonoros (Tai e Zador, 2008; Jaramillo e Zador, 2011), ao considerar diversos momentos de apresentação e resposta ao estímulo alvo, o presente estudo privilegiou a análise do desempenho dos animais sob a perspectiva de diferentes níveis preparatórios e de engajamento atencional.

Tendo em vista os debates acerca do envolvimento de recursos atencionais no processo de agrupamento e categorização perceptual de estímulos auditivos na formação de uma "imagem auditiva" (Bregman, 1990; Yost, 1991; Yost, 2008; Cusak *et al.*, 2007; Fritz *et al.*, 2007; Sussman *et al.*, 2007), o uso de um protocolo experimental mais abrangente mostrou a importância e o envolvimento de mecanismos e recursos atencionais em processos de escolha e execução de respostas fundamentadas no agrupamento e julgamento categórico de estímulos auditivos apresentados em diferentes momentos ao longo do tempo.

A consistência dos resultados obtidos em dois experimentos distintos permite afirmar que do ponto de vista comportamental a dinâmica de engajamento atencional, i.e., a própria mobilização e orientação de recursos de processamento de informações se manifestaria de diferentes formas e estaria sujeita a fatores inerentes a tarefa, tal como a quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, a natureza do estímulo alvo, bem como sua frequência sonora e o local onde foi apresentado.

Os resultados sugerem que o nível de engajamento atencional estaria em princípio associado à quantidade de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo. Esse processo pode ser entendido sob a ótica da atenção sustentada (Sarter *et al.*, 2001; Robbins, 2002) e estaria relacionado ao fato de que os animais não tinham conhecimento do momento exato da apresentação do estímulo alvo. Uma vez que a quantidade de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo variava aleatoriamente de tentativa para tentativa, a tarefa exigia dos animais que alocassem continuamente seus recursos de processamento de informação para que pudesse detectar e discriminar o estímulo alvo. Assim, em cada tentativa os animais deveriam engajar a atenção e manter tais recursos ativos até serem capazes de acionar uma resposta motora ao estímulo alvo.

Sob a perspectiva do envolvimento da atenção sustentada, há evidências de que a variação do nível de engajamento atencional estaria atrelada a quantidade de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo. No entanto, dependendo das características do estímulo alvo apresentado, diferentes mecanismos atencionais se envolveriam no processo de detecção e discriminação desse estímulo. Nesse contexto, o que os resultados mostram vai para além da variação dos tempos de reação e porcentagem de erros de comissão em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base. Fica evidente a existência de dinâmicas distintas de engajamento e envolvimento de recursos atencionais decorrentes da própria natureza do estímulo alvo.

No primeiro experimento é notória a redução dos tempos de reação em função do aumento da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base (Figuras 3.1 e 4.1). Concomitantemente, há também uma redução das porcentagens de erros de comissão conforme aumenta o número de estímulos não informativos (Figuras 3.5 e 4.5). Isso significa dizer que ao longo do tempo haveria um aumento do engajamento atencional, de forma que quanto mais estímulos informativos fossem apresentados antes do estímulo alvo, maior seria o nível de preparo dos animais para acionar uma resposta ao estímulo alvo, i.e., mais recursos atencionais estariam mobilizados, resultando desta forma em repostas mais rápidas e mais precisas. Dada a natureza do estímulo alvo envolvida nesse processo não haveria, portanto, a necessidade de reorientar o foco atencional, pois este já estaria direcionado para o local de apresentação do estímulo alvo, dada a natureza qualitativa da alteração do estímulo (mudança da frequência).

Já no segundo experimento é possível observar um padrão distinto de variação dos tempos de reação decorrente da própria necessidade dos animais reorientarem o foco atencional para um novo local ou pelo menos atenderem a mudança na fonte da estimulação (Posner *et al.*, 1984; Posner e Petersen, 1990; Posner e Petersen, 2012). De maneira geral, há um aumento dos tempos de reação em função do aumento do número de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo (Figura 6.1). De acordo com esses resultados é possível supor que o nível de engajamento e a capacidade de manter os recursos atencionais ativos também aumentariam no decorrer da apresentação dos estímulos não informativos. No entanto, dada a apresentação de um estímulo alvo de natureza distinta dos estímulos não informativos, haveria a necessidade dos animais reorientarem e focalizarem sua atenção no novo estímulo presente no contexto. Nesse sentido, os resultados mostram que quanto mais estímulos não informativos foram apresentados antes do estímulo alvo, maior foi o tempo de reação dos animais justamente porque mais recursos de processamento de informação estariam mobilizados antes da apresentação do estímulo alvo. Isso significa que os animais levaram mais tempo para desengajar o foco atencional, reorientar e focalizar novamente a atenção no estímulo alvo, resultando desta forma numa dinâmica de aumento do tempo que os animais levam para acionar uma resposta motora.

