

LUAN ZIMMERMANN BORTOLUZZI

Efeito de pistas auditivas espaciais na percepção
visual e execução de sacadas no sagui comum
(*Callithrix jacchus*)

Effect of spatial auditory cues on visual perception
and saccade execution in common marmoset
(*Callithrix jacchus*)

São Paulo

2021

LUAN ZIMMERMANN BORTOLUZZI

Efeito de pistas auditivas espaciais na percepção visual
e execução de sacadas no sagui comum (*Callithrix
jacchus*)

Effect of spatial auditory cues on visual perception and
saccade execution in common marmoset (*Callithrix
jacchus*)

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo para obtenção do título de Mestre
em Ciências, na área de Fisiologia
Geral.

Orientador: Dr. Gustavo Rohenkohl

São Paulo

2021

Bortoluzzi, Luan Zimmermann

Efeito de pistas auditivas espaciais na percepção visual e execução de sacadas no sagui comum (*Callithrix jacchus*)

79 p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Fisiologia.

1. Atenção espacial. 2. Sacadas. 3. Percepção visual. 4. Estímulos sonoros. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

*À minha família,
com amor e gratidão
pelo carinho e apoio que recebi
durante a elaboração deste trabalho.*

AGRADECIMENTOS

Minha trajetória durante o mestrado foi repleta de inúmeros acontecimentos, cada um tendo contribuído para a minha formação ao longo desses quase dois anos e meio de mestrado. Tenho certeza que essa conquista não é consequência apenas da minha vontade e empenho, mas também de todos aqueles que, de alguma forma, me ajudaram a chegar onde estou.

Agradeço à minha família. Mesmo quando o motivo por trás das minhas decisões pessoais e profissionais não eram deixados tão claros por mim, vocês não deixaram de me apoiar. Saibam que estou em busca do meu sucesso pessoal e profissional graças ao apoio de vocês.

Aos meus amigos, novos e antigos, os quais têm me ensinado o valor da amizade e sua importância em todas as fases da vida.

Aos integrantes do Laboratório de Neurociências e Comportamento, por terem me acolhido e instruído antes e após meu ingresso no Mestrado.

Aos integrantes do Laboratório de Visão Ativa, por terem tornado o nosso recente laboratório um lugar de troca de ideias, experiências e muito café.

Ao Gustavo, pois mesmo sabendo das minhas limitações, aceitou me orientar. Isso me possibilitou um aprendizado e amadurecimento profissional além do que eu imaginava.

Ao Dr. Pascal Fries, o qual gentilmente cedeu parte de dados coletados em seu laboratório no Instituto Ernst Strüngmann para a minha dissertação de mestrado.

À FAPESP, pelo apoio financeiro concedido através do processo nº 2019/02047-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Melhoria visual pré-sacádica	11
Figura 2 – Sistema oculomotor das sacadas	13
Figura 3 – Bases neurofisiológicas do melhora pré-sacádico	17
Figura 4 - Performance típica em tarefas atencionais com pista periférica.....	27
Figura 5 - Influência de distratores de diferentes modalidades sensoriais na trajetória de sacadas.....	31
Figura 6 - Performance em uma tarefa de discriminação visual	39
Figura 7 – Tarefa experimental	43
Figura 8 – Número de tentativas em função do SOA.....	46
Figura 9 – Distribuição das tentativas de TR para alvo visual em alto e baixo contraste	47
Figura 10 – Tempo de Reação com alvo visual em alto e baixo contraste.....	49
Figura 11 – Acurácia e Omissão com alvo visual em alto e baixo contraste	49
Figura 12 – Rejeição Correta e Alarme Falso com alvo visual em alto e baixo contraste	50

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	7
2. CAPÍTULO 1. MOVIMENTOS OCULARES E ATENÇÃO VISUAL, E VICE- VERSA	9
2.1 Melhoria visual pré-sacádica	10
2.2 Mecanismos neurais	12
2.2.1 <i>Áreas oculomotoras envolvidas na programação e execução de sacadas</i>	13
2.2.2 <i>Neurofisiologia do melhoramento pré-sacádico</i>	16
2.2.3 <i>Evidências causais</i>	19
2.3 Aspectos teóricos	20
2.4 Considerações finais	22
3. CAPÍTULO 2. INTERAÇÃO ENTRE SACADAS, ATENÇÃO E AUDIÇÃO	23
3.1 Estímulos sonoros e percepção visual	25
3.2 Processamento de estímulos sonoros e movimentos oculares	28
3.3 Modelos animais utilizados no estudo da atenção	31
3.4 Saguí, um modelo animal viável	35
3.4.1 <i>Sistema Visual do Saguí</i>	36
3.5 Objetivo Geral	40
3.5.1 <i>Objetivo específico</i>	40
3.6 Materiais e métodos	40
3.6.1 <i>Sujeitos experimentais</i>	40
3.6.2 <i>Cronograma de alimentação e recompensa</i>	41
3.6.3 <i>Aparato experimental</i>	41
3.6.4 <i>Estímulos e Tarefa Experimental</i>	42
3.6.5 <i>Análise dos dados</i>	44
3.7 Resultados	47
3.7.1 <i>Tempo de Reação</i>	47
3.7.2 <i>Performance de detecção</i>	48
3.8 Discussão	50
4. CONCLUSÕES	58
5. RESUMO	60
6. ABSTRACT	61
7. REFERÊNCIAS	62

1. INTRODUÇÃO GERAL

Imagine a seguinte situação: É cedo da manhã. Você, como de costume, sai de casa para ir na padaria no outro lado da rua. Agora, você está parado em frente à faixa de pedestres esperando o momento certo para atravessar. O ambiente em torno de você é o mesmo de todos os dias, com placas de diferentes cores e avisos dispostas ao longo da rua, com pássaros vocalizando no céu e em copas de árvores, o som de buzinas vindos dos carros que passam, a colorida “árvore” de algodão doce e seu vendedor no outro lado da rua, como de costume. Todas essas informações, apesar de serem muito contrastantes uma com a outra e ocorrerem de maneira frenética, são processadas pelo seu Sistema Nervoso todos os dias, de maneira que a configuração espacial desta cena audiovisual seja bem conhecida por você. Neste dia, contudo, algo fora do roteiro ocorre. Enquanto espera na calçada, um som diferente do usual faz com que você mova seus olhos para sua origem. Ao fazer isso, você vê no meio da rua um filhote de cachorro.

Para muitos, talvez a situação descrita não pareça ser um grande desafio para o nosso cérebro lidar, entretanto, saiba que o esforço feito por ele é imenso. Ainda, o exemplo mostra de maneira simples como a atenção, um processo cognitivo complexo, está presente em ações rotineiras, atrelada intrinsecamente com a percepção de estímulos de diferentes modalidades sensoriais. Por exemplo, é evidente na situação acima que seu objetivo era o de chegar à padaria, logo, todas as demais informações ao seu redor que não eram importantes para o seu atual objetivo, foram ignoradas pelo seu sistema atencional (tal como os pássaros cantando, etc.). O som do cachorro gritando, entretanto, fez com que você passasse a orientar sua atenção para ele, conseqüentemente, aumentando o processamento de quaisquer informações visuais e/ou sonoras relacionadas à situação. Ainda, você fez diferentes tipos de movimentos oculares sem nem perceber, os quais foram de fundamental importância para cada momento que você passou durante essa situação. Por exemplo, você fez movimentos que trouxeram objetos relevantes da cena visual para o centro do seu campo visual, para que pudessem ser melhor processados. Agora que você sabe que há importantes processos cognitivos e perceptuais ocorrendo constantemente durante tarefas rotineiras, pense nas atividades diárias que você faz! Todas, apesar de serem executadas sem aparente esforço e problemas, só são possíveis porque o seu cérebro está trabalhando incansavelmente.

Os processos apresentados acima, isto é, nossa capacidade de orientar a atenção para determinados locais, a utilização de movimentos oculares para trazer tais locais para o centro do campo visual e a utilização de estímulos sonoros e visuais como fonte de engajamento

atencional são o tema central deste trabalho. A apresentação de tais processos está organizada dentro de dois capítulos. O primeiro constitui-se de uma revisão da literatura sobre a interação entre movimentos oculares, atenção e percepção visual. Para tanto, será apresentada a relação das sacadas - movimento ocular que é utilizado para trazer objetos de interesse para o centro da fóvea – com a percepção visual de humanos e primatas não humanos. Ainda, será discutido os possíveis mecanismos neurofisiológicos subjacentes a esse processo, e o papel de áreas oculomotoras e visuais corticais e subcorticais na relação entre ação e percepção. Por fim, após a discussão do estado da arte, algumas lacunas serão apresentadas e discutidas. O segundo capítulo, de caráter quantitativo, introduz ao leitor o Saguí comum (*Callithrix jacchus*) como um modelo animal viável no estudo de fenômenos atencionais. Neste estudo, os animais realizaram uma tarefa experimental de detecção, com a apresentação de estímulos sonoros repentinos como fonte de engajamento atencional, a fim de verificar seus efeitos na sua percepção visual. Ao contrário do esperado, os resultados não foram significativos. Contudo, devido aos problemas metodológicos encontrados, seria errôneo afirmar que saguis não conseguem utilizar de pistas sonoras na detecção de alvos visuais.

2. CAPÍTULO 1. MOVIMENTOS OCULARES E ATENÇÃO VISUAL, E VICE-VERSA

Nosso sistema visual é constantemente inundado com uma quantidade enorme de informação. Longe de ser uma representação perfeita do mundo, o que percebemos é uma versão da realidade construída pelo nosso cérebro. Desde o primeiro estágio do processamento - na retina -, estímulos presentes em algumas partes de uma cena visual são processados mais eficientemente que outros. Um exemplo claro dessa assimetria pode ser observado na densidade de células cone, principais responsáveis pela nossa percepção visual em condições de alta luminosidade, como durante o dia. A densidade das células cone na retina é 200 vezes maior no centro do nosso campo visual - região chamada de fóvea - do que na periferia (PURVES *et al.*, 2004). Esse padrão também é observado no córtex visual primário (V1), onde o número de neurônios decai drasticamente do centro para a periferia do campo visual (HARVEY; DUMOULIN, 2011; STRASBURGER *et al.*, 2011). Conseqüentemente, nossa percepção visual é muito mais eficiente no centro do campo visual (PROVIS *et al.*, 1998). Em virtude disso, nossos olhos estão em constante movimento, continuamente trazendo objetos de interesse em uma cena para o centro do campo visual (IBBOTSON & KREKELBERG, 2011). Por exemplo, quando estamos dirigindo um carro em uma estrada, com os olhos fixos no horizonte, e subitamente percebemos algo “no canto do olho” - como um animal pulando na pista - imediatamente olhamos para o local em que o animal se encontra. Essa reação a um estímulo inesperado em nosso campo periférico ocorre em menos de um décimo de segundo (HALL & COLBY, 2016; KINGSTONE & KLEIN, 1993). Esse exemplo do cotidiano explicita um fator central no nosso comportamento visual: a relação íntima e orquestrada entre a percepção visual, atenção e ação oculomotora (DEUBEL, 2014).

Existem diversos tipos de movimentos oculares (para uma revisão, ver KOWLER, 2011). Dois deles, conhecidos como movimentos de foveamento, têm como objetivo principal facilitar a análise visual de objetos relevantes em uma cena (BRUCE & FRIEDMAN, 2002). Um tipo são os movimentos oculares de rastreamento lento (do inglês, *smooth pursuit*), são movimentos que fazemos para manter um objeto de interesse no centro do campo visual (como quando mantemos o olhar em um carro em movimento enquanto aguardamos para cruzar a rua). O outro tipo, chamado de sacada, é caracterizado por movimentos rápidos e balísticos dos olhos (MISSAL & KELLER, 2002), em que abruptamente mudamos o ponto de fixação dos olhos de um local para o outro. Esse tipo de movimento é corriqueiro em nosso comportamento visual, não só como resposta às alterações inesperadas no campo visual

(como no exemplo da estrada acima), mas também predominante em qualquer situação de busca visual, como procurar por um amigo em um lugar lotado, ou as chaves na sala de casa (ECKSTEIN, 2011). Mesmo sem percebermos, durante uma busca visual, nós executamos cerca de três a quatro sacadas por segundo (CHEN *et al.*, 2021; OTERO-MILLAN *et al.*, 2008).

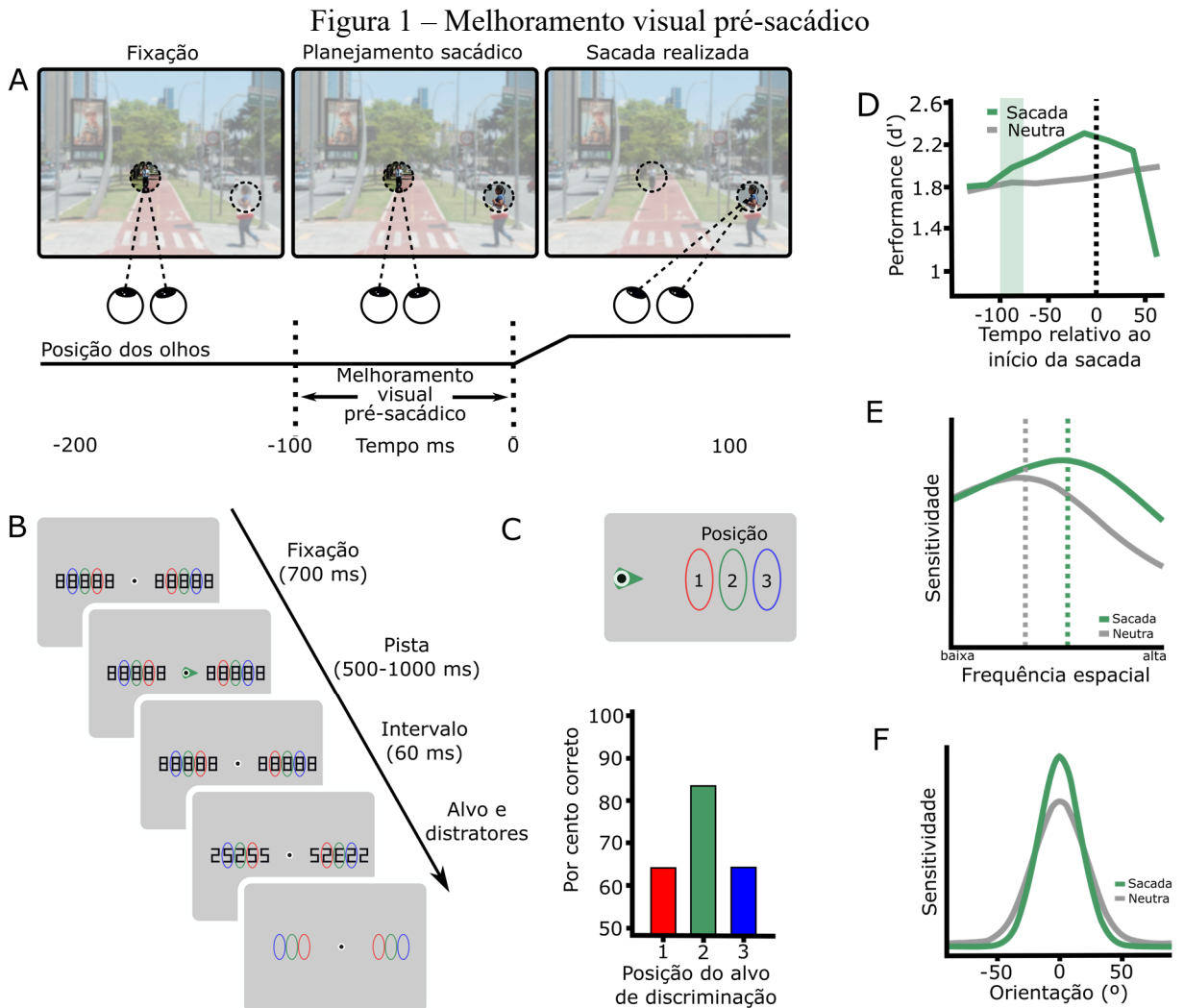
Como as sacadas são o principal meio pelo qual exploramos o mundo visual, e também devido à sua prevalência em nosso dia a dia, pesquisadores especulam há muito tempo qual é a relação das sacadas com a atenção visual (JONIKAITIS & MOORE, 2019). Nesta revisão, iremos explorar a relação do que percebemos e para onde olhamos, descrevendo os efeitos comportamentais e mecanismos neurais dessa relação.

2.1 Melhoramento visual pré-sacádico

A hipótese de que a atenção e o sistema oculomotor - responsável pela programação e execução de sacadas - são intrinsecamente ligados surgiu com força na década de 80 (RIZZOLATTI *et al.*, 1983; RIZZOLATTI *et al.*, 1987; SHEPHERD *et al.*, 1986). Porém, foi apenas na segunda metade da década de 90 que estudos comportamentais demonstraram convincentemente que a preparação de sacadas é acompanhada de uma melhoria na percepção no futuro local de fixação dos olhos. Esse fenômeno foi nomeado melhoramento visual pré-sacádico (DEUBEL & SCHNEIDER, 1996; SCHNEIDER & DEUBEL, 1995; Figura 1A).

Um dos estudos seminais dessa época foi conduzido por Deubel e Schneider (1996). Nesse estudo, os autores utilizaram um paradigma de tarefa dupla (do inglês, *dual-task*), em que os participantes deveriam fixar os olhos no centro da tela enquanto cinco estímulos eram apresentados em cada lado do ponto de fixação (Figura 1B). Ainda, três elipses coloridas (verde, vermelha e azul) eram apresentadas ao redor de três itens centrais no conjunto de cinco máscaras. Então, uma seta colorida central era apresentada, indicando para qual dos dez estímulos (máscaras) uma sacada deveria ser realizada. Por exemplo, se a pista fosse verde e estivesse apontando para o lado direito, o sujeito deveria realizar uma sacada para o estímulo contido na elipse verde no lado direito do ponto de fixação. A pista central era apresentada entre 500-1000 ms, e a sacada deveria ser executada assim que a pista desaparecesse. Sessenta milissegundos após a retirada da pista, as 10 máscaras eram substituídas por nove distratores (“5” e “2”) e um alvo (“E” ou “3”) por 120 ms. Ao final da tentativa, o sujeito deveria reportar qual alvo foi apresentado. É importante salientar que como esses intervalos eram curtos, o alvo e distratores desapareciam antes da sacada ser executada. Portanto, qualquer efeito perceptual (*i.e.*, na discriminação do alvo) se deve a preparação da sacada. Os

resultados desse experimento indicaram que a discriminação de alvos foi maior quando eles eram apresentados nos locais em que as sacadas estavam sendo preparadas (Figura 1C).



A) Durante a programação da próxima sacada, o futuro local de fixação dos olhos passa a ser melhor processado em relação ao restante da cena (painel central). B) Tarefa experimental utilizada para estudar o fenômeno pré-sacádico. C) Percentagem de acerto com sacadas realizadas para uma das três posições em relação à posição do alvo de discriminação. D) Performance de discriminação (d') na condição neutra e de sacada em relação ao tempo relativo ao início da sacada. E) Sensitividade visual dos sujeitos na condição neutra e de sacada em relação à frequência espacial do gabor. F) Sensitividade visual dos sujeitos na condição neutra e de sacada em relação à orientação do gabor.

Fonte: Imagem elaborada pelo autor.