No que diz respeito ao estímulo alvo propriamente dito, é possível notar que dependendo da natureza deste estímulo, imediatamente após a sua apresentação, recursos atencionais podem ser captados de diferentes maneiras. De certa forma seria possível afirmar que nesta tarefa envolvendo a detecção e discriminação de estímulos sonoros, a própria apresentação do estímulo alvo desencadearia a mobilização e captação de recursos atencionais que podem ser entendidas sob a concepção do direcionamento atencional na tarefa de atenção encoberta, em que a orientação da atenção pode ser favorecida de forma exógena ou endógena (Posner, 1980; Aston-Jones *et al.*, 1999).

Se por um lado a apresentação de um estímulo alvo saliente e discrepante provoca a captação automática e mais imediata de recursos atencionais, favorecendo tanto o aumento da capacidade de detecção e discriminação, quanto a capacidade dos animais acionarem mais prontamente uma resposta a esse estímulo, por outro lado a apresentação de um estímulo alvo que demanda uma decodificação e interpretação, justamente porque é sua frequência sonora que sinaliza para o animal qual buraco lateral deve ser focinhado, desencadearia um curso temporal mais lento de captação dos

recursos atencionais (Posner, 1980; Aston-Jones *et al.*, 1999; Luck e Vecera, 2002; Berger *et al.*, 2005).

Interessantemente essas diferenças no processo de captação e mobilização de recursos atencionais desencadeados pela apresentação do estímulo alvo estão expressas justamente nas diferenças globais entre as medidas dos tempos de reação e as porcentagens de respostas corretas obtidas em ambos os experimentos realizados no presente estudo (Figuras 3.1, 4.1 e 6.1). É possível notar que os tempos de reação no experimento envolvendo a apresentação de um estímulo alvo de caráter periférico são globalmente menores do que os tempos de reação no experimento envolvendo a apresentação de um estímulo alvo que impõe uma necessidade de decodificação e interpretação de sua frequência sonora antes dos animais acionarem uma resposta adequada a esse estímulo. Essa diferença entre os tempos de reação estaria relacionada ao curso temporal mais imediato de captação e mobilização dos mecanismos atencionais desencadeados pela apresentação do estímulo alvo periférico. Ao passo que um estímulo dito simbólico teria um curso temporal de captação de recursos atencionais mais lento, o que resultaria em medidas de tempos de reação globalmente maiores. Em outras palavras isso significa que a identificação da fonte sonora é mais prontamente detectada do que a diferença de frequência dos estímulos alvo.

As diferenças entre os valores globais de porcentagem de respostas corretas obtidas em ambos os experimentos também parecem estar associadas à natureza dos estímulos alvo bem como ao processo de captação de recursos atencionais desencadeados pela sua apresentação. Neste contexto, é possível notar que a porcentagem de respostas corretas no experimento envolvendo a apresentação de um estímulo alvo periférico é globalmente superior a porcentagem de respostas corretas no experimento envolvendo estímulos alvo de natureza simbólica, por assim dizer (Figuras 3.4, 4.4 e 6.4). Esses valores obtidos também refletem o modo pelo qual um estímulo alvo mais saliente e discrepante aumenta a capacidade dos animais detectarem e discriminarem esse estímulo.

Com base expectativas temporais e espaciais seria possível gerar também um processo preparatório atencional de forma que recursos de processamento de informação possam ser orientados para momentos e locais específicos onde se espera que vá ocorrer um evento ou estímulo relevante. Do ponto de vista comportamental o engajamento e mobilização de recursos atencionais estão relacionados tanto a velocidade da resposta, fruto da preparação prévia do sistema motor, quanto a acurácia

da detecção e discriminação dos estímulos sonoros, fruto do aumento do processamento sensorial da informação (Brunia, 1999; Correa *et al.*, 2005; Jaramillo e Zador, 2011).

Seja no engajamento de recursos atencionais ao longo da apresentação dos estímulos não informativos, seja na forma como o próprio estímulo alvo também desencadeia a captação de recursos atencionais após sua apresentação, o comportamento de escolha dos animais parece ser influenciado diretamente por processos atencionais.

Com efeito, o motivo pelo qual os animais exibiram uma redução dos tempos de reação e das porcentagens de erros de comissão no primeiro experimento, ou então, aumento dos tempos de reação e das porcentagens de erros de comissão no segundo experimento, foi atribuído ao envolvimento de recursos atencionais no processo de escolha e execução de uma resposta baseada no julgamento categórico de estímulos sonoros apresentados em diferentes momentos ao longo do tempo.

Um aspecto curioso relacionado ao desempenho apresentado pelos animais em ambos os experimentos refere-se à marcada diferença nos tempos de reação e nas porcentagens de erros de comissão relacionadas à frequência sonora do estímulo alvo e ao lado onde foi apresentado.

Os resultados da primeira etapa do Experimento 1 mostram que os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito, são globalmente superiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz, que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo (Figura 3.1). Para o mesmo estímulo alvo de 10 kHz, os animais apresentaram uma redução da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulos não informativos de 6 kHz mais acentuada do que para o estímulo alvo de 3 kHz (Figura 3.5).

Considerando que na segunda etapa do Experimento 1 as frequências sonoras dos estímulos alvo foram invertidas, de forma que os estímulos de 10 kHz e 3 kHz passaram a sinalizar que a resposta correta correspondia à introdução do focinho no buraco lateral esquerdo ou direito, respectivamente, é possível observar o mesmo padrão de respostas relacionadas ao estímulo alvo de 10 kHz obtidas na etapa anterior. Os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz mostraram-se globalmente superiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz (Figura 4.1), havendo também uma significativa redução da porcentagem de erros de comissão em função do aumento do número de estímulo não informativos presentes na sequência de base (Figura 4.5).

Tendo em vista que após a apresentação da sequência de estímulos não informativos de 6 kHz há um aumento da frequência sonora quando o estímulo alvo de 10 kHz é apresentado e uma redução da frequência sonora quando o estímulo alvo de 3 kHz é apresentado, as diferenças de desempenho dos animais relacionadas a frequência do estímulo alvo parecem ser decorrentes dos próprios mecanismos de engajamento atencional, que por sua vez, parecem ser mais elevados nas tentativas envolvendo a apresentação do estímulo alvo de 10 kHz. O tempo a mais despendido pelos animais para detectarem e discriminarem o aumento da frequência sonora sugere um aumento no recrutamento e mobilização de mais recursos atencionais que possibilite aos animais executar a tarefa com precisão diante de dificuldades relacionadas ao processamento da informação sensorial (Heekeren *et al.*, 2004; Heekeren *et al.*, 2008). Do ponto de vista comportamental tais mecanismos de engajamento atencional seriam expressos no aumento global dos tempos de reação e na redução da porcentagem de erros de comissão envolvendo o estímulo alvo de 10 kHz.

Diferenças nos tempos de reação e nas porcentagens de erros de comissão relacionadas à frequência sonora do estímulo alvo e ao lado de sua apresentação também foram observadas no Experimento 2. Nesse sentido, os animais exibiram tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado no alto-falante do lado esquerdo, globalmente superiores aos demais tempos para seus respectivos estímulos alvo (Figura 6.1). Os animais exibiram também as menores taxas de respostas corretas e as maiores porcentagens de erros de comissão envolvendo a apresentação do mesmo estímulo alvo de 10 kHz do lado esquerdo (Figuras 6.4 e 6.5).

Tais diferenças no desempenho dos animais relacionadas à frequência sonora do estímulo alvo, sobretudo no que diz respeito aos tempos de reação, reforçam a ideia de que haveria a mobilização de mais recursos atencionais que possibilite aos animais detectarem, discriminarem e acionarem uma resposta ao estímulo alvo diante da aparente dificuldade no processamento da informação sensorial referente ao aumento da frequência sonora no momento em que o estímulo alvo é apresentado.

Interessantemente padrões similares de desempenho dos animais relacionado ao estímulo alvo de 10 kHz foram observados tanto no Experimento 1 quanto no Experimento 2. Parece interessante ressaltar que em ambas as tarefas foram utilizados lotes distintos de animais, e ainda sim apresentaram comportamentos semelhantes. Além dos tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz terem sido superiores aos tempos de reação para o estímulo alvo de 3 kHz em ambas as etapas do Experimento 1,

nota-se que os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral esquerdo (na segunda etapa do experimento), são globalmente superiores aos tempos de reação para o mesmo estímulo alvo de 10 kHz que sinalizava a pendência do reforço para respostas no buraco lateral direito (na primeira etapa do experimento) (Figuras 3.1 e 4.1). No Experimento 2 é possível observar a mesma diferença nos tempos de reação para os estímulos alvo de 10 kHz, i.e., os tempos de reação para o estímulo alvo de 10 kHz, quando apresentado do lado esquerdo, são superiores aos tempos de reação para o mesmo estímulo alvo quando apresentado do lado direito.