Os resultados do estudo de Deubel e Schneider (1996) não indicam quanto tempo antes de uma sacada esse efeito é observado. Interessados em saber o curso temporal do melhoramento pré-sacádico, Rolfs e Carrasco (2012) testaram a performance de sujeitos em uma tarefa de discriminação visual. A tarefa consistia em fixar os olhos no centro da tela por

determinado tempo, então dois estímulos (gabores¹) eram apresentados, um em cada lado do ponto de fixação, em sentido horário ou anti-horário. Após 50 ms, os gabores eram retirados da tela, restando apenas o ponto de fixação. Então, uma pista central indicava o lado em que o sujeito deveria fazer o movimento ocular, o qual deveria ser o mais rápido e acurado possível. Com um intervalo de tempo variável após o aparecimento da pista, um estímulo teste (gabor) era apresentado no lado indicado pela pista. Ao final de cada tentativa, o sujeito deveria reportar se o estímulo teste apresentava orientação igual ou diferente dos gabores padrão. A performance de discriminação nesta condição foi comparada com uma condição neutra, em que os sujeitos deveriam manter a fixação durante toda a tentativa e a pista central não era preditiva quanto ao lado de aparecimento do estímulo teste. Os resultados indicaram que o melhoramento visual pré-sacádico começa ~100 ms antes da sacada ocorrer, e alcança seu pico instantes antes da execução da sacada (Figura 1D).

Apesar desse melhoramento ter sido associado com a atenção pré-sacádica, como se um fosse sinônimo do outro (*e.g.*, DEUBEL & SCHNEIDER, 1996), um estudo publicado por Li *et al.* (2016) mostrou que o primeiro causa uma significativa mudança na percepção visual do objeto nos milissegundos que precedem a foveação deste. Isso foi verificado através de uma tarefa de detecção visual. Na condição de sacada, uma pista central indicava se o alvo apareceria no lado esquerdo ou direito da tela. Então, o sujeito deveria fazer a sacada para o lado indicado pela pista e relatar se o alvo estava presente ou não. Assim como em Rolfs e Carrasco (2012), na condição neutra, a pista central apontava para ambos os lados, e o sujeito era instruído a manter os olhos fixados durante toda a tentativa. Em metade das tentativas, somente um ruído era apresentado, na outra metade, o alvo (gabor) era apresentado sobreposto pelo ruído. Utilizando a técnica de correlação reversa, os autores observaram que a preparação de uma sacada não modula a percepção visual indiscriminadamente, mas sim seletivamente, aumentando o processamento de informação de alta frequência espacial (Figura 1E) e na orientação específica do estímulo a ser foveado (Figura 1F). Esses resultados são característicos de um efeito na função primária da visão. Na próxima subseção veremos os mecanismos neurais subjacentes aos efeitos comportamentais descritos.

2.2 Mecanismos neurais

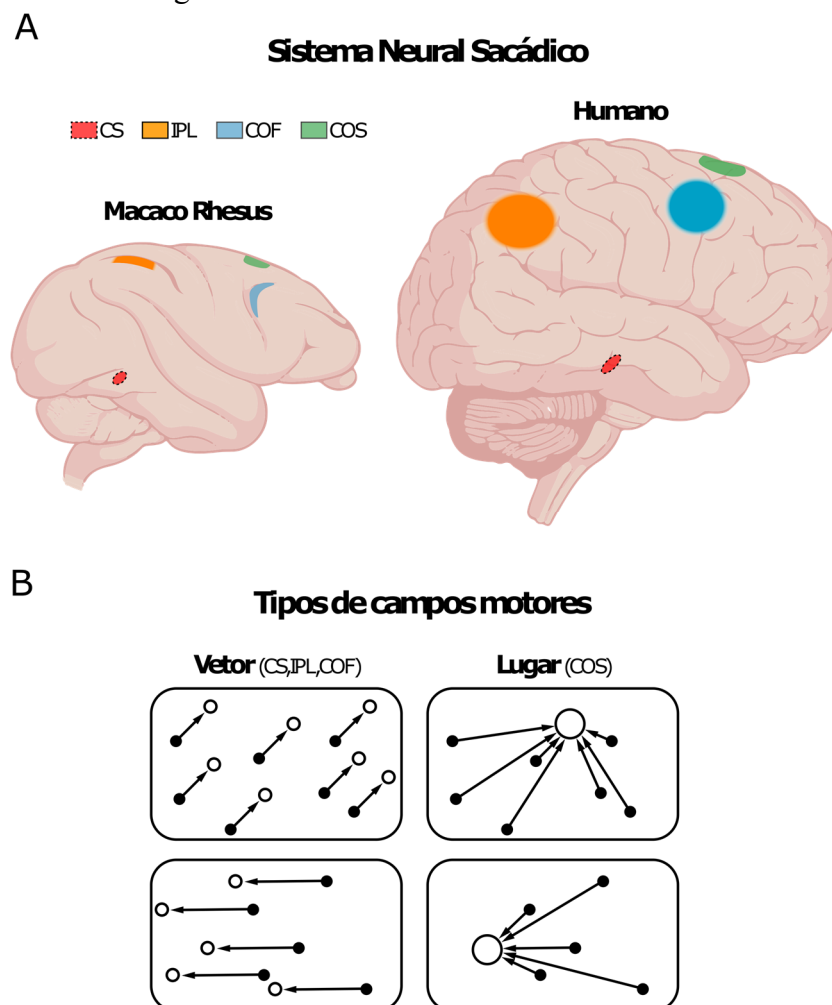
¹ Gabor é um filtro linear, composto por uma função Gaussiana modulada por uma onda sinusoidal, muito usado como estímulo visual.

Antes de descrevermos os achados experimentais e os mecanismos neurais subjacentes à modulação da percepção visual pelas sacadas, faremos uma breve descrição das áreas envolvidas na programação e produção de sacadas.

2.2.1 Áreas oculomotoras envolvidas na programação e execução de sacadas

A execução eficiente de sacadas é fruto da atividade orquestrada de uma circuitaria neural ampla e extremamente complexa, que inclui diferentes áreas do encéfalo, como cerebelo, tálamo, tronco cerebral, núcleos da base e neocórtex (MUNOZ, 2002). Nesta subseção descreveremos as quatro principais regiões envolvidas na geração e controle de sacadas: colículo superior (CS), córtex intraparietal lateral (IPL), campos oculares frontais (COF) e campos oculares suplementares (COS) (Figura 2A).

Figura 2 – Sistema oculomotor das sacadas



Principais áreas envolvidas na geração e produção de sacadas em macaco-rhesus e humanos. B) Tipo de campos motores observados nas diferentes áreas oculomotoras. Colículo Superior (CS), Área Intraparietal Lateral (IPL), Campos Oculares Frontais (COF), Campos Oculares Suplementares (COS).

Fonte: Imagem elaborada pelo autor.

O CS é considerado peça central tanto na produção de sacadas, quanto na relação entre percepção visual e ação motora. Essa é uma estrutura altamente conectada, organizada em sete camadas que recebem e enviam sinais para diversas partes do encéfalo (SPARKS & POLLACK, 1977). As duas camadas superiores recebem projeções diretas da retina, enquanto a terceira camada recebe sinal predominantemente do córtex visual. As camadas intermediárias recebem entrada de numerosas outras regiões corticais, incluindo COF, IPL e COS. Das camadas mais profundas do CS são enviados sinais para os neurônios geradores de sacadas no tronco encefálico, presentes nas formações reticulares. Dessas regiões, os músculos extraoculares são inervados e o movimento ocular realizado (SCUDDER *et al.*, 2002). Com todas essas conexões, não é surpreendente que o CS também seja uma peça fundamental na orientação da atenção espacial (GOLDBERG & WURTZ, 1972a) e que lesões locais levem a consequências drásticas no comportamento visual (WURTZ & GOLDBERG, 1972b).

Microestimulação elétrica de neurônios em camadas profundas do CS causa movimentos sacádicos de forma previsível e altamente replicável (SCHILLER & TEHOVNIK, 2005). Assim como chamados a parte do campo visual representada por neurônios sensoriais de *campos receptivos*, denominamos de *campos motores* as regiões do campo visual para onde as sacadas são realizadas (SCHILLER & TEHOVNIK, 2005). As sacadas induzidas por estimulação na mesma região do CS terão sempre a mesma amplitude e direção, independentemente da posição atual dos olhos (Figura 2B). Estudos do início da década de 1970 já mostravam que a distribuição dessas áreas no CS é retinotópica, a fóvea representada na região anterior e a periferia na região posterior, a parte de cima do campo visual na região medial, e a parte de baixo na região lateral (WURTZ & GOLDBERG, 1972c). Como esperado, a atividade de neurônios nas camadas profundas do CS também segue o mesmo padrão retinotópico (SCHILLER & KOERNER, 1971). Assim como no núcleo geniculado lateral (NGL), e no córtex visual, a representação do campo visual no CS também é lateralizada. Devido a essa organização, o CS pode gerar sacadas para qualquer lugar no campo visual.

Assim como acontece no CS, a estimulação de algumas áreas neocorticais também produzem movimentos sacádicos (SCHILLER & TEHOVNIK, 2005). Entre as áreas descritas, estão principalmente duas áreas localizadas no córtex frontal - COF e COS -, e a área parietal IPL. Essas áreas são altamente interconectadas, e suas funções e dissimilaridades ainda são objeto de inúmeros estudos. O COF foi descrito pela primeira vez em 1885 por

David Ferrier, o qual observou que a estimulação elétrica de uma porção do lobo frontal de macacos-rhesus provocava movimentos dos olhos (SCHALL, 2009). Estudos de registros unitários identificaram três classes de células nos COF: visuais, motoras e visuo-motoras (BRUCE & GOLDBERG, 1985). Neurônios visuais possuem apenas campos receptivos visuais, enquanto neurônios motores possuem apenas campos motores, e neurônios visuo-motores possuem ambos. Apenas neurônios motores e visuo-motores estão envolvidos na programação de sacadas. Essas células mostram um aumento de atividade em antecipação à execução de sacadas mesmo em completa escuridão, e, portanto, na ausência de qualquer estimulação visual (BRUCE & GOLDBERG, 1985). Por fim, assim como no CS, os campos motores no COF são retinocêntricos (Figura 2B).

Enquanto o papel dos COF na geração de sacadas é um pouco mais estabelecido, a função da área IPL é um pouco mais controversa (IPATA *et al.*, 2008). Assim como no CS e no COF, a estimulação da área IPL também produz sacadas. Entretanto, a atividade em IPL tem sido fortemente associada a processos atencionais e de decisão para onde mover os olhos (IPATA *et al.*, 2008). Estudos recentes indicam que enquanto a atividade na parte dorsal da área IPL é associada ao planejamento de sacadas, sua parte ventral é responsável por um processo muito mais complexo de interação entre atenção e movimentos oculares (LIU *et al.*, 2010), produzindo mapas de saliência de uma cena visual, que servem como possíveis alvos de interesse para execução de sacadas (LIU *et al.*, 2010; CHEN *et al.*, 2020). Esse mapa de saliência é então enviado aos COF, onde o comando do movimento ocular é produzido e mandado para o CS. A inativação da IPL, além de reduzir a exploração do campo de visão contralateral à lesão, também limita a modulação atencional da resposta neural em COF (CHEN *et al.*, 2020), como se os neurônios em COF não conseguissem decidir qual parte do campo visual seria mais interessante explorar.

Descrita muito recentemente, em 1987, a área dos COS é encontrada no córtex frontal, e possui um papel central na programação de sacadas (SCHILLER & TEHOVNIK, 2005; SCHLAG & SCHLAG-REY, 1987). Assim como a área IPL, a função dos COS na produção de sacadas é ainda muito debatida (SCHILLER & TEHOVNIK, 2005; SOMMER, 2009). Uma importante particularidade dos COS, é que a sua estimulação gera sacadas sempre para o mesmo lugar no campo visual, independentemente da posição atual do olho - ao contrário do que é observado em CS, COF e IPL (TEHOVINIK & LEE, 1993; Figura 2B). Esse padrão espaçotópico de resposta pode servir como ponto de referência para que possamos constantemente monitorar a posição atual dos olhos (SOMMER, 2009). Em suporte a essa

hipótese, estudos mostraram que COS é crucial para produção de uma sequência de sacadas (SHARIKA *et al.*, 2013).

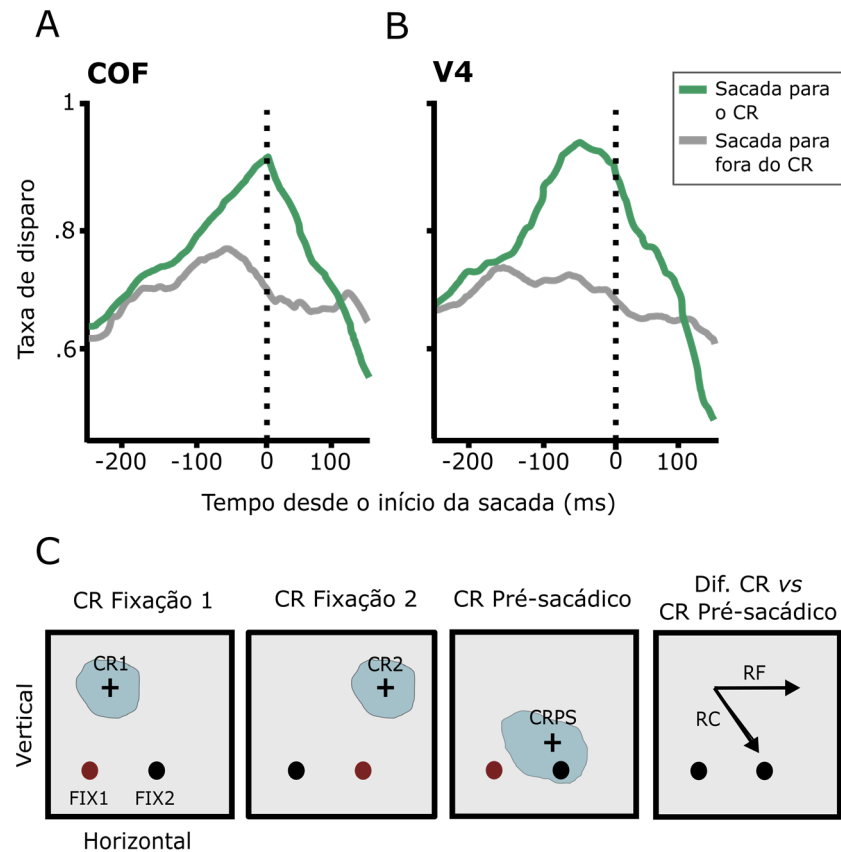
É importante salientar que todas as áreas descritas nesta subseção estão envolvidas em múltiplas funções além das sacadas, desde o processamento sensorial e atenção até a memória operacional (UNGERLEIDER, 2000). Além disso, outras áreas não descritas aqui também são importantes para o controle e execução de sacadas, mas foram omitidas por limitações de espaço. Por exemplo, um estudo recente mostrou a importância das células Purkinje do cerebelo para inibir movimentos oculares (AVILA *et al.*, 2021). Ainda, como um leitor atento deve ter notado, a maior parte dos estudos da área foram realizados em primatas não humanos, e a mera localização de algumas dessas áreas em humanos ainda é debatida (VERNET *et al.*, 2014).

2.2.2 Neurofisiologia do melhoramento pré-sacádico

Para entendermos o fenômeno do melhoramento visual pré-sacádico, é fundamental desvendar os mecanismos neurais subjacentes aos efeitos comportamentais descritos nesta revisão. Entretanto, as técnicas neurofisiológicas e de neuroimagem não invasivas - como as utilizadas em humanos - possuem limitações importantes, que comprometem a sua utilização em tarefas que contenham movimentos oculares. Por exemplo, a ressonância magnética funcional, técnica muito comumente usada, possui uma resolução temporal na ordem de segundos (KIM *et al.*, 1997), insuficiente para medir os efeitos na escala de tempo do fenômeno pré-sacádico (*i.e.*, <100ms). Por outro lado, o sinal neural captado por técnicas como eletro- e magnetoencefalografia (EEG e MEG) é ofuscado pelo ruído da atividade muscular produzida pelo movimento dos olhos (EHINGER & DIMIGEN, 2019). Por isso, a investigação dos mecanismos neurais do melhoramento visual pré-sacádico em grande parte depende principalmente de estudos utilizando técnicas invasivas em primatas não humanos (KROCK & MOORE, 2014).

Estudos da década de 1970 demonstraram que neurônios de regiões de controle oculomotor, como COS (COE *et al.*, 2002), COF (WURTZ & MOHLER, 1976), LIP (COE *et al.*, 2002) e CS (LI & BASSO, 2005), apresentam atividade aumentada durante a seleção de alvos visuais, quando estímulos nos seus campos receptivos (CRs) são usados como alvos para sacadas (Figura 3A). Esses resultados foram observados em tarefas em que o macaco-rhesus executava uma única sacada em cada tentativa. Nessas condições, a seleção de um estímulo para a próxima sacada levou a um aumento da atividade na população de neurônios em COF que possuem aquele estímulo no CR (ZHOU & DESIMONE, 2011).

Figura 3 – Bases neurofisiológicas do melhoramento pré-sacádico



A) Taxa de disparo de um neurônio nos COF. B) Taxa de disparo de um neurônio no V4, associada a uma sacada. Se observa o aumento na taxa de disparos no período pré-sacádico quando a sacada é realizada para um estímulo no campo receptivo do neurônio (verde), e não quando a sacada é direcionada para um estímulo fora do seu campo receptivo (cinza). C) Remapeamento de campos receptivos (CRs) de um neurônio nos COF, associados a uma sacada partindo do ponto de fixação FIX1 (primeiro painel) para um alvo no ponto FIX2 (segundo painel). A cruz indica o CR, e o ponto vermelho indica a localização do foco visual. No período pré-sacádico (terceiro painel), o neurônio passa a responder à região próxima do alvo (RC). Nesse caso, o resultado do vetor de deslocamento do CR é diferente do CR futuro (RF) (quarto painel).

Fonte: Imagem elaborada pelo autor.

Como as áreas descritas acima são tradicionalmente tidas como oculomotoras, não é surpreendente que sua atividade antecipatória seja aumentada antes de uma sacada. É necessário ir além para investigar como essa atividade antecipatória poderia servir de mecanismo para a seleção atencional. Nos COF, um efeito frequentemente observado durante o período pré-sacádico é a mudança na responsividade dos neurônios, que passam a responder a uma região diferente do campo visual logo antes do início do movimento ocular. Esse efeito é tipicamente denominado remapeamento de CRs, e pode se dar de duas formas, como representado na Figura 3C. Estudos mais clássicos demonstram o remapeamento para o CR futuro (RF), correspondendo à localização que o CR irá ocupar após a sacada (*e.g.*, SOMMER & WURTZ, 2006). Contudo, evidências mais recentes apontam para um remapeamento convergente (RC), em que o espaço visual é comprimido na direção do alvo da sacada, ou seja, há um aumento do número de neurônios responsivos às regiões do espaço próximas do

alvo antes do movimento ocular (ZIRNSAK *et al.*, 2014). Os resultados desses estudos são mais consistentes com o fenômeno do melhoramento visual pré-sacádico através da alocação da atenção espacial para a informação visual na região do alvo. Ao mesmo tempo, é possível que o RC também contribua para a estabilidade visual ao fortalecer as representações do espaço próximo do alvo e enfraquecer as representações mais distantes (ZIRNSAK & MOORE, 2014).

Além das áreas oculomotoras, é esperado que o fenômeno de melhoramento visual pré-sacádico seja observado em regiões responsáveis pelo processamento de estímulos visuais, *i.e.*, o córtex visual (Figura 3B). O primeiro estudo a encontrar evidência de aumento da atividade de neurônios visuais antes de uma sacada foi realizado por Fischer e Boch em 1981. Nesse trabalho, os pesquisadores observaram que neurônios na área visual V4 apresentaram reativação sincronizada com o comando para realizar o movimento ocular, relacionada à seleção de um estímulo como alvo da sacada. Importante, essa reativação pré-sacádica foi separada de uma primeira ativação passiva, quando o estímulo foi inicialmente apresentado no CR. Assim, é como se cada neurônio “percebesse” o estímulo duas vezes: em uma resposta passiva e em uma resposta pré-sacádica. Efeitos similares também foram observados na área visual V1 (SUPÈR *et al.*, 2004). Em 1998, Moore e colegas demonstraram que a atividade pré-sacádica em V4 é seletiva à orientação específica do estímulo alvo, sugerindo um melhoramento da qualidade da representação visual dos alvos antes da sacada (MOORE *et al.*, 1998). É importante observar que os efeitos de aumento da atividade e, principalmente, da seletividade na resposta neural em V4 se assemelham a resultados clássicos observados em tarefas de atenção espacial (MCADAMS & MAUNSELL, 1999; REYNOLDS *et al.*, 2000; SPITZER *et al.*, 1988).

Efeitos pré-sacádicos foram observados também em condições mais naturais de busca visual, em que a seleção de um estímulo para a próxima sacada aumenta o número de disparos na população de neurônios em V4 que tem aquele estímulo no CR (ZHOU & DESIMONE, 2011). A curta latência dessas respostas sugere que o alvo seja selecionado para a próxima sacada ainda durante a fixação prévia (ZHOU & DESIMONE, 2011). Latências curtas podem ser mais claramente esperadas em regiões oculomotoras como os COF, mas são mais surpreendentes em regiões sensoriais como V4. Adicionalmente, diferenças entre latências de COF e V4 apontam para uma direcionalidade do processamento de informação na atenção espacial e seleção de alvos de sacadas, em que os COF (latência média: 0 ms) enviariam sinais para V4 (latência média: 60 ms), modulando a atividade nessa região (Figura 3A). Evidências prévias já haviam sugerido que a melhora de respostas em V4 decorre de

mecanismos de *feedback top-down* partindo de áreas como os COF (e.g., GREGORIOU *et al.*, 2009).

Assim como descrito em áreas oculomotoras (COF), os neurônios em V4 também apresentam comportamento de remapeamento pré-sacádico. Esse resultado foi inicialmente reportado para o efeito de convergência dos CRs para a região do alvo de uma sacada (TOLIAS *et al.*, 2001). Posteriormente, Neupane e colaboradores (2016) investigaram de uma maneira mais minuciosa as formas de remapeamento observadas em V4 durante a preparação sacádica. Os pesquisadores encontraram resultados compatíveis tanto com a mudança para o CR futuro (RF) como a convergência para o alvo (RC), sendo que ambas puderam inclusive ser observadas em neurônios individuais. Esses resultados sugerem que RF e RC refletem mecanismos diferentes das respostas neuronais de V4, com o RC geralmente configurando uma atividade mais tardia. Adicionalmente, os resultados de aumento de atividade em V4 associado à preparação de sacadas (FISCHER & BOCH, 1981; MOORE *et al.*, 1998), discutidos acima, podem ser compreendidos como efeitos de RC, uma vez que as respostas são melhoradas na região do espaço próxima do alvo. É possível que os COF enviem conexões de *feedback* para V4 já com a distorção espacial dada pelo remapeamento, e esse viés da representação do espaço seja reproduzido também no córtex visual.

2.2.3 Evidências causais

Abordagens experimentais de intervenção, envolvendo a microestimulação, em primatas não-humanos, e a estimulação magnética transcraniana (EMT), em humanos, têm fornecido evidências causais sobre o papel dos COF nos mecanismos de atenção espacial e seleção visual (e.g., ARMSTRONG, 2003; EKSTROM *et al.*, 2008; MOORE & FALLAH, 2001; MOORE). Diferentemente das outras abordagens experimentais, baseadas em correlações, os estudos de intervenção permitem estabelecer relações de causalidade entre a perturbação de sinais neurais nos COF e os efeitos dessa perturbação no comportamento de atenção espacial e nas representações visuais em V4.

Moore e Fallah observaram que a microestimulação dos COF em macacos-rhesus, utilizando correntes fracas e sublimiares (que não evocam sacadas para um alvo) são capazes de melhorar a sensibilidade a mudanças da luminosidade no alvo (MOORE & FALLAH 2001; MOORE & FALLAH, 2004). Em particular, essa melhora é maximizada quando a mudança no alvo e a estimulação são aproximadamente simultâneas, sugerindo uma influência causal dos COF na seleção atencional (MOORE & FALLAH, 2004). Resultados

correspondentes foram obtidos através da EMT aplicada nos COF de indivíduos humanos, levando a alterações na performance de tarefas envolvendo atenção (MUGGLETON *et al.*, 2003; SMITH *et al.*, 2005).

O estudo de Moore e Armstrong fez uso de microestimulação dos COF e registro da atividade neuronal em V4 de macacos-rhesus, para investigar se os aumentos de respostas observados em V4 quando estímulos nos CRs são selecionados para sacadas também podem ser induzidos pela estimulação dos COF (MOORE & ARMSTRONG, 2003). Aplicando microestimulações sublimiares e curtas nos COF, foram obtidas respostas visuais aumentadas nos neurônios de V4 em localizações retinotopicamente correspondentes. Esses resultados sugerem que o aumento nas respostas em V4 é diretamente modulado pela mesma atividade que gera movimentos oculares. Efeitos semelhantes foram encontrados utilizando ressonância magnética funcional para avaliar a modulação da atividade em áreas visuais de macacos-rhesus após microestimulação dos COF (EKSTROM *et al.*, 2008). Esse conjunto de evidências causais indicam que os COF desempenham um papel direto nas mudanças atencionais durante a seleção de alvos visuais.

2.3 Aspectos teóricos

No final da década de 80, Rizzolatti e colegas propuseram uma teoria radical para explicar o funcionamento da atenção visual (RIZZOLATTI *et al.*, 1987). Segundo eles, a atenção espacial é gerada pelo mesmo sistema neural utilizado no planejamento e execução de ações. Mais detalhadamente, a atenção espacial não resulta nem deriva de um sistema modulador separado do sensorimotor, mas é originada pela ativação das mesmas vias que, em outras condições, atuam na geração e produção de atividade motora. Essa teoria é conhecida por Teoria Pré-Motora da Atenção (RIZZOLATTI *et al.*, 1987).

Desde então, uma série de estudos – como os apresentados até aqui - têm fornecido evidências contundentes para a Teoria Pré-Motora da Atenção. Lowet *et al.* (2018), por exemplo, mostrou que mesmo em condições de fixação, efeitos atencionais de aumento de atividade em algumas áreas visuais só ocorre após a execução de pequenos movimentos oculares (*i.e.*, microssacadas). Entretanto, outros estudos sugerem que é possível dissociar o processo de seleção atencional do sistema oculomotor. Por exemplo, dois trabalhos recentes revelaram efeitos atencionais que não são restritos à área coberta pelo alcance dos olhos, ou seja, a atenção pode ser deslocada inclusive para lugares que não conseguimos olhar diretamente (HANNING & DEUBEL, 2020; HANNING *et al.*, 2019). Adicionalmente, um estudo comportamental demonstrou que, quando sacadas são executadas erroneamente para o

local entre os dois alvos (um fenômeno conhecido como sacadas intermediárias; CHOU *et al.*, 1999), a atenção não é deslocada para o ponto final do movimento ocular. Com base nesses achados, os autores propõem que o melhoramento visual pré-sacádico seja causado pela *seleção* do local como alvo de sacadas, e não puramente pela programação e execução feita pelo sistema oculomotor, como proposto pela Teoria Pré-Motora.

Outra questão importante sobre a atenção pré-sacádica é a possível dissociação desse fenômeno dos outros modos atencionais mais estabelecidos. Classicamente, a atenção é dividida entre **encoberta** (*i.e.*, quando deslocamos a atenção para um local ou objeto na periferia do campo visual sem mover os olhos) ou **manifesta** (*i.e.*, quando olhamos diretamente para o objeto que queremos prestar a atenção). Intuitivamente, a atenção pré-sacádica parece ser uma forma de atenção encoberta, pois, apesar do planejamento do movimento ocular, o foco atencional é descolado para a periferia do campo visual. Já no estudo de Deubel e Schneider (1996), os pesquisadores realizaram um segundo experimento, investigando a relação entre a atenção encoberta e a pré-sacádica. Especificamente, eles testaram se é possível preparar uma sacada para um local enquanto se atende para outro. Os resultados indicaram que o melhoramento visual ocorre apenas quando o alvo coincide com o local da sacada, sugerindo que não é possível manter ou dirigir a atenção sobre um objeto enquanto se realiza uma sacada para outro local. Entretanto, alguns estudos recentes apontam para dissimilaridades importantes entre a atenção pré-sacádica e encoberta (para uma revisão recente, ver LI *et al.*, 2021).

Uma diferença importante entre a atenção encoberta e pré-sacádica pode ser observada na velocidade em que a atenção é direcionada aos estímulos. A atenção encoberta voluntária se desloca para o alvo cerca de 300 ms após a apresentação de uma pista central, ao passo que a reflexiva afeta a percepção visual mais cedo, entre 100-120 ms após o aparecimento de uma pista periférica (ver CARRASCO, 2011, para uma revisão). Quanto à atenção pré-sacádica, Rolfs e Carrasco (2012) demonstraram que 60 ms já parece ser o suficiente para direcionar a atenção após a apresentação de uma pista sacádica (*i.e.*, indicando o lugar da sacada).

Em 2010, Blangero e colegas verificaram a performance de discriminação de um sujeito com lesão no córtex parietal posterior direito (região conhecida por seu envolvimento na atenção encoberta; CORBETTA *et al.*, 2000; HOPFINGER *et al.*, 2000) e quatro sujeitos controle. Como esperado, na condição de orientação encoberta, o sujeito experimental apresentou baixa performance em comparação ao grupo controle. Contudo, na condição de sacada, a performance de discriminação do sujeito durante a preparação do movimento foi

alta. Isso indica que as regiões envolvidas na orientação da atenção pré-sacádica se diferenciam em certo grau das regiões envolvidas na atenção encoberta.

Por fim, há também evidências de estudos utilizando modelos computacionais. Li e colegas (2020), cientes de que muitos dos fenômenos relacionados à atenção encoberta são explicados por modelos computacionais, realizaram uma série de experimentos psicofísicos a fim de comparar a performance dos sujeitos experimentais na condição de atenção pré-sacádica e encoberta, para verificar se tais modelos também explicariam fenômenos relacionados à atenção pré-sacádica. Como resultado, eles verificaram que o modelo computacional já bem estabelecido para a atenção encoberta (REYNOLDS & HEEGER, 2009) é insuficiente para explicar os efeitos observados para a atenção pré-sacádica. Em outras palavras, isso indica que as modulações perceptuais causadas pela atenção pré-sacádica e encoberta apresentam diferentes computações neurais subjacentes a essas modulações. Este resultado, em conjunto com os citados anteriormente, aponta para uma possível dissociação entre orientação atencional encoberta e pré-sacádica.

2.4 Considerações finais

Nesta revisão, o nosso foco foi explorar como a percepção visual é modulada pelas sacadas. No modelo clássico do que chamamos de transformação sensorial-motora, estímulos são detectados pelos órgãos sensoriais, que então são processados em diversas etapas no cérebro, e eventualmente esse sinal é transformado em uma ação motora. Entretanto, as interações entre sacadas e percepção visual demonstram claramente como esse caminho na verdade não é unidirecional: a preparação da resposta motora nas sacadas também altera de maneira crucial como percebemos o ambiente visual.

Existem alguns aspectos fundamentais do melhoramento visual pré-sacádico que ainda não foram explorados na pesquisa. Por exemplo, esse efeito também é observado na escala de tempo de busca visual livre, em que procuramos um item alvo movendo os olhos a cada 300 ms? Caso seja observado nessas condições, esse efeito está presente em antecipação a todas as sacadas? Por fim, um aspecto interessante que não mencionamos até agora, e raramente explorado na pesquisa, é a relação entre coordenação de movimentos oculares com movimentos do pescoço e da cabeça (GOOSSENS & VAN OPSTAL, 1997). É fundamental que estudos futuros investiguem a relação desses tipos de movimentos com a percepção para que tenhamos um entendimento mais completo de como exploramos o mundo à nossa volta.

3. CAPÍTULO 2. INTERAÇÃO ENTRE SACADAS, ATENÇÃO E AUDIÇÃO

Como bem descrito no capítulo 1, a sobrevivência de um animal depende da sua habilidade em priorizar determinada informação relevante para o seu atual objetivo e comportamento, em detrimento de outras. Quando um animal prioriza tal informação, é dito que ele está orientando sua atenção (GAZZANIGA *et al.*, 2014; LUPIÁÑEZ *et al.*, 2006). O que não foi explicitado anteriormente, contudo, é que tal orientação ocorre de diferentes formas no ambiente natural, e cada uma recebe uma nomenclatura. Tais nomenclaturas não se fizeram necessárias para o entendimento dos estudos descritos no capítulo anterior, entretanto, serão de crucial importância para o entendimento do estudo descrito neste capítulo.

Ao longo do texto, são mencionados inúmeros estudos atencionais. Na maioria deles, as tarefas empregadas serviram para mensurar/verificar fenômenos relacionados à **atenção espacial**, a qual é utilizada para selecionar os objetos que serão atendidos com base na sua posição no espaço (EIMER *et al.*, 2005). Contudo, é importante salientar que a orientação da atenção espacial não é a única empregada no dia a dia.

Para exemplificar os tipos de orientação atencional, imagine um animal em uma selva. Esse animal, o qual está forrageando, orienta sua atenção para uma fruta na copa de uma árvore à frente dele. Ao fazer isso, dizemos que o animal orientou sua atenção de maneira **Voluntária** (também referida como “*top-down*” ou endógena), visto que o seu objetivo é de coletar aquele alimento. Entretanto, durante esse processo, o animal escuta um galho se quebrar a poucos metros de distância à sua esquerda. Neste momento, de maneira involuntária, o animal reorienta sua atenção para o local em que o barulho ocorreu. Essa orientação, a qual não leva em consideração os objetivos do animal, é chamada de **Automática** (também referida como “*bottom-up*” ou exógena).

A atenção também pode ser orientada de maneira manifesta ou encoberta. A atenção **manifesta** ocorre quando os órgãos sensoriais (*e.g.*, olhos, ouvidos ou nariz) se deslocam para o mesmo local em que a atenção está alocada. Então, quando o animal orienta sua atenção para a fruta, ele também movimenta seus olhos simultaneamente para a mesma fruta. Já na orientação **encoberta**, o oposto se aplica, *i.e.*, o local do foco atencional não coincide com o local em que os órgãos sensoriais estão direcionados (ANTON-ERXLEBEN & CARRASCO, 2013; CHICA *et al.*, 2014; GAZZANIGA *et al.*, 2014).

O exemplo acima ilustra como o ambiente que nos cerca é repleto de estímulos de diferentes modalidades sensoriais, *e.g.*, a fruta (estímulo visual) e o som do galho quebrando (estímulo sonoro). Portanto, a orientação atencional constantemente engloba não um, mas

vários sistemas sensoriais no processo (DRIVER & SPENCE, 1998; MCDONALD *et al.*, 2000; VROOMEN & GELDER, 2000).

Em laboratório, essa relação pode ser estudada utilizando de tarefas experimentais controladas, as quais geralmente são constituídas pelos seguintes elementos: um **ponto de fixação** no centro da tela de um computador, no qual o sujeito experimental deve fixar os olhos; uma **pista**, a qual geralmente é apresentada pouco tempo depois do ponto de fixação. Essa pista tem como função capturar/alocar a atenção do sujeito, o alertando para o que ou onde orientar sua atenção, dependendo da tarefa; em sequência à apresentação da pista, há um **intervalo** de tempo (ou SOA, do inglês *stimulus-onset asynchrony*), o qual permite que a pista seja processada; por fim, há a apresentação de um estímulo **alvo** no mesmo lado ou no lado oposto ao da pista, o qual deve ser detectado o mais rápido e acurado possível ou deve ser discriminado, *i.e.*, dentre dois possíveis alvos, identificar qual deles foi apresentado (ver, *e.g.*, FENG, *et. al.*, 2014; MCDONALD *et. al.*, 2013; MCDONALD *et al.*, 2000).

O elemento “pista” citado acima pode também ser manipulado de acordo com os objetivos do experimentador. Por exemplo, a pista pode ser do tipo central ou periférica. **Pistas centrais** (ou simbólicas) são símbolos apresentados no local do ponto de fixação, as quais precisam ser decodificadas pelo sujeito experimental para que ele possa orientar sua atenção. Por exemplo, pode-se informar ao sujeito que o aparecimento de um círculo vermelho indica esquerda e que um círculo azul indica direita. Nesse caso, o sujeito orienta sua atenção com base em suas expectativas sobre a pista, *i.e.*, de maneira voluntária. **Pistas periféricas**, por outro lado, são estímulos salientes que aparecem próximo ou no mesmo local de aparecimento do alvo, de maneira que o seu simples surgimento captura a atenção do sujeito de modo automático (LUCK & VECERA, 2002).

Pistas centrais e periféricas também podem ser **válidas** ou **inválidas**; as válidas indicam corretamente a localização dos alvos, já as inválidas indicam esta localização incorretamente. De maneira geral, pistas válidas facilitam a detecção do alvo enquanto pistas inválidas a inibem, *i.e.*, o sujeito responde mais rápido a alvos precedidos de pistas válidas que inválidas. Por fim, as pistas ainda podem ser **predictivas** ou **não predictivas**. A utilização de **pista predictiva** implica que o alvo aparecerá mais vezes no local indicado por ela do que em outros locais. Por exemplo, o estímulo alvo irá aparecer 80% das vezes no local indicado pela pista e apenas 20% em outro local. Visto que tais pistas têm o poder de motivar o indivíduo a orientar a atenção para o lado indicado por elas, pesquisadores as utilizam quando desejam que o sujeito utilize a orientação voluntária. **Pista não predictiva**, por outro lado, implica que o alvo não aparecerá mais vezes no local indicado por ela do que em outro, *i.e.*, a

probabilidade de o alvo aparecer no lado indicado pela pista ou no oposto é de 50%. Portanto, tais pistas são utilizadas quando se é desejado estudar puramente o engajamento atencional automático causado por pistas exógenas (LUCK & VECERA, 2002).