Desta forma, o padrão similar de resultados obtidos em ambos os experimentos sustenta a hipótese de que além do número de estímulos presentes na sequência de base e da própria natureza (simbólica ou periférica) dos estímulos alvos, a variação da frequência sonora dos estímulos quando o estímulo alvo é apresentado também influenciaria a capacidade e a velocidade com que os animais detectam, discriminam e acionam uma resposta ao estímulo alvo.

Além da atenção, outros processos cognitivos também influenciam a tomada de decisão envolvendo informações sensoriais (Heekeren, 2008). Nesse sentido, Jaramillo e Zador (2011) avaliaram mecanismos neurais subjacentes a expectativa sobre regras temporais de apresentação de um estímulo sonoro relacionados aos aspectos perceptuais do comportamento de ratos em uma tarefa de escolha envolvendo discriminação auditiva. Neste trabalho, os autores investigaram como a expectativa dos animais acerca do momento de apresentação do estímulo sonoro alvo influenciou a precisão das respostas geradas pelos animais bem como o tempo que levaram para detectar e discriminar esse estímulo.

Os resultados mostram que nas tentativas envolvendo uma alta expectativa acerca do estímulo, i.e., nas tentativas cuja chance do estímulo ser apresentado no início da sequência era de 85%, os animais apresentaram tempos de reação menores e taxas de acerto mais elevadas em comparação com as tentativas envolvendo baixa expectativa temporal. Não surpreende que respostas mais rápidas e maiores taxas de acertos estejam relacionadas às tentativas envolvendo expectativas altas acerca do momento de apresentação estímulo alvo. A própria capacidade de gerar expectativas favorece o aumento dos níveis preparatórios tanto para obtenção de informações sensoriais quanto para a elaboração de respostas motoras (Brunia, 1999). Em outras palavras, o aumento

da expectativa estaria relacionado ao aumento dos níveis preparatórios dos animais tanto para detectarem o estímulo quanto para responder a eles.

Neste contexto e com base nos resultados obtidos no presente estudo, é possível discutir sobre até que ponto o nível de preparo para detectar, discriminar e acionar uma resposta motora ao estímulo alvo não seria decorrente de outra estratégia comportamental adotada pelos animais em uma tarefa de escolha que, em princípio, não estaria relacionada à alocação de recursos atencionais no processo de decisão. A análise conjunta das porcentagens de erros por antecipação ao estímulo permite aventar a hipótese de que o desempenho dos animais seria decorrente de uma estratégia comportamental antecipatória.

Tal como discutido anteriormente, o aumento da porcentagem de erros de antecipação ao estímulo alvo em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base estaria associada ao aumento da expectativa dos animais em relação à apresentação do estímulo alvo ao final da sequência de base. Por sua vez, essa expectativa seria inerente ao aumento da probabilidade de ocorrência do estímulo alvo ao longo da apresentação dos estímulos não informativos. Seguindo essa lógica, quanto mais estímulos não informativos forem apresentados na sequência de base, maior seria a expectativa dos animais acerca da apresentação do estímulo alvo, pois maior é a probabilidade de sua ocorrência.

Do ponto de vista comportamental o nível da expectativa dos animais parece estar associado à porcentagem de erros de antecipação justamente porque quanto mais estímulos não informativos são apresentados, mais aumenta a expectativa dos animais em relação à apresentação do estímulo alvo e conseqüentemente quanto maior e é essa expectativa, mais os animais vão gerar respostas antecipatórias.

Tendo em vista o comportamento apresentado pelos animais, além da expectativa gerada por eles se manifestar na quantidade de erros por antecipação ao estímulo alvo, pode-se especular que essa expectativa também se manifestaria no tempo que os animais levam para acionar uma resposta motora a ele. Ou seja, o nível preparatório para responderem ao estímulo alvo aumentaria em função da expectativa em relação à sua apresentação. Desta forma, com o aumento da expectativa em função do aumento da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, haveria também uma redução dos tempos de reação.

Se por ventura o nível preparatório dos animais para detectar, discriminar e acionar uma resposta ao estímulo alvo fosse de fato decorrente do próprio nível de

expectativa em relação a sua apresentação, é bem provável que a dinâmica de variação dos tempos de reação e da porcentagem de erros de comissão fosse a mesma em ambos os experimentos realizados. Isso significa dizer que se caso o nível de expectativa em relação à apresentação do estímulo alvo fosse determinante para o desempenho dos animais na tarefa, seria esperado observar a redução dos tempos de reação e das porcentagens de erros de comissão em ambos os experimentos, independentemente da natureza simbólica ou periférica do estímulo alvo. No entanto, o que se observa no segundo experimento é justamente um aumento do tempo reação conforme aumenta também a quantidade de estímulos não informativos.