Outro elemento que também pode ser manipulado na tarefa experimental é o SOA. Sua manipulação deve ser feita levando em consideração o tipo de pista utilizada. Sabe-se que é necessário por volta de 300 ms para que ocorra o processo de orientação endógena. A orientação exógena, por outro lado, não precisa ser decodificada, pois esta captura a atenção do sujeito de maneira automática, levando em torno de 100-120 ms. Logo, os SOAs a serem utilizados devem levar em consideração a natureza da pista. Se esta for simbólica, é preciso estar ciente que a alocação atencional levará mais tempo para ocorrer do que se a pista for periférica (CARRASCO, 2011). Ainda, o SOA também pode ser manipulado de acordo com a preditividade das pistas. Isso porque, dependendo da preditividade, diferentes efeitos podem ser verificados no experimento conforme o aumento dos SOAs (CHICA *et al.*, 2014).

3.1 Estímulos sonoros e percepção visual

Durante boa parte da década de 80 e 90, muitos estudos atencionais buscaram investigar se estímulos de uma determinada modalidade sensorial eram capazes de aumentar o processamento de estímulos de outra modalidade (para uma descrição detalhada, ver WRIGHT & WARD, 2008). Uma das lacunas investigadas é de se um estímulo sonoro repentino, ao capturar a atenção do animal, causaria um aumento no processamento de quaisquer informações visuais presentes no mesmo local do som. Devido à massiva quantidade de estudos realizados, é sabido que tais estímulos, quando apresentados na periferia do campo visual, capturam a atenção do sujeito de maneira automática para a origem do som.

Um dos primeiros estudos a verificar a eficiência de estímulos nessa modalidade na percepção visual foi realizado por Klein e colegas no final da década de 80, porém publicado apenas recentemente (KLEIN, 2018)². O primeiro experimento realizado teve como objetivo verificar se estímulos sonoros eram capazes de capturar a atenção de humanos para locais do campo visual. O aparato experimental consistiu de três alto-falantes, um central e um na esquerda e direita. Eles foram posicionados em uma haste semicircular, de maneira que a haste formasse um arco de aproximadamente 180°. No meio de cada alto-falante, na sua parte

² No artigo original, são descritos sete experimentos, os quais contêm uma condição experimental não mencionada aqui. O motivo de serem descritos apenas dois experimentos e uma das duas condições, é devido à relevância destes no entendimento do presente trabalho.

frontal, um LED foi colocado. A pista auditiva (som de 800 Hz) poderia ser apresentada em um dos três alto-falantes em cada tentativa. Os sujeitos foram informados que a pista não era preditiva quanto à localização do alvo. Ainda, quando esta fosse apresentada no alto-falante central, eles deveriam orientar sua atenção para ambos os lados. O alvo a ser detectado consistia na iluminação de um dos LEDs periféricos. Três SOAs foram utilizados no experimento, sendo eles de 0, 250 e 500 ms. Para a tarefa, o sujeito experimental deveria sentar com toda a parte anterior do corpo voltada para o alto-falante central, sendo instruído a apertar um botão para iniciar a tarefa e outro para responder à apresentação do alvo. No início de cada tentativa, o sujeito deveria fixar os olhos no LED central (ponto de fixação) e mantê-los fixados durante toda a tentativa. Após 500 ms de fixação, a pista auditiva era apresentada em um dos três alto-falantes. Após o SOA, o sujeito deveria responder o mais rápido possível se o alvo visual foi apresentado no alto-falante esquerdo ou direito, pressionando um botão diferente para cada lado. Para evitar que os indivíduos antecipassem sua resposta à apresentação do alvo, em 33% das tentativas o alvo visual não foi apresentado (tais tentativas são comumente referidas como “*catch trials*”).

Os resultados deste experimento mostraram um efeito significativo entre a condição de pista válida e inválida ao longo dos SOAs, em que os sujeitos apresentaram tempo de reação (TR) significativamente menor para a condição de pista válida em relação à inválida. Os TR na condição de pista central (neutra) apresentaram valores intermediários. Colocando de outra maneira, com esse experimento os pesquisadores verificaram que as pistas sonoras válidas causaram uma facilitação na detecção do alvo (menor TR) em comparação à quando o alvo era precedido de uma pista inválida.

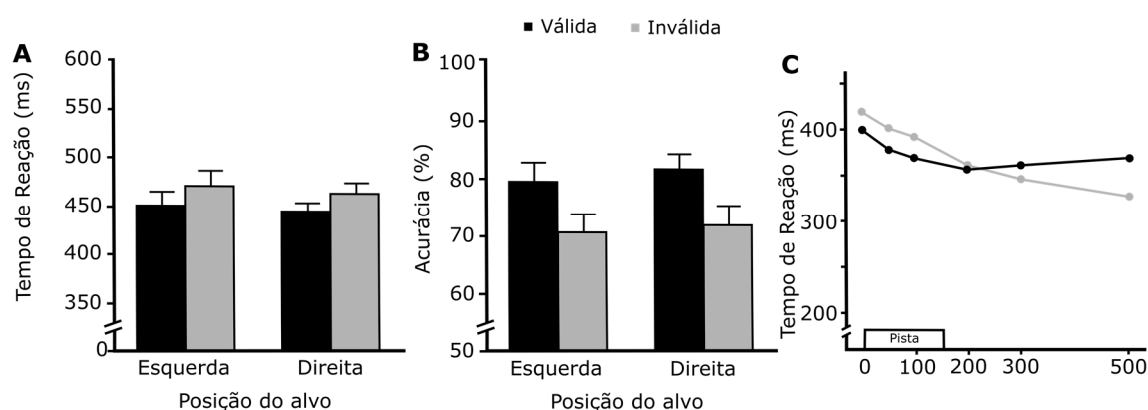
Uma das limitações importantes do experimento descrito acima, é de que a acurácia na detecção dos alvos visuais não foi mensurada. Portanto, só com base nos resultados de TR seria impossível afirmar que as pistas sonoras periféricas aumentaram o processamento da informação visual apresentada. Por exemplo, os resultados encontrados poderiam ter sido causados devido ao critério de resposta utilizado pelos sujeitos. Ou seja, se um critério baixo foi utilizado, significa que eles deram preferência para responder mais rápido. Por consequência, isso diminui a acurácia de detecção. Klein, ciente dessa limitação, realizou outro experimento, a fim de eliminar essa possibilidade³. Desta vez, o indivíduo deveria discriminar se o alvo foi apresentado por 50 ou 100 ms ou se apresentava baixo ou alto brilho.

³ Experimento 4, no artigo original.

Os resultados deste experimento mostraram que enquanto a diferença significativa no TR se manteve, não houve significância para a diferença na acurácia. Em outras palavras, o efeito de facilitação causado pela pista auditiva de fato estava relacionado com a melhora no processamento do alvo visual.

Apesar das limitações presentes no estudo de Klein. (2018), estudos posteriores, os quais foram feitos de maneira mais estruturada e cuidadosa, confirmaram a eficiência de pistas sonoras periféricas no aumento do processamento de estímulos visuais (MAZZA *et al.*, 2007; MCDONALD *et al.*, 2000; SPENCE & DRIVER, 1997; VROOMEN & GELDER, 2000). A Figura 4AB mostra os resultados comumente encontrados nessas tarefas⁴.

Figura 4 - Performance típica em tarefas atencionais com pista periférica



A) Média do TR em relação à pista válida e inválida. B) Percentagem de acertos de acurácia em relação à pista válida e inválida. Fonte: adaptado de McDonald *et al.* (2000). C) Média do TR em função do SOA. Ao contrário do primeiro gráfico, em SOAs mais longos (> ~200 ms) ocorre uma inversão no TR entre a condição de pista válida e inválida. Fonte: adaptado de Posner e Cohen (1984).

Atualmente, também já se sabe que tais estímulos causam diferentes efeitos na performance em SOAs mais longos, dependendo de sua preditividade. Quando pistas preditivas são utilizadas, a performance é maior para a condição válida em relação à inválida ao longo do SOA. Isso se deve ao fato de pistas preditivas terem o poder de manter a atenção do indivíduo para o local indicado de maneira voluntária. Pistas não preditivas, por outro lado, apresentam um efeito bifásico. Nos primeiros 200 ms, os efeitos comportamentais são os mesmos causados pelas preditivas. Contudo, após essa facilitação inicial, a atenção é reorientada voluntariamente para o lado oposto ao indicado pela pista. Isso ocorre porque o sujeito não se sente motivado em continuar orientando sua atenção para o local indicado por

⁴ Os resultados no estudo do Klein na década de 80 foram apresentados em tabelas. Portanto, para facilitar o entendimento do leitor sobre os efeitos de pistas auditivas periféricas na percepção visual, optei por apresentar resultados advindos de estudos que utilizaram de gráficos para exibir os resultados.

ela. Essa mudança causa um aumento no TR no local indicado pela pista, ao passo que causa uma facilitação no lado oposto (menor TR), no qual o foco atencional do sujeito está alocado (LUCK & VECERA, 2002; SCHMITT *et al.*, 2000).

O primeiro estudo que verificou esse fenômeno foi publicado em 1984, por Posner e Cohen. Os pesquisadores identificaram que até o SOA de 200 ms, os sujeitos, como esperado, apresentaram o TR mais rápido para pistas válidas do que inválidas. Contudo, em SOAs maiores, os sujeitos responderam mais rápido após pistas inválidas do que após válidas (Figura 4C). Esse fenômeno foi posteriormente intitulado de Inibição de Retorno (IOR; POSNER *et al.*, 1985).

Até o momento, foram apresentados estudos mostrando os efeitos comportamentais de pistas auditivas sobre a percepção visual. Contudo, também é possível verificar seus efeitos em estudos de eletrofisiologia. Em 2009, Störmer, McDonald e Hillyard publicaram um estudo em que os sujeitos realizaram uma tarefa de discriminação visual. Para a tarefa, uma pista exógena sonora não preditiva poderia aparecer no lado esquerdo ou direito da tela. Então, dois alvos (gabores) eram apresentados, um em cada lado do ponto de fixação. O sujeito deveria discriminar qual alvo apresentava maior contraste. Visto que apenas um SOA de 150 ms foi utilizado, a inversão dos efeitos da pista válida e inválida não ocorreu. Como resultado, verificou-se que a pista, ao capturar a atenção do sujeito, causou um aumento na atividade do córtex visual contralateral 100-140 ms após a apresentação do alvo. Ainda, essa ativação apresentou uma correlação positiva com as respostas dos sujeitos, *i.e.*, quanto maior era a ativação no córtex visual contralateral, maior era a probabilidade de o sujeito indicar que o alvo apresentado no mesmo lado da pista apresentava maior contraste. Segundos os autores, esses resultados indicam que o engajamento atencional causado pela pista sonora alterou o julgamento dos indivíduos acerca do contraste aparente dos alvos, por meio do aumento prévio da atividade no córtex visual (para resultados similares, ver FENG *et al.*, 2014; MCDONALD *et al.*, 2003; MCDONALD *et al.*, 2013).

3.2 Processamento de estímulos sonoros e movimentos oculares

Como visto na subseção anterior, o ambiente em que vivemos é repleto de inúmeros estímulos, os quais são de várias modalidades sensoriais, podendo ser relevantes ou não para o animal. Foi visto também que essa relação entre estímulos sonoros e percepção visual pode ser estudada por meio de tarefas atencionais, as quais têm esclarecido sobre a relevância de estímulos sonoros no engajamento atencional e no processamento de estímulos visuais.

O engajamento atencional está intimamente relacionado com áreas oculomotoras, sendo inúmeras as evidências de que essas áreas são as responsáveis pelo engajamento com e sem o movimento dos olhos (ver capítulo 1). Portanto, somente com base nas informações contidas até o momento, já seria razoável supor que estímulos sonoros, de alguma maneira, apresentam uma relação com movimentos oculares. Nesta subseção, alguns dos estudos que verificaram essa relação serão discutidos.

Considere a seguinte situação: um determinado animal está forrageando. De repente, a imagem de uma fruta caindo da copa de uma árvore é capturada por sua retina periférica. Rapidamente, o animal faz uma sacada reflexiva para o local exato em que a fruta caiu. Um estudo publicado em 2004 por Metzger *et al.*, mostrou pela primeira vez que macacos-rhesus são capazes de realizar sacadas para estímulos sonoros de maneira tão acurada quanto para estímulos visuais, independentemente da atual posição dos olhos. Isso significa que, se somente o som do impacto da fruta no chão tivesse sido percebido pelo animal, a sacada em direção ao som seria acurada. Esse resultado indica que o cérebro utiliza de alguma maneira a informação da atual posição dos olhos para auxiliar na integração da informação visual e auditiva do estímulo, acarretando em uma sacada acurada para o local (MURPHY *et al.*, 2020).

Estudos eletrofisiológicos em macacos-rhesus têm mostrado que o Colículo Inferior (CI), região que por muito tempo foi pensada estar relacionada apenas com o processamento de estímulos sonoros, tem inúmeros neurônios sensíveis à posição e movimento dos olhos durante a apresentação de estímulos sonoros e até mesmo quando estes não são apresentados (BULKIN & GROH; 2012; PORTER *et al.*, 2006). Colocando de outra maneira, esses resultados evidenciam que os sinais advindos da posição e do movimento ocular também são processados em áreas auditivas. Até recentemente, contudo, não se sabia onde essa interação ocorria pela primeira vez. Em 2018, Gruters e colegas mostraram que tal interação talvez se inicie já na periferia do sistema auditivo. O estudo, realizado em humanos e macacos-rhesus, utilizou de uma tarefa experimental em que os sujeitos deveriam apenas fixar os olhos em um LED no centro da tela, e então fazer uma sacada para uma das posições localizadas à esquerda ou direita do ponto de fixação. Durante a tarefa, um microfone foi colocado no ouvido dos sujeitos, o qual registrava os sons originados devido ao movimento dos tímpanos. Como resultado, foi verificado que esses movimentos timpânicos estavam sincronizados e variavam de acordo com a amplitude e direção das sacadas, os quais começavam a ocorrer 10 ms antes dos olhos se deslocarem. Os mesmos resultados foram encontrados nas tentativas em que um estímulo sonoro foi apresentado momentos antes da sacada ocorrer, bem como quando este

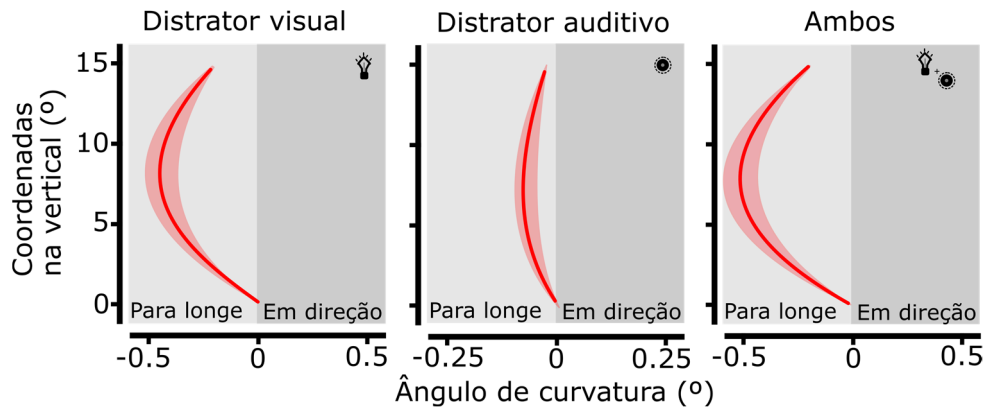
não foi apresentado. Após a descoberta desse fenômeno, os pesquisadores ainda verificaram que tais movimentos tímpanicos também carregam informações de sacadas na vertical bem como da posição inicial e final dos olhos. Tais resultados não só indicam que a interação entre movimentos oculares e processamento de sons ocorre ainda nos primeiros estágios do sistema auditivo, mas também que o cérebro utiliza das informações contidas nesses movimentos tímpanicos para localizar sons no ambiente visual (MURPHY *et al.*, 2020).

Até aqui, foram mostradas evidências sobre a influência do sistema auditivo no processamento de informações a respeito do movimento e posição dos olhos. Entretanto, essa relação também ocorre de maneira inversa. Em 2020, Szinte e colegas realizaram um estudo com humanos para verificar se estímulos distratores de diferente modalidade sensorial são representados dentro de áreas oculomotoras. Eles hipotetizaram que a informação desses distratores nos centros oculomotores competiria com a representação do alvo visual da sacada, consequentemente, influenciando na trajetória do movimento ocular em direção a esse alvo. Para a tarefa, o sujeito experimental foi instruído a realizar uma sequência de duas sacadas, cada uma para um alvo visual diferente. No início de cada tentativa, ele deveria fixar os olhos em um ponto de fixação, o qual poderia aparecer no lado esquerdo ou direito da tela, bem como na parte superior ou inferior, a depender da tentativa. Após um período de fixação, o sujeito deveria realizar uma sacada para esquerda (ou direita) em direção ao centro da tela e uma segunda sacada para cima (ou para baixo) em direção ao segundo alvo visual. O distrator, o qual poderia ser de modalidade visual, auditiva ou ambas, era apresentado após a primeira sacada, mas antes da segunda sacada iniciar. Como esperado, os resultados mostraram uma curvatura da segunda sacada para o lado oposto em que o distrator foi apresentado (Figura 5). Esses resultados sugerem que os estímulos distratores utilizados são representados dentro de áreas oculomotoras, por neurônios multissensoriais. Ainda, sugerem que essas áreas oculomotoras mantêm um registro da localização espacial desses estímulos em relação à posição dos olhos, por meio do mapeamento de sua posição no espaço ao longo das sacadas (para resultados similares, ver DOYLE & WALKER, 2002).

Os estudos descritos nessas duas últimas subseções mostram claramente o impacto e a importância de estímulos sonoros na percepção visual de primatas. Em resumo, vimos que estímulos sonoros são eficazes na captura atencional, facilitando a detecção e reconhecimento das inúmeras informações visuais que nos são apresentadas diariamente. Ainda, foi visto que essa relação é uma via de mão dupla, em que o sistema auditivo carrega informações do sistema visual e oculomotor e vice-versa. É devido a essa troca e integração de informações

visuais e sonoras que somos capazes de localizar, detectar e reconhecer objetos no ambiente visual, mesmo que a única pista que tenhamos seja sonora.

Figura 5 - Influência de distratores de diferentes modalidades sensoriais na trajetória de sacadas



Fonte: adaptado de Szinte *et al.* (2020).

3.3 Modelos animais utilizados no estudo da atenção

Até onde se tem conhecimento, a atenção, bem como os seus fenômenos só começaram a ser descobertos e cientificamente estudados no século XIX. Entre 1821-1894, o pesquisador Hermann Von Helmholtz (2013) realizou o que foi considerado como o primeiro experimento sobre orientação atencional. Seu objetivo era de verificar aspectos relacionados à percepção visual de humanos quando estímulos visuais eram brevemente apresentados. Para o experimento, uma câmara escura projetava em uma parede do laboratório uma tela contendo um ponto de fixação no seu centro e várias letras distribuídas por toda a extensão da tela. A câmara foi montada de maneira que somente o ponto de fixação sempre permanecia iluminado. As letras, entretanto, somente apareciam quando a tela era iluminada brevemente. Visto que haviam muitas letras, o sujeito só conseguia orientar sua atenção para uma pequena porção da tela. Como resultado, foi visto que ao ocorrer a iluminação, o sujeito só conseguia identificar as letras presentes no local em que ele tinha alocado a atenção.