Em ambos os experimentos é notório o aumento das porcentagens de erros de antecipação em função do aumento do número de estímulos não informativos presentes na sequência de base. Curiosamente é possível observar que essas porcentagens variam a despeito do tempo de reação e da porcentagem de erros de comissão. Isto é, independentemente da redução ou do aumento dos tempos de reação e das porcentagens de erros de comissão em função da quantidade de estímulos não informativos presentes na sequência de base, há invariavelmente um aumento da porcentagem de erros por antecipação cometidos pelos animais.

Desta forma, a análise conjunta dos resultados obtidos em ambos os experimentos permite descartar a hipótese de que o desempenho dos animais na tarefa seja decorrente única e exclusivamente dos níveis de expectativas gerados em função do aumento da probabilidade de ocorrência do estímulo alvo ao longo da apresentação da sequência de estímulos não informativos.

6. Conclusão

Os resultados obtidos no presente estudo permitem concluir que o desempenho dos animais em uma tarefa envolvendo a escolha e execução de uma resposta motora com base na detecção e discriminação de estímulos sonoros estaria relacionado ao aumento da mobilização, engajamento e manutenção de recursos atencionais longo do tempo. Por sua vez o nível de engajamento atencional está relacionado à quantidade de estímulos não informativos apresentados antes do estímulo alvo. Isso significa que dependendo do nível de engajamento atencional, os animais são capazes de detectar, discriminar e acionar uma resposta motora ao estímulo alvo com mais rapidez e cometer menos erros de comissão.

Além disso, foi possível concluir que a própria natureza periférica ou simbólica do estímulo alvo pode influenciar a capacidade dos animais detectarem e discriminarem esses estímulos na medida em que, após a apresentação do estímulo alvo, recursos atencionais podem ser mobilizados de maneiras distintas. Ou seja, dependendo do caráter do estímulo, sua apresentação pode desencadear a captação de recursos atencionais cujo curso temporal de mobilização pode ser mais imediato, como é o caso do estímulo periférico, ou então mais lento, quando o estímulo alvo possui uma conotação simbólica. Tais resultados sugerem que nas presentes condições experimentais a identificação da fonte sonora é mais prontamente detectada do que a diferença de frequência dos estímulos alvo.

A variação da frequência sonora dos estímulos que ocorre quando o estímulo alvo é apresentado após a sequência de estímulos não informativos mostrou-se determinante para o desempenho dos animais na tarefa, pois influenciou a capacidade e velocidade com que detectam, discriminam e acionam uma resposta ao estímulo alvo. Curiosamente os resultados obtidos mostram que com o aumento na frequência sonora dos estímulos há também um aumento no tempo que os animais levam para detectar, discriminar e acionar uma resposta a esse ao estímulo alvo.

Por fim, o uso de um protocolo experimental que possibilitou avaliar o desempenho dos animais na tarefa sob a perspectiva de diferentes níveis de engajamento atencional e a análise em conjunto das variáveis comportamentais, ampliou a discussão acerca da natureza e extensão do envolvimento de recursos atencionais em processos envolvendo tomada de decisão perceptual. Os resultados sugerem que novas abordagens envolvendo manipulações na frequência sonora dos estímulos alvo sejam feitas no intuito de avaliar o quão determinante tais variações na frequência são para o desempenho dos animais, sobretudo para que se possam subtrair ou minimizar as

diferenças no desempenho dos animais relacionadas às frequências sonoras dos estímulos.