Apesar do objetivo prévio do experimento ter sido de apenas analisar o processamento de informações visuais em uma situação de breve iluminação, os resultados do estudo levaram Helmholtz a descobrir características da orientação atencional que são tema de estudo até hoje. Primeiro, ele verificou que a simples ação de orientar voluntariamente a atenção para uma pequena região do espaço visual era o suficiente para perceber melhor a informação visual no local em relação aos locais não atendidos. Segundo, ele constatou que a orientação

da atenção para um local não necessariamente segue a posição dos olhos. Como descrito no início deste capítulo, tal orientação atencional é conhecida atualmente como encoberta.

Após o início dos estudos atencionais em humanos, modelos animais foram utilizados em laboratório para o estudo da atenção, sendo um deles o macaco-rhesus. O uso do macaco do Velho Mundo (*Macaca mulatta*), bem como outras espécies do gênero no estudo da neurociência da atenção faz sentido⁵, visto que esses animais apresentam um ancestral comum com humanos recente - por volta de 25-30 milhões de anos (JANEČKA *et al.*, 2007) - algo claramente refletido na anatomia básica do seu cérebro, bem como pelas suas habilidades e capacidades perceptuais ao realizar tarefas complexas, assim como humanos. Além dos *Macaca*, os ratos de laboratório (*Mus musculus*) por serem bem menores que primatas não humanos e de fácil manipulação genética, também foram utilizados como modelo animal, contribuindo muito para a desmistificação do sistema nervoso central (MITCHELL & LEOPOLD, 2015).

Estudos atencionais envolvendo *Macaca* ocorrem há várias décadas. Na década de 70, por exemplo, já haviam estudos publicados mostrando a participação do Colículo Superior (CS) na alocação atencional. No início dessa década, Wurtz e Goldberg publicaram cerca de quatro estudos sobre a interação entre o CS, movimentos oculares e atenção visual. Então, publicaram um quinto estudo mostrando os principais resultados (WURTZ & GOLDBERG, 1972d), bem como seus respectivos experimentos advindos desses estudos anteriores. Em um desses experimentos, o animal deveria olhar para um ponto de fixação apresentado no centro da tela. Então, após o desaparecimento do ponto de fixação, dois estímulos alvo eram apresentados na tela. A tarefa do animal era de realizar uma sacada para qualquer um dos alvos. Um deles, contudo, era sempre apresentado dentro do campo receptivo (CR) da célula que estava sendo registrada no CS, enquanto o outro era apresentado sempre fora. Os autores verificaram que quando o sujeito realizava uma sacada para o alvo fora do CR, a atividade do neurônio era muito similar com a atividade enquanto o animal estava com os olhos fixados. Contudo, quando tal movimento ocular ocorria para o alvo apresentado dentro do CR da célula registrada, a atividade aumentava consideravelmente. Os autores então presumiram que a atenção se deslocaria antes do movimento dos olhos para o futuro local de fixação, e que as sacadas ocorrem justamente para inspecionar melhor o estímulo que atraiu a atenção do animal.

⁵ Ao longo do texto, será utilizado o termo “*Macaca*” para se referir a todas as espécies do gênero utilizadas em estudos atencionais.

Na década de 80, Moran e Desimone (1985) realizaram um estudo atencional no qual foi verificada a influência da atenção na atividade de neurônios do córtex visual de *Macaca*. Para isso, os autores registraram a atividade desses neurônios. Eles verificaram que a quantidade de disparos dessas células diminuiu drasticamente quando o animal não orientava a atenção para o estímulo presente na tela, mesmo estando disposto espacialmente dentro do campo receptivo do neurônio registrado. Com esse resultado, foi mostrado pela primeira vez que a atenção é capaz de modular a atividade de regiões visuais.

Passada uma década, ocorreu a publicação de um dos primeiros estudos atencionais utilizando ratos. No estudo, os pesquisadores testaram a capacidade dos animais em orientar a atenção de maneira manifesta. Com o experimento eles constataram que os ratos conseguiram orientar a atenção tanto com a utilização de pistas auditivas como visuais (BUSHNELL, 1995).

A utilização dos *Macaca* e ratos no estudo atencional por décadas não está relacionada apenas com o fato desses animais serem capazes de orientar a atenção de maneira seletiva. Talvez mais importante que isso, é o fato de ambos serem mamíferos, os quais, por consequência, apresentam um neocórtex bem desenvolvido, estrutura que não é encontrada nos outros grupos animais (KRAUZLIS *et al.*, 2018). Portanto, sua utilização no estudo atencional permitiu também a desmistificação do cérebro humano. É preciso lembrar, contudo, que a atenção é um fenômeno essencial para a sobrevivência animal, não se restringindo, portanto, aos mamíferos. Um estudo realizado por Shimp e Friedrich (1993), mostrou que pombos são capazes de orientar a atenção de maneira seletiva. Neste estudo, uma tarefa atencional parecida com o paradigma de Posner (1980) foi utilizada. Uma pista visual, com 80% de preditividade, poderia aparecer no lado esquerdo ou direito da tela. Após determinado SOA, um alvo visual era apresentado em um dos lados. A cada tentativa correta, o animal recebia como recompensa acesso por tempo limitado a uma variedade de grãos. Com esse experimento, foi verificado que o TR dos animais foi menor quando a pista era válida em relação à inválida.

Além de aves, há também estudos mostrando atenção seletiva em anfíbios. Para verificar se o sapo comum (*Bufo bufo*) utiliza da orientação atencional durante uma situação que envolve a captura de uma presa, Ewert (1970) utilizou de uma tarefa experimental que se assemelhasse a tal situação no ambiente natural. Para isso, o animal foi colocado dentro de um recipiente de vidro circular transparente, de modo que ele fosse capaz de mexer a cabeça e o corpo livremente. Ao redor do recipiente uma “presa” foi apresentada (objeto com formato circular). Com esse experimento, foi possível verificar a alocação atencional do animal

(medida através da quantidade de movimentos da cabeça e corpo em direção e para longe do estímulo) em uma situação que o mesmo estaria em contato com uma presa.

Peixes também têm sido testados em tarefas atencionais. O peixe-arqueiro (*Toxotes jaculatrix*), animal muito conhecido por sua tática única de capturar suas presas⁶, foi utilizado como modelo animal por Gabay *et al.* (2013) para verificar se esses animais apresentam os efeitos de facilitação e inibição causados por uma tarefa atencional com pista não preditiva. Para a tarefa, o animal permaneceu todo o tempo dentro de um aquário. Acima do aquário, uma prateleira de vidro serviu como suporte para um monitor, no qual a tarefa experimental foi apresentada. A tarefa utilizada foi uma adaptação do paradigma de Posner (1980). Para a tarefa, o animal deveria detectar um alvo visual apresentado no lado esquerdo ou direito do ponto de fixação, utilizando para isso um jato d'água em direção ao alvo. Com esse experimento, verificou-se que o peixe-arqueiro, assim como *Macaca* e humanos, apresenta um breve período de facilitação, seguido por um período de inibição (IOR) após a apresentação de pistas válidas não preditivas. Com base nesses resultados, verificou-se também que a geração da IOR, apesar de bem estabelecida em primatas, também ocorre em animais que não apresentam um córtex bem desenvolvido.

Por fim, também há estudos que investigaram a atenção seletiva em invertebrados. Frighetto *et al.* (2019) verificaram que a mosca-da-fruta (*Drosophila melanogaster*) utiliza da atenção seletiva para chegar a um estímulo alvo, bem como para ignorar estímulos distratores. Para a tarefa, o animal foi colocado dentro de uma arena, a qual apresentava um teto de vidro, de maneira que o animal não conseguisse voar. Então, a mosca deveria percorrer o local até chegar a um estímulo alvo presente no final da arena. Ao longo do percurso, contudo, um estímulo distrator era apresentado, o qual deveria ser ignorado pela mosca. Como resultado, foi verificado que a apresentação de um distrator, de fato, capturou a atenção dos animais, sendo evidenciado pela tendência deles em mudar um pouco o percurso em direção ao distrator. Apesar desse desvio na trajetória, os animais chegaram ao estímulo alvo. Esse resultado indica que as moscas não só perceberam o estímulo distrator, como também utilizaram de algum processo inibitório sobre este, a fim de manter o programa motor que estava sendo realizado em direção ao alvo.

Os estudos mostrados acima são apenas uma pequena porção dos inúmeros estudos existentes que utilizaram modelos animais não mamíferos (para uma revisão, ver KRAUZLIS *et al.*, 2018). Entretanto, como dito anteriormente, pesquisadores têm dado preferência para

⁶ O peixe-arqueiro é conhecido por expelir da sua boca um jato d'água em direção à presa que se encontra acima da superfície da água, fazendo com que esta, ao ser atingida pelo jato, caia na água.

Macaca e ratos como modelos animais chave no entendimento de fenômenos atencionais em humanos.

Com o advento de novas tecnologias genéticas e moleculares desenvolvidas em ratos, a neurociência da visão e atenção em primatas se beneficiaria muito delas (HUNG *et al.*, 2015b). Contudo, os avanços em *Macaca* têm sido lentos e, por isso, a utilização de outro modelo animal se faz necessária. Continuar utilizando ratos no estudo de fenômenos atencionais poderia ser uma opção, no entanto, ainda há grande debate sobre o quanto dos achados em ratos podem ser extrapolados para humanos, principalmente quando se trata do sistema visual. Isso porque esses animais, além de serem noturnos, possuem uma visão muito pobre em relação a dos humanos (BAKER, 2013), caracterizada por uma visão com baixa resolução espacial e por serem daltônicos. Ratos, apesar de realizarem rápidos movimentos oculares, estes não têm como função trazer objetos de interesse para a fóvea, ao contrário das sacadas que são constantemente utilizadas por humanos e *Macaca* (MITCHELL *et al.*, 2014). Além disso, alguns fenômenos atencionais, os quais são bem robustos em humanos, como a IOR, ainda não foram encontrados em ratos (ver WAGNER *et al.*, 2014).

Por fim, a utilização de somente dois modelos animais como fonte de conhecimento e desmistificação do cérebro humano, pode ser perigosa. Isso porque, ao fazermos essa restrição, estamos ignorando um aspecto muito importante na área, que são os estudos comparativos (HUNG *et al.*, 2015b). Como bem salientado por Preuss (2000, p. 295, tradução nossa, grifo nosso), “[...] macacos apresentam muitas características em comum com outros primatas e com humanos, mas é necessário considerar resultados de uma variedade de espécies de primatas para identificar corretamente essas características”.

Não é minha intenção elevar a importância de estudos comparativos em detrimento dos que não são. Mas sim, de alertar e mostrar ao leitor mais um motivo para repensarmos a utilização dos atuais modelos animais. A próxima subseção deste capítulo apresentará estudos a respeito da biologia, sistema visual e comportamento atencional do Sagui comum, com o objetivo de justificar a sua relevância como modelo animal em estudos atencionais.

3.4 Sagui, um modelo animal viável

O sagui comum é um pequeno primata Neotropical, nativo do Nordeste do Brasil. Esses animais chamaram a atenção dos primeiros europeus que chegaram ao país após os Portugueses, em meados do início do século XVI. Foi nesse período que os primeiros espécimes foram levados para alguns países da Europa (Portugal, Inglaterra e França) como

pets, os quais se reproduziram com sucesso (HERSHKOVITZ, 1977⁷, apud SCHIEL & SOUTO, 2016). O sagui comum faz parte de uma ampla família de Primatas do Novo Mundo, a *Callitrichidae*⁸, a qual divergiu das outras famílias por volta de 18 milhões de anos atrás. Essa espécie é considerada como a mais recente radiação evolutiva da família, tendo também divergido recentemente dos humanos, com seu ancestral comum mais recente tendo vivido por volta de 35-40 milhões de anos atrás (ABBOTT *et al.*, 2003).

Quando chegam na fase adulta, tais animais são caracterizados por apresentarem uma pelagem preta e cinza, com uma parte da pelagem sendo branca na região da testa e com o típico tufo de pelos brancos nas orelhas. Adultos podem ter até 25 cm de altura, medindo da base da cauda até o pescoço, pesando em torno de 350-450 g em cativeiro (SCHIEL & SOUTO, 2016). O cérebro de um sagui é pequeno, pesando aproximadamente 2,7% do seu peso corporal. Isso é equivalente ao tamanho relativo do cérebro de humanos, o qual pesa cerca de 2% do peso corporal. Em comparação ao cérebro de ratos, o cérebro do sagui é cerca de cinco vezes maior que o de um rato com o mesmo tamanho corporal. Ainda, apesar do neocórtex do sagui ser lisencefálico, *i.e.*, sem os complexos giros e sulcos, seu encéfalo compartilha muitos aspectos em comum acerca da anatomia encontrada em primatas comumente estudados, tal como os *Macaca* (ABBOTT *et al.*, 2003).

3.4.1 Sistema Visual do Sagui⁹

Primatas apresentam muitas características do seu sistema visual em comum com outros mamíferos e vertebrados. Entretanto, muitos aspectos desse sistema são únicos de primatas. Portanto, a utilização de um modelo primata seria o mais adequado e vantajoso para a neurociência da visão e atenção.

Os saguis apresentam inúmeras vantagens sobre outros modelos animais, tendo se tornado tão importantes quanto os do gênero *Macaca* como modelo primata em pesquisas biológicas e médicas. Isso se deve por inúmeras razões, dentre elas estão: a) os saguis são pequenos o suficiente para serem manipulados e requerem menos custo na sua manutenção e nos experimentos; b) o período de gestação desses animais é por volta de cinco meses, sendo comum o nascimento de gêmeos; c) nenhuma doença zoonótica fatal, a qual poderia ser

⁷ HERSHKOVITZ, P. Living new world monkeys (Platyrrhini). Vol 1, Chicago and London: **University of Chicago Press**. 1977.

⁸ Nesta família, também faz parte uma espécie endêmica no Brasil muito conhecida, o mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*).

⁹ O objetivo desta subseção não é de fornecer ao leitor uma descrição completa e detalhada do sistema visual de saguis, pois isso está além do escopo deste trabalho, mas sim, de abordar algumas das semelhanças e diferenças do seu sistema em relação ao de outros primatas bem estudados.

transmitida para humanos foi identificada; d) a estrutura do seu cérebro é muito parecida com a de humanos; e) seu neocórtex é lissencefálico, *i.e.*, sem os complexos giros e sulcos, algo que permite o estudo de regiões corticais que em *Macaca* se mostram de difícil acesso (TOKUNO *et al.*, 2015).

A utilização do sagui comum como modelo animal não se restringe somente às áreas médica e biológica. A enorme quantidade de estudos sobre o sistema visual desses animais permitiu a desmistificação de muitos aspectos, os quais, de maneira geral, se assemelham muito com o do gênero *Macaca* e humanos (para uma revisão detalhada, ver SOLOMON & ROSA, 2014), tornando o sagui um modelo animal no estudo da neurociência da visão. Entretanto, assim como qualquer outro primata, o sagui apresenta determinadas características relacionadas ao seu cérebro e sistema visual que são diferentes dos demais. Por exemplo, uma notável diferença entre saguis, humanos e *Macaca* é a maior densidade de cones na periferia da retina de saguis (TROILO *et al.*, 1993). Apesar dessa diferença, ainda não se sabe o impacto disso na sua acuidade visual periférica. Ao contrário dos *Macaca* e humanos, os quais apresentam visão tricromática, somente saguis fêmea apresentam os três tipos de cone. Saguis macho, assim como a maioria dos mamíferos, apresentam apenas dois tipos, sendo, portanto, dicromáticos. A organização funcional do Núcleo Geniculado Lateral (NGL) dos saguis também se assemelha muito com a de humanos e *Macaca*. Uma notável diferença, contudo, é que as camadas koniocelulares são mais definidas em saguis. Visto que muito pouco se sabe sobre as camadas koniocelulares, o estudo destas em saguis poderia acarretar em importantes achados na área (MITCHELL & LEOPOLD, 2015).

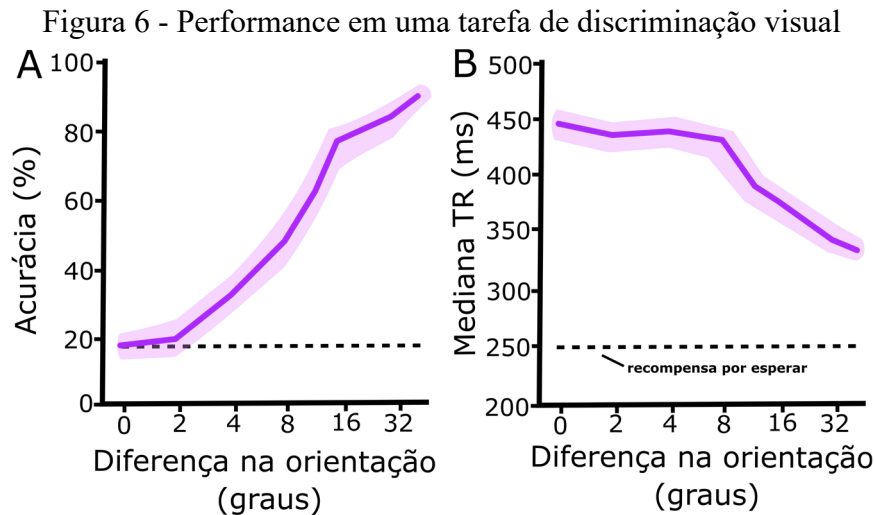
Áreas primárias e intermediárias do córtex visual, principalmente a área V1, têm sido amplamente estudadas em saguis, as quais apresentam muitos aspectos semelhantes com os dos *Macaca* (para uma revisão, ver SOLOMON & ROSA, 2014). Apesar de se saber bem menos sobre áreas de nível superior, alguns estudos já verificaram que o Córtex Temporal Inferior (TI) responde bem para objetos complexos e para faces, resultados esses que também são vistos em humanos e *Macaca* (HUNG *et al.*, 2015a; HUNG *et al.*, 2015b). Por fim, áreas oculomotoras corticais e subcorticais encontradas em saguis são homólogas às dos *Macaca* (MITCHELL & LEOPOLD, 2015).

Em 2014, Mitchell e colegas analisaram o comportamento visual de saguis em relação a de *Macaca* quando apresentados a imagens de cenas naturais. Foi verificado que saguis, assim como humanos e *Macaca* utilizam de movimentos sacádicos para trazer regiões de interesse da cena visual para a fóvea. Alguns outros aspectos similares com *Macaca* foram encontrados, tais como a duração do intervalo entre sacadas e a duração da fixação dos olhos

em regiões de interesse. Também foram encontradas algumas diferenças, as quais são de igual interesse. Uma delas está relacionada com a amplitude das sacadas. A média da amplitude das sacadas de saguis foi consideravelmente menor do que a de *Macaca*. Apesar disso, as sacadas realizadas por saguis desviaram mais do que 10 graus da posição da cabeça, se adequando à amplitude necessária em muitos dos estudos que envolvem processamento visual e movimentos oculares. Outra diferença encontrada está relacionada com a orientação encoberta e manifesta em direção às faces apresentadas nas imagens. Os autores perceberam que os *Macaca* evitavam olhar diretamente para as faces, algo refletido no menor número de sacadas e menor duração destas em direção às faces. Uma possível explicação é de que *Macaca* apresenta uma regra social muito rígida em relação a olhar para outros indivíduos do grupo. Olhar diretamente nos olhos de outro indivíduo pode ser considerado como um desafio ou até mesmo uma ameaça, principalmente se for em direção ao animal dominante (CHANCE, 1967). Por consequência, é muito comum que eles utilizem da orientação atencional encoberta para observar um indivíduo de uma hierarquia maior (MITCHELL & LEOPOLD, 2015). O fato de saguis trazerem inúmeras vezes a face presente nas imagens para o centro do campo visual indica que a aversão e a orientação encoberta, característica dos *Macaca*, não é tão presente no comportamento social dos saguis. Mitchell e Leopold (2015) também sugerem que isso pode estar relacionado com o menor tamanho do seu encéfalo e menor quantidade de projeções. Por consequência, isso afeta regiões pré-frontais, as quais são importantes no controle inibitório de respostas motoras manifestas e de orientação.

Ainda no estudo de 2014, Mitchell e colegas testaram a performance dos saguis em uma tarefa de fixação e de discriminação visual. Na tarefa de fixação, os saguis foram treinados a fixar os olhos em um ponto de fixação no centro da tela pelo maior tempo possível. Foi verificado que após 10-11 dias de treinamento, os animais já conseguiam manter a fixação por ~900 ms. Apesar desse tempo ser consideravelmente menor em relação ao tempo que *Macaca* consegue manter a fixação no mesmo período de treino (2-3s), ainda é o suficiente para, por exemplo, realizarem tarefas atencionais mais complexas e para mapear campos receptivos de áreas visuais de nível inferior (ver JENDRITZA *et al.*, 2021). Para a tarefa de discriminação, os animais deveriam fixar os olhos em um ponto de fixação no centro da tela por 200-400 ms, então seis gabores eram apresentados ao redor do ponto de fixação. Cinco gabores sempre eram apresentados no sentido horizontal (distratores), enquanto um era apresentado em diferente grau de orientação (alvo). Foram utilizados diferentes graus de orientação para o alvo. O animal deveria realizar uma sacada para o alvo assim que o ponto de fixação desaparecesse. Como resultado, verificou-se que os animais conseguiram discriminar

o alvo dos demais distratores, tendo um aumento na porcentagem de acerto, bem como uma diminuição no TR conforme a diferença no grau de orientação do alvo em relação aos distratores aumentava. A Figura 6 mostra a acurácia e o TR para um dos animais.



A) Acurácia na discriminação do alvo visual para o sagui P em função da diferença na orientação do alvo em relação aos distratores. A linha tracejada indica a porcentagem de acertos por acaso. B) Mediana do TR para o sagui P em função da diferença na orientação do alvo em relação aos distratores.

Fonte: adaptado de Mitchell *et al.*, 2014.

Os resultados descritos acima demonstram claramente que saguis são capazes de realizar tarefas atencionais simples e até mesmo de nível mais complexo, como a de discriminação visual (ver também MACLEAN *et al.*, 2001). Mais impressionante, é que as capacidades cognitivas dos saguis não se restringem à discriminação de objetos visuais. Esses animais já mostraram que são capazes de realizar inúmeras outras tarefas cognitivas tão complexas quanto as atencionais, como tarefas de memória operacional (SPINELLI *et al.*, 2004) e de utilização de ferramentas para alcançar alimentos (YAMAZAKI *et al.*, 2011). Apesar desses estudos mostrarem que as capacidades cognitivas desse primata se assemelham muito com a de humanos e *Macaca*, para que o sagui comum se torne um modelo animal na área, é preciso testar suas capacidades e limitações em tarefas atencionais que exijam diferentes comportamentos do animal. Em outras palavras, seria errôneo afirmar que o comportamento atencional dos saguis se assemelha com o dos primatas bem estudados só com base em estudos atencionais de discriminação visual.

O sagui comum também é utilizado como modelo animal na neurociência da audição, por apresentar aspectos comportamentais, anatômicos e fisiológicos parecidos com o de humanos (KURIHARA *et al.*, 2019; WANG, 2013). Por fim, também já é sabido que saguis,

quando bem recompensados, respondem bem à apresentação de estímulos sonoros em condições laboratoriais (REMINGTON *et al.*, 2012).

Com base em todos os estudos mencionados nesta subseção, é evidente que saguis apresentam muitos aspectos do seu sistema visual e auditivo, bem como de suas capacidades cognitivas semelhantes às de humanos e *Macaca*. Portanto, parece razoável supor que estímulos sonoros sejam capazes de facilitar a detecção de objetos apresentados no campo visual do sagui comum. Para testar essa hipótese, os animais foram expostos a uma tarefa atencional de detecção, com pista sonora periférica e alvo visual, a qual apresenta resultados comportamentais em humanos bem descritos na literatura (ver subseção 3.1).

3.5 Objetivo Geral

O objetivo geral deste estudo foi verificar a viabilidade do sagui comum (*Callithrix jacchus*) como modelo animal em tarefas comportamentais que testem suas capacidades e limitações cognitivas. Ainda há poucos estudos atencionais que tenham testado as habilidades do sagui, e nenhum estudo que tenha utilizado de uma tarefa atencional multissensorial. Portanto, testar sua viabilidade como modelo animal utilizando dessa tarefa, pode contribuir para a consolidação do sagui na área.

3.5.1 Objetivo específico

Verificar a eficiência de pistas sonoras periféricas preditivas na orientação atencional de saguis para estímulos visuais.

3.6 Materiais e métodos

O experimento com os animais foi aprovado pelo órgão governamental responsável (Regierungspräsidium Darmstadt), em concordância com a lei Alemã para a proteção de animais e “*European Union’s Directive 2010/63/EU*”.

3.6.1 Sujeitos experimentais

Para este estudo, quatro saguis (*Callithrix jacchus*) adultos machos foram testados. Cada animal realizou o seguinte número de tentativas: Macaco D: 10077 tentativas (em 44 sessões), Macaco U: 8012 tentativas (em 26 sessões), Macaco E: 3409 tentativas (em 44 sessões), Macaco X: 7810 tentativas (em 27 sessões). Os animais foram alojados em grupos de dois ou três. A área de alojamento foi mantida em uma temperatura de 23-28 °C, com um

nível de umidade de 40-70%. O ciclo claro-escuro foi de 12h/12h, com a troca ocorrendo às 06:00/18:00 h.

3.6.2 Cronograma de alimentação e recompensa

Os animais foram alimentados em suas gaiolas com ração, nozes, frutas frescas e vegetais. Os animais estavam em uma programação alimentar leve e o acesso a água foi *ad libitum*. Os alimentos eram removidos da gaiola depois das 17:00 h, e então eles iam para as sessões de treino/registro no dia seguinte entre às 10:00 e 14:00 h. Não foram observadas grandes mudanças no peso corporal dos animais devido ao treino. A recompensa durante a tarefa experimental foi uma solução viscosa de resina arábica (*gum arabic powder*, Willy Benecke, Alemanha), aplicada com o auxílio de uma seringa (AL-1000HP, WPI, USA), tendo sua liberação controlada por um circuito personalizado baseado em Arduino. A quantidade de recompensa liberada foi entre 0.05-0.09 ml por tentativa, sendo manualmente ajustada de acordo com a performance do animal.

3.6.3 Aparato experimental

A apresentação dos estímulos foi controlada pela *toolbox* personalizada ARCADE (<https://github.com/esi-neuroscience/ARCADE>), baseada em MATLAB (*Mathworks*, USA) e C++. Os estímulos foram apresentados em um monitor TFT (*SyncMaster 2233RZ*, Samsung, Coreia do Sul) em uma taxa de atualização de 120 Hz. Uma correção gama foi feita no monitor, sendo o mesmo colocado a uma distância de 45 cm na frente do animal. Os sujeitos realizaram a tarefa em um cômodo pouco iluminado. Um fotodiodo foi colocado no canto superior esquerdo do monitor com o intuito de determinar o momento exato do início dos estímulos. O olho esquerdo dos animais foi registrado a uma taxa amostral de 1kHz com um sistema de *Eye Tracker* comercial (*Eyelink 1000*, SR research, Canadá). A pupila e o reflexo da córnea foram registrados sob iluminação externa com luz infravermelha. Lentes de 25 mm/F1.4 foram utilizadas a uma distância de 28 cm dos olhos do animal.

Para coletar os dados necessários para o experimento, é preciso que o *eye tracker* saiba a posição exata do olho que está sendo registrado, bem como o momento exato em que ocorreu uma sacada. Para isso, o sistema utiliza a posição da pupila e o reflexo da córnea. Quando ocorre um movimento ocular, a posição da pupila muda, enquanto a posição do reflexo da córnea continua a mesma. A câmera utilizada no sistema de *eye tracker* tira 2000 fotos por segundo da posição da pupila e do reflexo da córnea. Então, a todo o momento, os dados registrados pela câmera são enviados para o computador que está controlando a

apresentação dos respectivos estímulos. É com base nesses dados que é possível saber o momento exato do movimento ocular, bem como a posição exata dos olhos. (para mais detalhes sobre o funcionamento do sistema de *eye tracker* utilizado, ver SRRESEARCH, 2020). O TR foi registrado com base nesses dados.

3.6.4 Estímulos e Tarefa Experimental

Cada sessão começou com um procedimento de calibração do *eye tracker*. A calibração foi realizada utilizando um ponto de fixação mostrado na tela, o qual consistiu de dois Gaussianos sobrepostos (um exibido no fundo e colorido em verde, com um tamanho de 0.15 graus de desvio-padrão, o outro exibido em cor preta com um tamanho de 0.05 graus de desvio-padrão).

Ainda durante o processo de calibração do *eye tracker*, os sujeitos experimentais foram requeridos a fixar os olhos no ponto de fixação por 150-300 ms, sendo apresentado nesse intervalo de tempo um pequeno estímulo gaussiano preto (desvio-padrão de 0.08 graus) em uma das nove possíveis posições de calibração: 0/0, -300/-150, -300/0, -300/150, 0/150, 300/150, 300/0, 300/-150, 0/-150 pixels, referenciadas a partir do centro do monitor. Após o animal fazer uma sacada correta para esse estímulo alvo (alcançando uma janela de 3-4 graus ao redor do alvo, dentro de 50-800 ms após o início do alvo) e após 100 ms de fixação no alvo, uma foto do rosto de um sagui era apresentada e o animal era recompensado (Figura 7A).

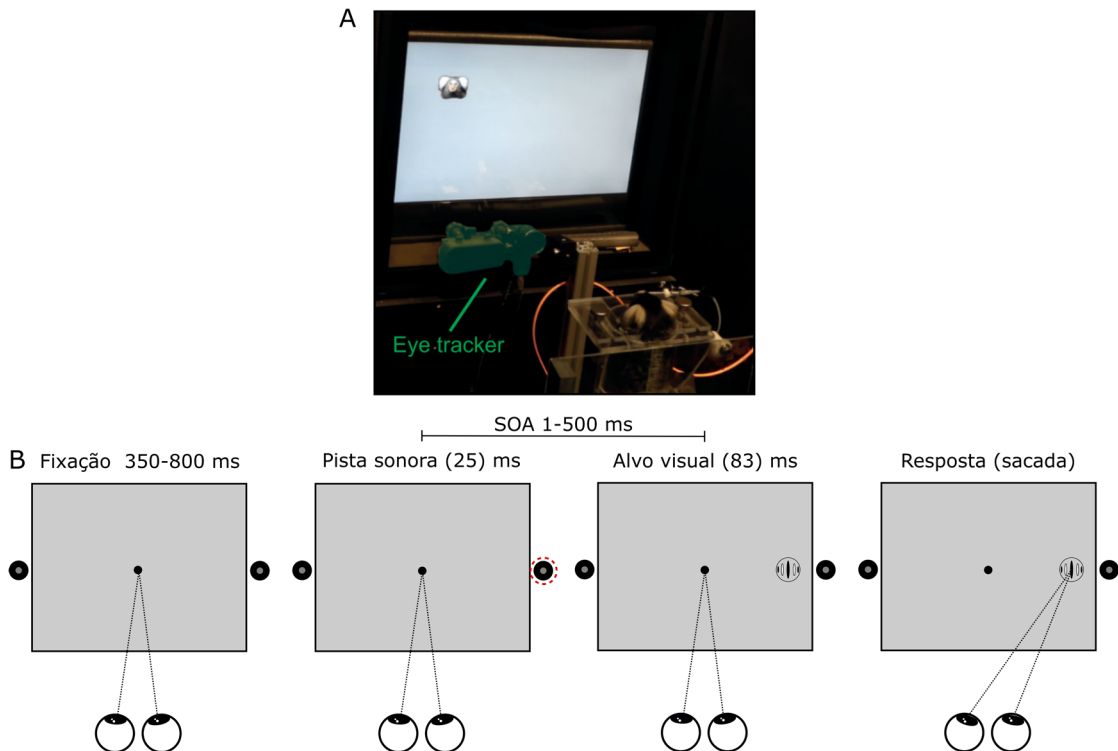
Como visto no início deste capítulo, uma das maneiras de estudar aspectos envolvidos na relação entre estímulos sonoros como fonte de engajamento atencional e percepção visual é através de tarefas atencionais. Uma das tarefas comumente utilizadas envolve a detecção de alvos visuais pelo sujeito experimental, os quais são apresentados no lado esquerdo ou direito da tela. Previamente ao aparecimento do alvo, ocorre a apresentação de uma pista sonora em um dos lados do ponto de fixação, podendo esta indicar corretamente (pista válida) ou incorretamente a sua posição (pista inválida; SPENCE & DRIVER, 1997; VROOMEN & GELDER, 2000). Foi visto também que os resultados comportamentais típicos dessa tarefa podem variar a depender da preditividade da pista. Se esta for preditiva, o TR dos animais, isto é, o tempo entre o início da apresentação do alvo visual e o início da resposta do animal (sacada em direção ao alvo) vai ser menor quando este for precedido de uma pista válida em relação a uma inválida. Ainda, a acurácia, isto é, a percentagem de acertos do animal, também é maior na condição de pista válida em relação à inválida. Se a pista não for preditiva, tais efeitos de facilitação se invertem em SOAs mais longos. Neste estudo, somente pistas

preditivas foram utilizadas, as quais indicavam a posição correta do alvo em 80% e a posição incorreta em apenas 20% das vezes.

O alvo visual utilizado na tarefa consistiu de um pequeno gabor (desvio-padrão de 0.3 graus em tamanho, com orientação randômica e 1.5 ciclos/grau de frequência espacial), o qual foi apresentado em uma das duas possíveis localizações da tela (esquerda ou direita do meridiano horizontal, com 16.14 graus de excentricidade). Além disso, com o intuito de verificarmos a performance do animal em uma situação de fácil e difícil detecção, o alvo poderia ser apresentado com contraste em 100% (condição fácil) ou com diferentes contrastes abaixo de 100% (condição difícil).

A tarefa experimental ocorreu da seguinte maneira: a) os animais tiveram que fixar os olhos em um ponto de fixação no centro da tela por 350-800 ms. b) Após esse período, a pista sonora era apresentada por 25 ms no lado esquerdo ou direito do monitor. c) Depois de um SOA de 1-500 ms, o alvo era apresentado por 83 ms em um dos lados da tela. d) Assim que o animal detectasse o alvo, ele deveria realizar uma sacada em sua direção o mais rápido e acurado possível (Figura 7B).

Figura 7 – Tarefa experimental



Calibração do *eye tracker*. Na imagem apresentada, o sagui fez uma sacada correta para o alvo.

Fonte: Jendritza *et al.*, 2020.

Tarefa experimental utilizada para testar a performance dos saguis.

Fonte: Ilustração criada pelo autor.

Para evitar que os animais antecipassem as respostas, em 20% das tentativas, nenhum alvo foi apresentado (condição referida como “*Catch trials*”). As tentativas foram consideradas como acertos se o animal realizou uma sacada (orientação manifesta) para o alvo dentro de 500 ms do início de sua apresentação. Sacadas feitas dentro de 50 ms após a apresentação do alvo foram consideradas respostas antecipadas e os animais não foram recompensados. Sempre que o animal realizava uma sacada correta para o alvo, uma foto do rosto de um sagui era apresentada e o animal era recompensado. A quantidade de recompensa foi de 0.05-0.09 ml por tentativa, sendo manualmente ajustada de acordo com a performance do animal. Os animais foram recompensados com uma pequena recompensa (0.0025 ml) quando eles perderam o alvo, mas mantiveram a fixação dos olhos no centro da tela até o final da tentativa.

3.6.5 Análise dos dados

No presente estudo, há uma única variável independente (Atenção) com as seguintes variáveis dependentes: TR, acurácia, alarme falso, rejeição correta e omissão.

O principal efeito de interesse deste estudo está na diferença na performance dos animais em relação à condição de pista válida e inválida. Para analisar essa diferença na performance dos animais entre as duas condições, utilizamos a estatística não paramétrica. Ao contrário da estatística paramétrica, os testes não paramétricos são extremamente gerais. Isso se deve ao fato de que eles não exigem determinada distribuição dos dados, ou seja, eles podem apresentar distribuição normal ou não. Ainda, testes não paramétricos permitem que seja usado de qualquer teste estatístico (MARIS & OOSTENVELD, 2007). Existem dois testes não paramétricos, o de randomização e o de permutação. Os cálculos utilizados e os resultados advindos de ambos os testes são muito similares. A principal diferença é que enquanto o teste de randomização deve ser aplicado durante a coleta dos dados, o de permutação é aplicado durante a análise (NICHOLS & HOLMES, 2002). Neste estudo, o teste de permutação foi utilizado.