Referências Bibliográficas

- Anderson, J.R. (1987). Skill acquisition: Compilation of weak-method solutions. *Psychological Review*. 94, 192-211.
- Arnold, H.M., Burk, J.A., Hodgson, E.M., Sarter, M., Bruno J.P. (2002). Differential cortical acetylcholine release in rats performing a sustained attention task versus behavioral control tasks that do not explicitly tax attention. *Neuroscience*. 114 (2), 451-460.
- Asari, H., Pearlmutter, B.A., Zador, A.M. (2006). Sparse representations for the cocktail party problem. *J. Neurosci*. 26 (28), 7477–7490.
- Aston-Jones, G.S., Desimore, R., Driver, J., Luck, S.J., Posner, M.I. (1999). Attention. In Zigmond, J.Z., Bloom, F.E., Landis, S.C., Roberts, J.L. Squire, L.R. (1999) *Fundamental Neuroscience*, Academic Press, p.1385-1409.
- Baddeley, A.D., Hitch, G. (1974). Working memory. In: BOWER G. A. (Ed.). *The Psychology of Learning and Motivation*. New York: Academic Press. 8, p. 47-89.
- Baddeley, A.D. (1986). *Working memory*. New York: Oxford University Press.
- Baddeley, A.D. (1992). Working memory. *Science*. 255, 556–559.
- Baddeley, A.D. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Science*. 4, 417-423.
- Behrmann, M., Geng, J.J., Shomstein, S. (2004). Parietal cortex and attention. *Curr Opin Neurobiol*. 14 (2), 212-217
- Békésy, G. von (1960). *Experiments in Hearing*. Wever E.G. (ed) New York: McGraw-Hill.
- Berger, A. Henik, A. Rafal, R. (2005). Competition Between Endogenous and Exogenous Orienting of Visual Attention. *Journal of Experimental Psychology: General* v. 134, p. 207-221.
- Brunia, C.H.M. (1999). Neural aspects of anticipatory behavior. *Acta Psychologica* v.101 p. 213 - 242.
- Bubic A., von Cramon D.Y., Schubotz R.I. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuros*. v.4 p.1–15.
- Cohen, R.M., Semple, W.E., Gross, M., King, A.C., Nordahl, T.E. (1992). Metabolic brain pattern of sustained auditory attention. *Exp. Brain Res*. 92, 165–172.

- Correa, Á., Lupiáñez, J., Tudela, P. (2005). Attentional preparation based on temporal expectancy modulates processing at the perceptual level. *Psychon. Bull. Rev.* 12, 328–334.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L., Petersen S.E. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science*. 248, 1556–1559.
- Corbetta M., Shulman G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 201– 215.
- Cusack R., Deeks J., Aikman G., Carlyon R.P. (2004). Effects of location, frequency region, and time course of selective attention on auditory scene analysis. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 30, 643-656.
- Desimone, R., Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention, *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 193–222.
- Everitt, B.J., Robbins, T.W. (1997). Central cholinergic systems and cognition. *Annu. Rev. Psychol.* 48, 649-684.
- Fay, R.R. (1992). Structure and function in sound discrimination among vertebrates. In: Webster, D.B., Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.), *The Evolutionary Biology of Hearing*. Springer-Verlag, New York, pp. 229-263.
- Feng, A.S., Ratnam, R. (2000). Neural basis of hearing in real-world situations. *Annu Rev Psych.* 51, 699–725.
- Fischer, B., Breitmeyer, B. (1987). Mechanisms of visual attention revealed by saccadic eye movements. *Neuropsychologia* 25, 73–83.
- Freedman, D.J., Riesenhuber, M., Poggio, T., Miller, E.K. (2002). Visual categorization and the primate prefrontal cortex: neurophysiology and behavior. *J Neurophysiol.* 88 (2), 929-941.
- Fritz, J., Shamma, S., Elhilali, M. & Klein, D. (2003). Rapid task-related plasticity of spectrotemporal receptive fields in primary auditory cortex. *Nat. Neurosci.* 6, 1216–1223
- Fritz, J.B., Elhilali, M., David, S.V., Shamma, S.A. (2007). Auditory attention – focusing the searchlight on sound. *Curr Opin Neurobiol.* 17, 437-455.
- Fuster, J.M. (1991). The prefrontal cortex and its relation to behavior. *Prog Brain Res.* 87, 201-211.
- Gazzaniga, M.S., Ivri, R.B., Mangun, G.R. (2006). *Neurociência Cognitiva*, 2ª Edição, Artmed.

- Glimcher, P.W. (2014). Value-Based Decision Making, In: Glimcher, P.W., Fehr, E. (Eds) *Neuroeconomics – Decision Making and the Brain*. Academic Press, pp. 373-391.
- Gold, J.I., Heekeren, H.R. (2014). Neural Mechanisms for Perceptual Decision Making, In: Glimcher, P.W., Fehr, E. (Eds) *Neuroeconomics – Decision Making and the Brain*. Academic Press, pp. 355-372.
- Gold, J.I., Shadlen, M.N. (2000). Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature*. 404, 390–94.
- Gold, J.I., Shadlen, M.N. (2002). Banburismus and the brain: decoding the relationship between sensory stimuli, decisions, and reward. *Neuron*. 36, 299 –308.
- Gold, J.I., Shadlen, M.N. (2003). The influence of behavioral context on the representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *J. Neurosci*. 23, 632–651.
- Gold, J.I., Shadlen, M.N. (2007). The neural basis of decision making. *Annu. Rev. Neurosci*. 30, 535–574.
- Hafer, E.R., Sarampalis, A., Loui, P. (2008). Auditory Attention and Filters, In: Yost, W.A., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds) *Auditory Perception of Sound Sources*. New York: Springer, pp. 115-142.
- Heffner, H.E., Heffner, R.S., Contos, C., Ott, T. (1994). Audiogram of the hooded Norway rat. *Hearing Research*. 73, 244-247.
- Heffner, H.E., Heffner, R.S. (2007). Hearing Ranges of Laboratory Animals. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 46, 21-23.
- Helene A.F., Xavier G.F. (2003). Building attention from memory. *Revista Brasileira de Psiquiatria*. 25, 12-20.
- Heekeren, H.R., Marrett, S., Bandettini, P.A., Ungerleider, L.G. (2004). A general mechanism for perceptual decision-making in the human brain. *Nature*. 431 (7010), 859-862.
- Heekeren, H.R., Marrett, S., Ungerleider, L.G. (2008). The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nat Rev Neurosci*. 9 (6), 467-479.
- Hopfinger, J.B., Buonocore, M.H., Mangun, G.R. (2000). The neural mechanism of top-down attention control. *Nat. Neurosci*. 3, 284-291.
- Hromádka, T., Zador, A.M. (2007). Toward the mechanisms of auditory attention. *Hearing Research*. 229, 180-185.

- Ishai, A., Ungerleider, L.G., Martin, A., Schouten, J.L., Haxby, J.V. (1999). Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 96 (16), 9379-9384.
- Ito, S., Stuphorn, V., Brown, J.W., Schall, J.D. (2003). Performance monitoring by the anterior cingulate cortex during saccade countermanding. *Science* 302, 120–122.
- Jaramillo, S., Zador, A.M. (2011). The auditory cortex mediates the perceptual effects of acoustic temporal expectation. *Nat. Neurosci.* 14, 246 – 253.
- Koay, G., Heffner, R.S., Heffner, H.E. (2001). Audiograms of five species of rodents: implications for the evolution of hearing and the perception of pitch. *Hearing Research*. 157, 138-152.
- Lent, R. (2005) (Ed). *Cem bilhões de Neurônios – Conceitos Fundamentais de Neurociência*. 1ª Edição, Atheneu
- Lewis E.R., Fay R.R. (2004). Environmental variables and the fundamental nature of hearing, In: Manley GA, Popper, AN, Fay RR (Eds) *Evolution of the Vertebrate Auditory System*. New York: Springer, pp. 27–54.
- Luck, S.J., Vecera, S.J. (2002). Attention. In H. Pashler (series Ed.) & S. Yantis (Volume Ed.), *Stevens' Handbook of experimental Psychology: Vol. I Sensation and Perception* (3rd ed., pp. 235-286), New York: Wiley.
- Lutfi, R.A. (2008). Human Sound Source Identification, In: Yost, W.A., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds) *Auditory Perception of Sound Sources*. New York: Springer, pp. 13-42.
- Marote, C.F.O., Xavier, G.F. (2011). Endogenous-like orienting of visual attention in rats. *Animal Cognition*. 1-13.
- Ngan, N.H., Matsumoto, J., Takamura, Y. Tran, A.H., Ono, T., Nishijo, H. (2015). Neuronal correlates of attention and its disengagement in the superior colliculus of rat. *Front. Integr. Neurosci.* 9, 1-16.
- Newsome, W.T., Britten, K.H., Movshon, J.A. (1989). Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature*. 341, 52-54.
- Noppeney, U., Ostwald, D., Werner, S. (2010). Perceptual decisions formed by accumulation of audiovisual evidence in prefrontal cortex. *J Neurosci.* 30, 7434 – 7446.
- Parasuraman, R., Haxby, J.V. (1993). Attention and brain function in Alzheimer's disease: a review. *Neuropsychology*. 7, 242–272.