A realização do teste de permutação ocorre da seguinte maneira:

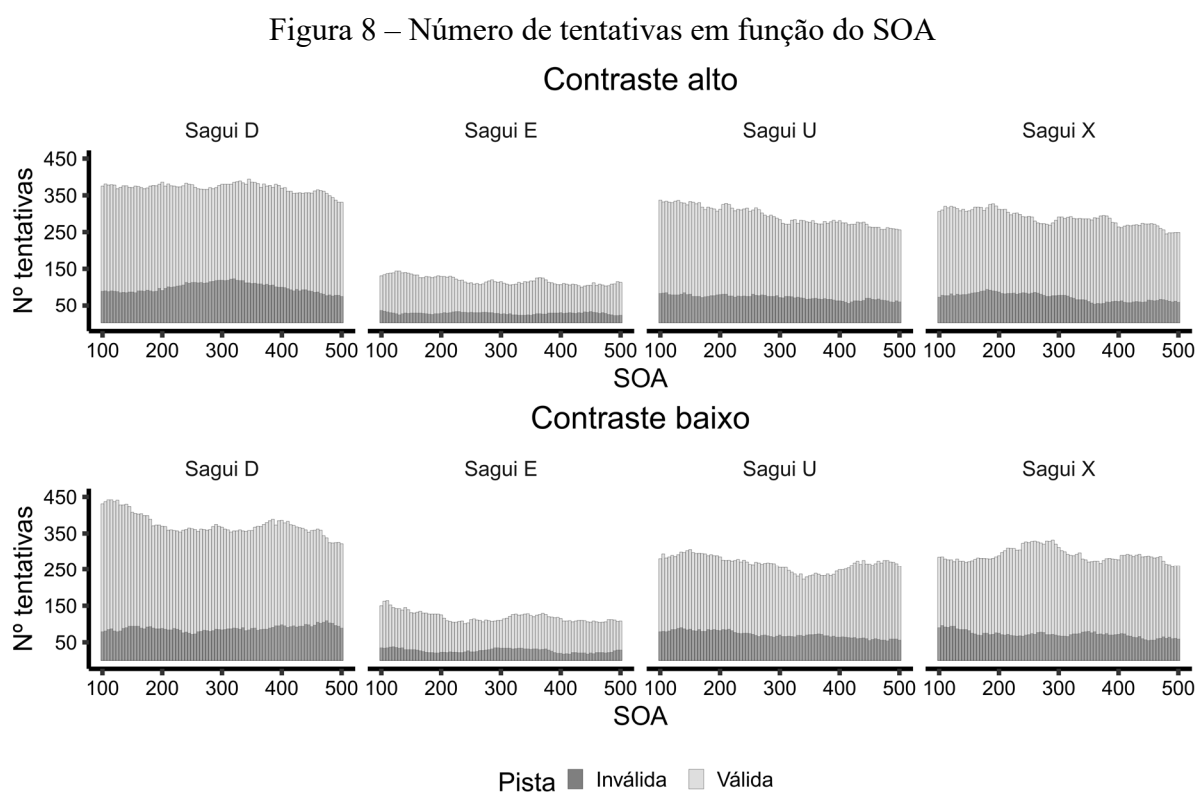
- a) juntar os dados coletados das duas condições experimentais em um único conjunto de dados. No caso do presente estudo, ocorreu a junção dos dados da condição de pista válida e inválida;
- b) randomizar os dados desse conjunto. Então, de maneira aleatória, são criados dois conjuntos de dados, cada um contendo o mesmo número de observações que os

- conjuntos prévios continham antes de serem misturados;
- c) aplicar um teste estatístico nesses conjuntos de dados aleatorizados;
 - d) repetir a etapa 2 e 3 várias vezes (neste estudo, repetimos mil vezes) e então armazenar todos os resultados do teste estatístico em uma variável “X”;
 - e) calcular o valor de p. O primeiro passo é transformar todos os mil testes feitos no seu valor absoluto. Então, retirar todos aqueles que tiverem resultado maior do que o teste estatístico feito sem permutação (utilizar do valor absoluto) e adicioná-los em uma variável “Y”. Após isso, basta utilizar a seguinte equação para achar o valor de p: $\text{Valor P} = Y / X$. Visto que o valor de p é originado a partir de dados permutados, o denominamos de “p permutado” (para mais detalhes, ver MARIS & OOSTENVELD, 2007).

Em vários campos da neurociência, é comum encontrar a análise dos dados em relação a determinado intervalo de tempo de maneira estática, isto é, as análises são feitas nos dados contidos nesses intervalos de tempo pré-definidos. Um problema dessa abordagem, é que muitos processos neurais ocorrem em diferentes escalas de tempo. Logo, se o pesquisador não sabe exatamente em quais intervalos determinados processos e fenômenos são encontrados, eles podem não serem vistos simplesmente porque não houve interação dos dados analisados entre cada intervalo de tempo. Uma maneira simples de contornar esse problema e, por consequência, evitar perder qualquer dado significativo que poderia estar escondido entre os SOAs, é utilizar a abordagem de *sliding window*. Nessa abordagem, é preciso analisar os dados contidos em determinada janela de tempo. Então, essa janela deve ser movida para frente no tempo, de maneira que os dados analisados nela contenham parte dos dados analisados na janela anterior (CHU, 1995; O’NEILL *et al.*, 2018).

Neste estudo, a janela de tempo escolhida foi de 100 ms, em passos de 5 ms. Colocando de outra maneira, a abordagem ficou da seguinte forma: 0-100 ms, 5-105 ms, 10-110 ms e assim por diante. Ao todo, 81 SOAs foram criados. Apesar dessa abordagem resolver alguns problemas, ainda há muita discussão sobre quais critérios o pesquisador deve utilizar para definir o tamanho das janelas (para mais detalhes, ver LIUZZI *et al.*, 2019; O’NEILL *et al.*, 2018). Como critério, foi utilizado a quantidade de tentativas por SOA. Ou seja, para evitar que em alguns SOAs a quantidade de tentativas não fosse o suficiente para aplicar o teste estatístico, todos os SOAs são de 100 ms. Apesar do número de tentativas realizada por cada animal ser relativamente alto, por ter sido utilizada da abordagem de *sliding window* e os dados terem sido filtrados antes da análise, o número de tentativas para

cada SOA diminuiu drasticamente. A Figura 8 mostra a quantidade de tentativas para cada animal ao longo do SOA, para a condição de pista válida e inválida, bem como para a condição de alvo em alto e baixo contraste. Perceba que das tentativas mostradas em cada barra na Figura 8, nem todas são utilizadas para cada variável dependente, logo, o número de tentativas para essas variáveis é menor do que o mostrado. Portanto, para evitar que o pequeno número de tentativas influenciasse negativamente na análise, analisamos os dados dos quatro animais de maneira conjunta.



Cada histograma mostra o número de tentativas para cada um dos 81 SOAs.

Fonte: Dados do atual estudo.

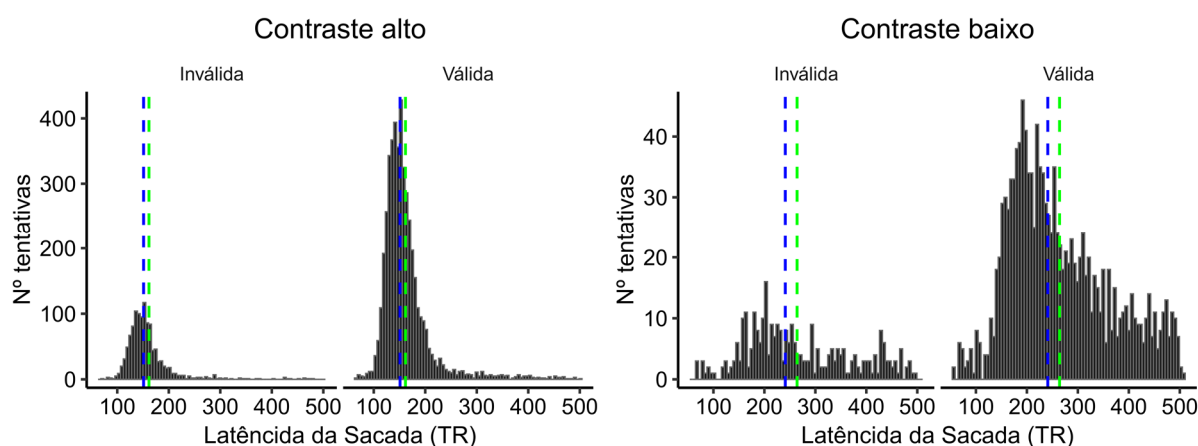
Análise do TR: Utilizamos o Teste *T-Student* para analisar a diferença nas médias entre as condições de pista válida e inválida. Visto que esses dados não apresentavam distribuição normal (Figura 9), os dados foram normalizados utilizando a função log (RUFF *et al.*, 1998).

Análise da performance de detecção: São quatro as medidas que informam sobre a performance de detecção do animal. São elas: acurácia, rejeição correta, alarme falso e omissão. Todas essas medidas foram calculadas em proporção e transformadas em porcentagem para exibir os resultados. A acurácia e a rejeição correta são dois tipos de acertos. Enquanto a acurácia mostra a proporção de vezes em que o animal realizou uma sacada para o alvo visual, a rejeição correta mostra a proporção de vezes em que o animal não

realizou a sacada quando nenhum alvo foi apresentado. As medidas de alarme falso e omissão são dois tipos de erro. Enquanto o alarme falso mostra a proporção de vezes em que o animal realizou uma sacada quando nenhum alvo foi apresentado, na omissão o alvo é apresentado, mas o animal não realiza a sacada.

A análise dos dados foi feita com a utilização do Software RStudio – versão 4.0.2.

Figura 9 – Distribuição das tentativas de TR para alvo visual em alto e baixo contraste



No lado esquerdo é mostrado o número de tentativas em relação à latência da sacada (TR) para a condição de pista inválida e válida com alvo visual em alto contraste. No lado direito é mostrado na condição de alvo visual em baixo contraste.

Fonte: Dados do atual estudo.

3.7 Resultados

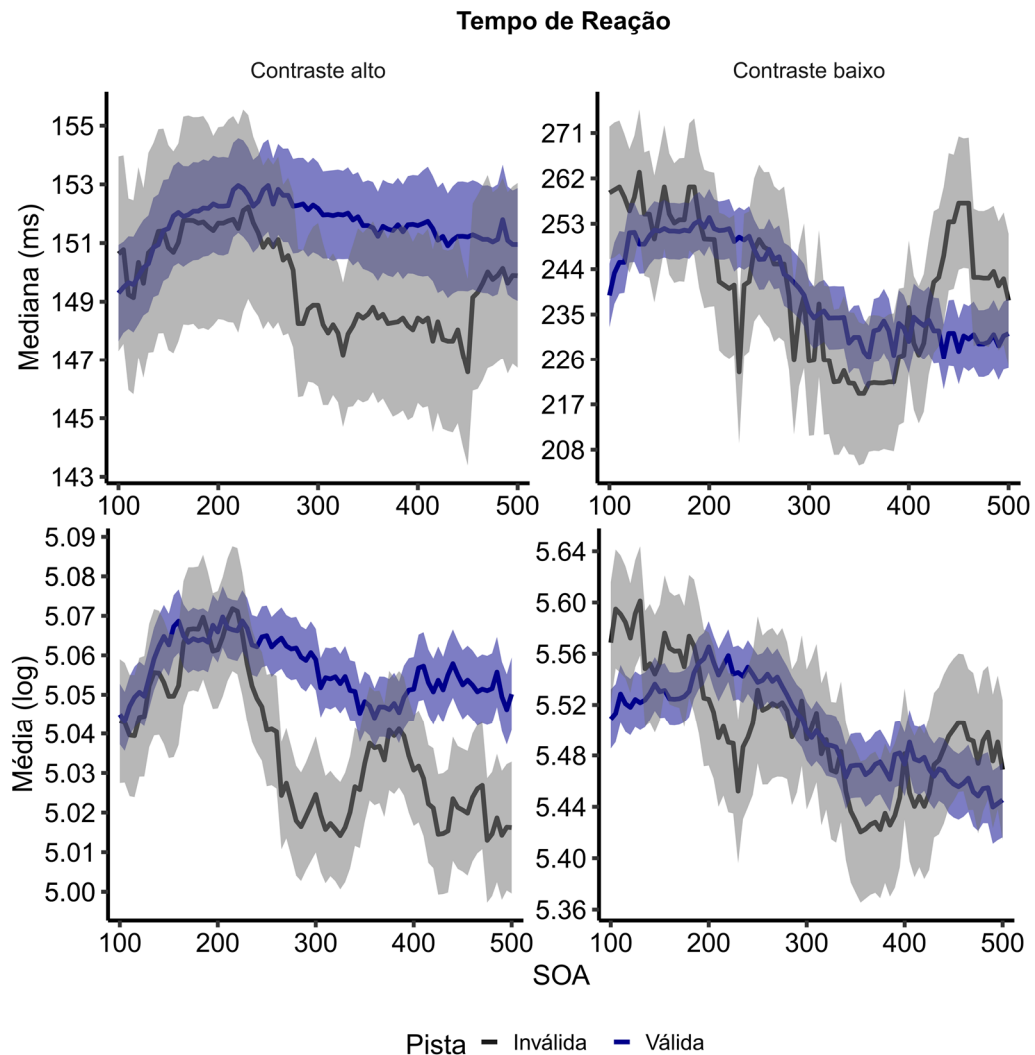
Conforme descrito na subseção de materiais e métodos, devido ao pequeno tamanho amostral, a análise dos dados dos quatro animais foi realizada em conjunto. Primeiro serão apresentados os dados de tempo de reação, e na segunda subseção, de performance na detecção dos estímulos.

3.7.1 Tempo de Reação

Antes da análise, os dados foram normalizados utilizando a função log. Como descrito na subseção de materiais e métodos, foi aplicada a abordagem de *sliding window*, com janelas de 100 ms em passos de 5 ms - sendo criados 81 SOAs. Então, os dados foram submetidos à análise de permutação, com o objetivo de identificar qualquer diferença significativa entre a condição de pista válida e inválida para cada um dos SOAs criados. A análise dos dados ainda foi dividida entre condição de alvo visual em alto e baixo contraste. A Figura 10 mostra os resultados do Tempo de Reação. Para facilitar a interpretação dos resultados, os dados não

normalizados (medianas) também são apresentados (Figura 10AB). Ao contrário do esperado, a análise de permutação, com a utilização do teste t, não revelou nenhuma diferença significativa no TR entre a condição de pista válida e inválida com alvo visual em alto (ps permutados ≥ 0.388) e baixo contraste (ps permutados = 1).

Figura 10 – Tempo de Reação com alvo visual em alto e baixo contraste



Parte superior: São apresentadas as medianas do TR para os SOAs de 100-500 ms.

Parte inferior: São apresentadas as médias do TR para os SOAs de 100-500 ms.

As linhas escuras em cinza e azul representam a mediana/média do TR para a condição de pista inválida e válida, respectivamente. As sombras ao redor das linhas representam o erro-padrão.

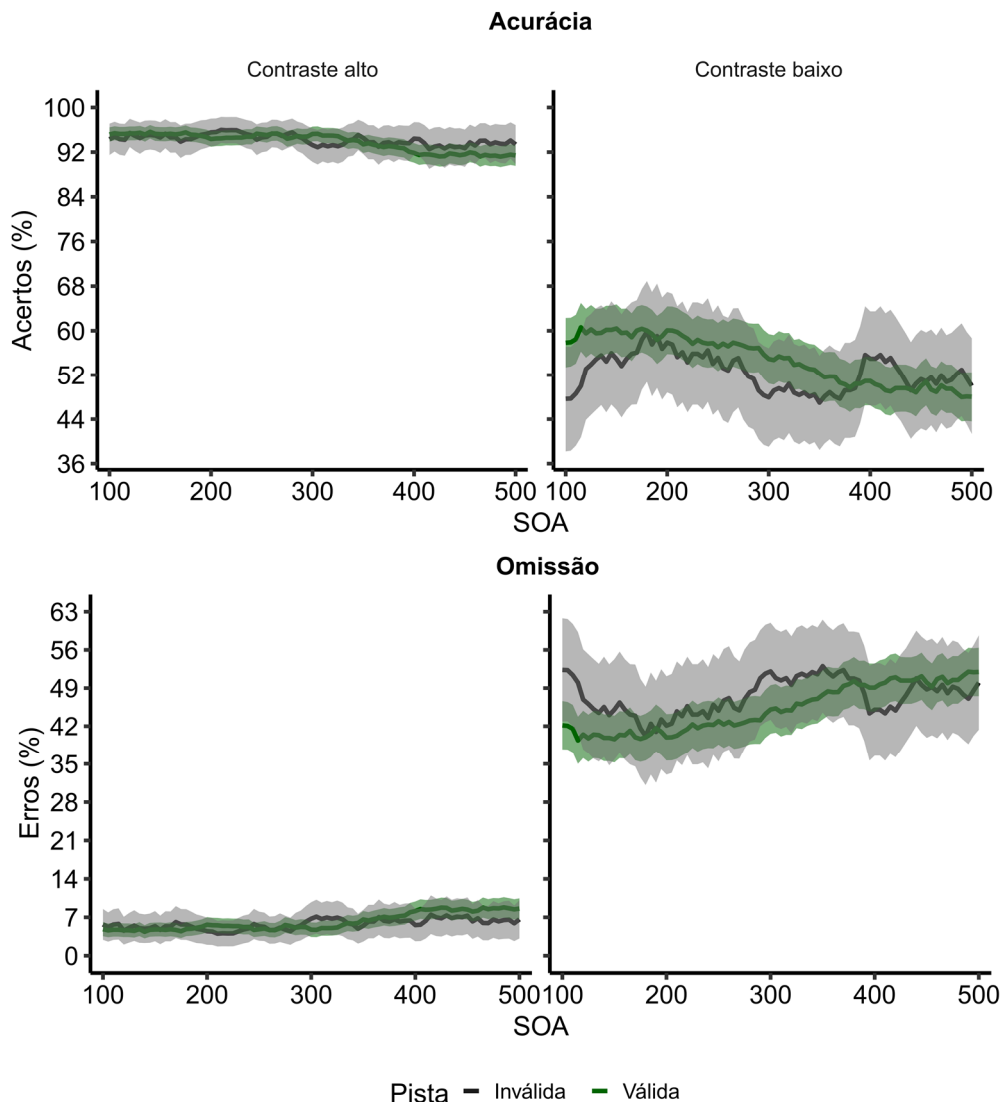
Fonte: Dados experimentais do presente projeto.

3.7.2 Performance de detecção

Nesta subseção, serão apresentados os resultados referentes à performance de detecção dos saguis. Primeiro foi realizada uma análise da probabilidade de detecção dos alvos (*i.e.*, *hit rates*) (Figura 11AB). Essa análise foi realizada tanto nas condições de contraste alto e baixo,

apesar de qualquer resultado ser esperado apenas na condição de baixo contraste devido ao *efeito de teto* na de alto contraste. Assim como os resultados de TR, a análise de permutação, com a utilização do teste de proporção, não identificou diferença significativa entre as condições de pista válida e inválida para a condição de alvo visual em alto (ps permutados = 1) e baixo contraste (ps permutados ≥ 0.959). A análise de erros de omissão (Figura 11CD) não revelou nenhuma diferença significativa entre as condições de pista válida e inválida para a condição de alvo visual em alto (ps permutados = 1) e baixo contraste (ps permutados ≥ 0.954).

Figura 11 – Acurácia e Omissão com alvo visual em alto e baixo contraste



Parte superior: Percentagem de acertos de acurácia para os SOAs de 100-500 ms.

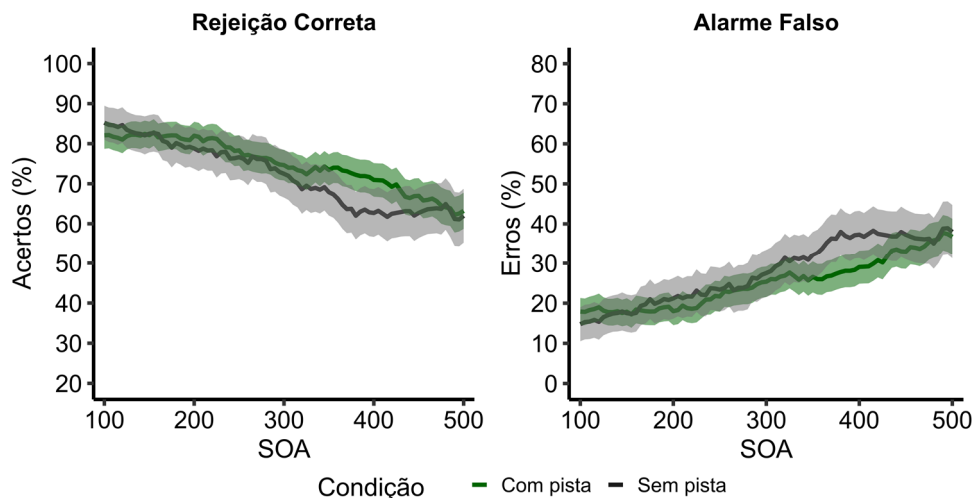
Parte inferior: Percentagem de erros de omissão para os SOAs de 100-500 ms.