- Perez-Gonzalez D., Malmierca M.S., Covey E. (2005). Novelty detector neurons in the mammalian auditory midbrain. *Eur J Neurosci.* 22, 2879-2885.
- Posner, M.I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology.* 32, 3-25.
- Posner, M.I., Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* 13, 25–42.
- Posner, M.I., Raichle, E.M. (1994). *Images of Mind.* Cap. 7, p.154-179.
- Robbins, T.W. (2002). The 5-choice serial reaction time task: behavioural pharmacology and functional neurochemistry. *Psychopharmacology.* 163, p.362 – 380.
- Robles L., Ruggero M.A. (2001). Mechanics of the mammalian cochlea. *Physiol Ver.* 81 (3), 1305–1352.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., Salinas, E. (1998). Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation. *Nature.* 392, 387–390.
- Romo, R., Salinas, E. (2001). Touch and Go: Decision-Making Mechanisms in Somatosensation. *Annu. Rev. Neurosci.* 24, 107–37.
- Rosner, A.L., Mittleman, G. (1996). Visuospatial attention in the rat and posterior parietal cortex lesions. *Behavioural Brain Research.* 79, 69-77.
- Roverud, R.C. (1999). Frequency discrimination of brief tonal steps as a function of frequency in the lesser bulldog bat. *J. Comp. Physiol.* 185 (3), 247–253.
- Rueckert, L., Grafman, J. (1996). Sustained attention deficits in patients with right frontal lesions. *Neuropsychology.* 34, 953–963.
- Rueckert, L., Grafman, J. (1998). Sustained attention deficits in patients with lesions of posterior cortex. *Neuropsychology.* 36, 653–660.
- Sarter, M., Givens, B., Bruno, J.P. (2001). The cognitive neuroscience of sustained attention: where top-down meets bottom-up. *Brain Research Reviews.* 35, 146–160.
- Salzman, C.D., Britten, K.H., Newsome, W.T. (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature* 346, 174–174.
- Schall, J. D. (2001). Neural basis of deciding, choosing and acting. *Nature Rev. Neurosci.* 2, 33–42.
- Scharf, B., Quigley, S., Aoki, C., Peachey, N., Reeves, A. (1987). Focused auditory attention and frequency selectivity. *Perception & Psychophysics.* 42, 215–223.

- Sek A., Moore, B.C.J. (1995). Frequency discrimination as a function of frequency, measured in several ways. *J Acoust Soc Am.* 97, 2479-2486.
- Shadlen, M. N., Britten, K. H., Newsome, W. T. & Movshon, J. A. (1996). A computational analysis of the relationship between neuronal and behavioral responses to visual motion. *J. Neurosci.* 16, 1486–1510.
- Sheft, S. (2008). Envelope Processing and Sound-Source Perception, In: Yost, W.A., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds) *Auditory Perception of Sound Sources*. New York: Springer, pp. 233-280.
- Shidara, M., Richmond, B.J. (2002). Anterior cingulate: single neuronal signals related to degree of reward expectancy. *Science* 296, 1709–1711.
- Sinnott, J.M., Brown, C.H. Brown, F.E., (1992). Frequency and intensity discrimination in Mongolian gerbils, African monkeys and humans. *Hear. Res.* 59, 205-212.
- Sussman E.S., Horvath J., Winkler I., Orr M. (2007). The role of attention in the formation of auditory streams. *Percept Psychophys.* 69, 136-152.
- Syka, J., Rybalko, N., Brozek, G., Jilek, M. (1996). Auditory frequency and intensity discrimination in pigmented rats. *Hear Res.* 100, 107-113.
- Talwar, S.K., Gerstein, G.L. (1998). Auditory frequency discrimination in the White rat. *Hear. Res.* 126 (1-2), 135–150.
- Tai, L. (2008). *Neural Mechanisms of Selective Auditory Attention in Rats*. Tese (Doutorado em Filosofia – Neurociências). Stony Brook University. Orientador: Anthony M. Zador.
- Yost W.A. (1991). Auditory image perception and analysis—the basis for hearing. *Hear Res.* 56, 8–18.
- Yost, W.A. (2008). Perceiving Sound Sources, In: Yost, W.A., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds) *Auditory Perception of Sound Sources*. New York: Springer, pp. 1-12.
- Ward, N.M., Brown, V.J. (1996). Covert orienting of attention in the rat and the role of striatal dopamine. *The Journal of Neuroscience.* 16 (9), 3082-3088.
- Ward, N.M., Sharkey, J., Marston, H.M., Brown V.J. (1998). Simple and choice reaction-time performance following occlusion of the anterior cerebral arteries in the rat. *Experimental Brain Research.* 123, 269-281.
- Weese, G.D., Phillips, J.M., Brown, V.J. (1999). Attentional orienting is impaired by unilateral lesions of the thalamic reticular nucleus in the rat. *Journal of Neuroscience.* 19, 10135-10139.

Wood, J.N., Grafman, J. (2003). Human prefrontal cortex: processing and representational perspectives. *Nat Rev Neurosci.* 4 (2), 139-147.