As linhas escuras em cinza e verde representam a percentagem de acertos/erros para a condição de pista inválida e válida, respectivamente. As sombras ao redor das linhas representam o intervalo de confiança (nível de confiança de 95%).

Fonte: Dados experimentais do presente projeto.

Em 20% das tentativas, nenhum alvo era apresentado (*i.e.*, *catch trials*). Como não há alvos apresentados nessas tentativas, não foi possível investigar o efeito de validade das pistas, pois essas são determinadas pela relação entre a pista e a localização do alvo. Entretanto, é possível investigar acertos e erros dos animais ao comparar as respostas nas tentativas *catch* que foram precedidas por alguma pista *versus* quando nenhuma pista foi apresentada. Como descrito na subseção de materiais e métodos, um acerto nessas condições é chamado de rejeição correta, em que o animal precisa ficar com os olhos fixados no centro do ponto de fixação durante toda a tentativa. Já os erros são chamados de Alarmes Falsos, em que o animal executa uma sacada para o local dos alvos, mesmo sem eles serem apresentados. Os resultados desses tipos de resposta são apresentados na Figura 12. A análise de permutação não revelou nenhuma diferença significativa para rejeição correta (p s permutados ≥ 0.315) e alarme falso (p s permutados ≥ 0.321).

Figura 12 – Rejeição Correta e Alarme Falso com alvo visual em alto e baixo contraste



A) Percentagem de acertos de rejeição correta para os SOAs de 100-500 ms.

B) Percentagem de erros de alarme falso para os SOAs de 100-500 ms.

As linhas escuras em cinza e verde representam a percentagem de acertos/erros para a condição sem pista e com pista, respectivamente. As sombras ao redor das linhas representam o intervalo de confiança (nível de confiança de 95%).

Fonte: Dados experimentais do presente projeto.

3.8 Discussão

O principal objetivo deste estudo foi de verificar os efeitos de pistas sonoras periféricas na percepção visual do sagui comum. Nossa hipótese era de que tais pistas têm o poder de capturar a atenção dos sujeitos de maneira automática. Como consequência, isso facilitaria a detecção dos alvos visuais pelos sujeitos quando precedidos de pista válida, ao

passo que dificultaria a detecção quando precedido de pista inválida.

Em resumo, os resultados de TR mostraram que não houve diferença entre a resposta para alvos precedidos por pistas válidas e inválidas em nenhum dos contrastes de alvo. Os resultados acerca da performance de detecção também não apresentaram diferença significativa entre as condições de pista em nenhum dos contrastes de alvo. Apesar dos resultados serem nulos, muitos aspectos metodológicos podem ter influenciado nesse padrão de resultados. Portanto, a discussão desses aspectos pode evidenciar os principais fatores por trás desse padrão.

Poderia ser argumentado que um dos possíveis motivos de não ter sido verificado nenhum efeito significativo na performance dos animais entre a condição de pista válida e inválida seria porque a pista e o alvo não eram apresentados nos mesmos locais no espaço. Isto é, enquanto os alvos visuais eram apresentados a 16.14 graus à esquerda ou direita do ponto de fixação no monitor, os alto-falantes estavam posicionados *aos lados do monitor*.

Em 2006, Ho e colegas investigaram o efeito de pistas auditivas preditivas na atenção espacial de humanos em uma tarefa experimental que simulava um ambiente de trânsito. Neste estudo, a pista auditiva (som de buzina de carro) poderia aparecer em dois locais separados espacialmente, a qual indicava o provável local de aparecimento do alvo visual, o qual deveria ser discriminado. Tanto a pista sonora como o alvo visual foram apresentados no mesmo local do espaço. A pista sonora foi apresentada por 600 ms, enquanto o alvo visual foi apresentado por mais de 1s. Como resultado, verificou-se que a pista sonora, quando válida, facilitou significativamente a discriminação do alvo visual em relação à quando era inválida. Tal facilitação foi verificada através do menor TR, maior acurácia e baixa percentagem de alarme falso.

Spence e Driver (1997) estudaram os efeitos de pistas sonoras na percepção visual através de uma tarefa de localização desenvolvida por eles em 1994 (conhecida como paradigma ortogonal). Para a tarefa, os sujeitos humanos deveriam permanecer com os olhos fixados no centro da tela durante toda a tentativa. Então, após 400-500 ms, uma pista sonora periférica poderia aparecer em um dos lados do ponto de fixação, no centro do meridiano horizontal. Em seguida, um alvo visual era apresentado em um dos lados. Contudo, apesar do alvo visual sempre aparecer na esquerda ou direita, o mesmo poderia estar acima ou abaixo do meridiano horizontal. Então, a tarefa dos sujeitos era responder apertando um botão se o alvo aparecesse na parte superior e outro se fosse na parte inferior da tela. Os resultados mostraram uma diferença estatisticamente significativa no TR entre condição de pista válida e inválida, com o TR sendo menor para alvos precedidos de pistas válidas. Tal efeito só foi significativo

nos SOAs curtos.

Utilizando a mesma tarefa criada por Spence e Driver (1994), Koelewijn, Bronkhorst e Theeuwes (2009) realizam um estudo atencional em humanos. Entretanto, neste estudo a tarefa foi apresentada na tela de um computador, com os alvos sendo exibidos no monitor, enquanto a pista, vinda do alto-falante, sendo apresentada em cada lado do monitor. A pista auditiva não era preditiva quanto à localização do alvo visual. Somente um SOA de 200 ms foi utilizado, logo, era esperado verificar um efeito de facilitação após a apresentação de pistas válidas. Como esperado, a diferença nos TR entre as duas condições de pista foi estatisticamente significativa, com o TR dos sujeitos sendo menor quando o alvo era precedido de pista válida do que inválida.

Estudos atencionais que utilizaram de tarefas de discriminação visual também apresentam resultados similares. Em 1999, Dufour, com o intuito de verificar se pistas sonoras têm o poder de capturar a atenção de humanos, realizou uma tarefa experimental de discriminação. Segundo o autor, apesar de inúmeros estudos já terem mostrado a eficiência de estímulos sonoros na percepção visual, a maioria utilizou de tarefas de detecção. Para a tarefa, o sujeito deveria fixar os olhos no centro da tela de um computador. Então, após determinado período, uma pista sonora periférica não preditiva, poderia aparecer no lado esquerdo ou direito do ponto de fixação. Entretanto, ao contrário dos estudos de localização citados acima, os alto-falantes que apresentavam a pista sonora estavam posicionados abaixo do monitor. A pista era apresentada por 100 ms, e após 40 ms de apresentação (SOA), o alvo visual, bem como os distratores eram apresentados na tela, os quais permaneciam por 120 ms. O alvo visual, bem como os quatro distratores eram representados pela letra “T”, os quais poderiam aparecer no mesmo lado ou no oposto ao indicado pela pista. Ainda, sua apresentação sempre ocorria na parte superior do meridiano horizontal, isto é, acima do ponto de fixação. A tarefa do sujeito era de discriminar a orientação do alvo visual, o qual era apresentado simultaneamente com os quatro distratores ao seu redor, em diferentes ângulos de orientação. Como esperado, a acurácia de discriminação do alvo foi significativamente maior quando este era precedido de uma pista sonora válida do que inválida.

Nos estudos supracitados, a pista sonora afetou a performance dos sujeitos, seja através de uma tarefa de localização, discriminação ou detecção. Mais importante, com exceção do estudo de Ho e colegas (2006), a posição espacial de apresentação da pista e alvo nos demais estudos era incongruente. Ainda, note que no estudo de Koelewijn e colegas (2009) a posição da pista sonora é muito parecida com a da tarefa experimental deste estudo. Portanto, parece pouco provável que a localização incongruente dos dois estímulos, bem

como o tipo de tarefa utilizada no nosso estudo tenham sido fatores chave no padrão dos resultados encontrados. Apesar disso, é importante que essa hipótese não seja descartada, pois uma importante diferença dos estudos citados em relação a este, está no modelo animal utilizado. Logo, é possível que características específicas do sagui comum (auditivas, visuais, atencionais e/ou oculomotoras) estejam por trás dos resultados encontrados.

Outra hipótese que poderia explicar o padrão de resultados adquiridos é a falta de motivação dos animais durante a realização da tarefa. A motivação é um fator muito importante para que eles não só realizem a tarefa, mas que a façam de maneira correta. São inúmeros os fatores que podem influenciar positivamente e/ou negativamente na motivação dos animais. Algumas medidas podem e foram feitas para possibilitar que os saguis se sentissem motivados em realizarem a tarefa. Por exemplo, os animais eram recompensados com uma solução de resina arábica a cada vez que faziam uma sacada certa para o alvo, bem como quando cometiam o erro de omissão, mas mantinham os olhos fixados no ponto de fixação até o final da tentativa (contudo, com menor quantidade de recompensa). Ainda, eles tiveram uma dieta alimentar leve e variada (ver materiais e métodos para mais detalhes). Enquanto os alimentos eram retirados todos os dias ao final da tarde, o acesso à água era *ad libitum*. Como os resultados mostram, a pista sonora não foi eficiente para causar os efeitos de facilitação e inibição na performance na condição de pista válida e inválida, respectivamente. Logo, é razoável pensar que os animais não se sentiram tão motivados em realizar a tarefa.

No estudo de Mitchell e colegas (2014), foi verificado que os dois saguis que participaram do experimento necessitavam de diferentes recompensas para terem a motivação necessária para realizarem as tarefas. Enquanto um realizava as tarefas de fixação e discriminação visual na fase de treino tendo como recompensa uma solução de pequenos pedaços de *marshmallow* misturados em água morna, o outro sujeito experimental não estava aprendendo a realizar nenhuma das tarefas, bem como fazia consideravelmente menos tentativas em relação ao primeiro sujeito. Os animais não tiveram restrição alimentar nem de água antes de irem para as sessões de treino. Os pesquisadores então mudaram a recompensa do segundo sagui para uma solução líquida de *Nesquik* de morango. Após essa mudança, esse sagui passou a realizar quase tantas tentativas por sessão quanto o primeiro sagui. A fim de verificarem se a performance e o número de tentativas desse sagui poderiam ficar mais próximas do primeiro, eles restringiram por uma semana o acesso à comida do segundo sagui antes de realizar as tarefas. Essa medida também contribuiu consideravelmente na performance do animal.

Recentemente, Kell e colegas (2020) verificaram diferenças significativas na

performance dos saguis ao fazerem manipulações parecidas com as descritas acima. Antes de realizarem os experimentos principais, experimentos pilotos foram realizados para verificar esses aspectos. No experimento piloto, os saguis foram treinados a realizar uma tarefa visual de discriminação de objetos. Dois grupos experimentais foram criados, um com acesso ilimitado a água e outro com acesso limitado. Como resultado, foi verificado que o segundo grupo realizou 10 vezes mais tentativas, teve uma performance na tarefa consideravelmente maior e o peso dos animais não diferiu significativamente do primeiro grupo. Além disso, o acesso à comida era restrito, assim como no presente estudo. A recompensa utilizada foi leite condensado para todos os animais.

Em um estudo realizado por Jendritzka e colegas (2021), as mesmas restrições e tipo de recompensa utilizadas no presente trabalho foram utilizadas por eles. Apesar dos animais terem realizado as tarefas, o número de tentativas realizadas pelos animais foi baixo, ocorrendo, inclusive, a exclusão de dados de um dos saguis na análise por ter apresentado um número de tentativas muito inferior aos demais animais.

Como bem salientado por Kell e colegas (2020), o sagui comum por muito tempo foi visto como um primata inferior aos grandes macacos, sendo considerado, inclusive, muito frágil para ter tratamento parecido com o do macaco rhesus. Por exemplo, enquanto o acesso restrito à água é comum em experimentos com o macaco rhesus, com saguis tal restrição não ocorre. Inclusive, no estudo de Mitchell e colegas (2014), não houve nem restrição alimentar. Contudo, como mostrado no estudo de Kell, a restrição ao acesso de água influenciou positivamente na performance e no número de tentativas realizadas pelos animais. Na Figura 8, fica evidente que o número de tentativas (após a filtragem nos dados) também é consideravelmente baixo. Ainda, pode-se perceber que os saguis U e X apresentaram menos tentativas que o sagui D. Tal diferença é ainda maior para o sagui E. Com base nessas informações, é possível pensar que a restrição de água, bem como a utilização de diferentes recompensas poderia acarretar em resultados diferentes dos apresentados neste trabalho.

Apesar de não ser consenso, alguns pesquisadores acreditam que pistas periféricas preditivas causam IOR (CHICA *et al.*, 2006; CHICA & LUPIÁÑEZ, 2004). O motivo da IOR não se manifestar com a utilização dessas pistas, é porque o efeito da orientação voluntária da atenção (em tarefas de detecção, após os 200 ms iniciais) mascara o efeito da IOR (para uma discussão detalhada, ver CHICA *et al.*, 2014). Se tais informações, as quais vieram de estudos atencionais em humanos, forem passíveis de extrapolação para saguis, isso explicaria a inversão nos TR entre a condição de pista válida e inválida. Portanto, visto que os saguis realizaram a tarefa em inúmeras sessões (sagui D: 44, sagui U: 26, sagui E: 44, sagui X:27), é

possível que essa exposição prolongada à tarefa tenha atenuado os efeitos relacionados à apresentação da pista (LUPÍÁÑEZ *et al.*, 2001a). Logo, faz sentido que o efeito de facilitação causado pela pista válida seja atenuado. Como consequência dessa atenuação, a IOR pode se pronunciar. Contudo, visto que a IOR, assim como a facilitação, é um efeito causado por esse tipo de pista, a exposição prolongada também pode ter enfraquecido a IOR. Isso explicaria o porquê de termos observado uma inversão nos TR entre as condições de pista, apesar desta não ter sido estatisticamente significativa.

Poderia ser argumentado que se a IOR de fato está manifestada nos resultados de TR (Figura 10), deveria ser verificado também uma inversão nos valores de acurácia entre a condição de pista válida e inválida (Figura 11) no mesmo SOA em que ocorreu a inversão do TR. Entretanto, a acurácia pode ser enviesada pelo critério de resposta utilizado pelo sujeito, logo, é possível encontrar diferenças no tempo em que ocorre a inversão. Em 1997, Lupiáñez e colegas mostraram que a IOR também ocorre em tarefas de discriminação, porém com algumas diferenças notáveis. Uma delas é com relação ao tempo em que o efeito ocorre. No estudo, sujeitos humanos realizaram uma tarefa de detecção e discriminação de objetos. Enquanto a IOR se manifestou no SOA de 400 ms na tarefa de detecção, na de discriminação o efeito apareceu somente a partir do SOA de 700 ms. Mais notável que isso, foi verificado que enquanto a inversão nos valores da acurácia ocorreu apenas no SOA seguinte (700 ms), na tarefa de discriminação os valores se inverteram no mesmo SOA da inversão do TR, isto é, em 700 ms. Em um estudo posterior, Lupiáñez e colegas (2001b) encontraram resultados similares acerca do início do efeito inibitório para a tarefa de detecção e discriminação. Contudo, os resultados da acurácia foram diferentes do estudo anterior. Na tarefa de detecção, os valores de acurácia para a condição de pista válida e inválida se inverteram no SOA seguinte ao que o efeito de IOR se iniciou. Contudo, ao contrário do estudo de 97, esses valores para a tarefa de discriminação se inverteram no SOA seguinte ao que a IOR apareceu, não no mesmo.

A principal conclusão acerca dos estudos citados no parágrafo acima, é de que a acurácia, por ser enviesada pelo critério de resposta, não poderia ser utilizada como critério para afirmar que o efeito de inversão nos TR encontrado no presente estudo não seja IOR só porque os valores de acurácia não se inverteram no mesmo SOA. Portanto, é possível que o critério de resposta utilizado pelos animais tenha contribuído para a inversão tardia nos valores de acurácia entre a condição válida e inválida. Se esse for o caso, seria razoável afirmar que a inversão no TR visto neste trabalho seja, de fato, a IOR manifestada devido à exposição prolongada dos saguis à tarefa experimental.

Em um estudo recente, Pandey e colegas (2020) sugerem que a pressão imposta pela seleção natural sobre o comportamento de movimento dos olhos e cabeça de primatas não ocorreu da mesma maneira para todos. Eles sugerem que enquanto em grandes primatas ocorreu o aumento na velocidade de movimentos oculares como forma de compensar o movimento lento feito pela cabeça, devido ao seu maior tamanho e peso, em primatas menores tal pressão seletiva não ocorreu, visto que eles apresentam cabeças mais leves e de mais rápida movimentação. No estudo de Mitchell e colegas (2014), os saguis realizaram inúmeras tarefas com a cabeça fixa. Os pesquisadores mostraram que os saguis realizaram sacadas com consideravelmente menor amplitude que os macacos-rhesus na mesma condição. Segundo os autores, esse padrão de resultados foi encontrado porque os saguis, por apresentarem uma cabeça com peso e tamanho relativamente menor do que humanos e *Macaca*, utilizam mais do movimento sacádico da cabeça para redirecionar o olhar do que de movimentos sacádicos oculares (MITCHELL & LEOPOLD, 2015). Em um estudo anterior aos citados acima, Populin (2006) verificou que macacos-rhesus, quando realizaram uma tarefa de localização de som com a cabeça livre, apresentaram uma acurácia nas sacadas em direção ao som consideravelmente maior em relação à condição em que deveriam realizar a mesma tarefa, porém com a cabeça fixa. No presente estudo, os saguis realizaram a tarefa experimental com a cabeça fixa. Portanto, se em um grande primata como o macaco-rhesus a fixação da cabeça causou tal prejuízo, faz sentido pensar que em primatas menores, como o sagui comum, também ocorra tal prejuízo, podendo ser ainda maior.

Até aqui, foram apresentadas possíveis explicações para o padrão de resultados encontrados, tendo como base estudos similares. Entretanto, ainda existem outros possíveis motivos, os quais, ao contrário dos já mencionados, são de caráter mais especulativo. Os dados do presente trabalho fazem parte de um estudo maior, com outras variáveis mensuradas além das utilizadas neste estudo. Ainda, é importante salientar que a presente tarefa atencional foi realizada logo após a realização de outra tarefa de detecção, contudo, sem a utilização de uma pista. Os resultados dessa tarefa, bem como a maneira como os animais deveriam realizá-la, são apresentados no estudo de Jendritza *et al.* (2021). Em resumo, a tarefa consistia de um ponto de fixação apresentado no centro na tela, o qual o animal deveria fixar os olhos. Então, após um determinado tempo de fixação, um estímulo alvo (gabor) era apresentado por 500 ms em uma das oito possíveis localizações. A tarefa do animal era de realizar uma sacada para o alvo assim que o detectasse. Caso a sacada fosse em direção ao alvo, ele recebia a recompensa. Note que essa tarefa é muito parecida com a utilizada no presente estudo, tendo como principal diferença a falta de uma pista antes da apresentação do alvo. Com base nessa

situação, e levando em conta que a coleta dos dados na tarefa com utilização de pista foi realizada logo após o término do experimento sem a utilização de pista, é possível que os animais possam ter utilizado do mesmo padrão de comportamento que utilizaram na tarefa prévia, isto é, apenas realizar a sacada para o alvo visual, sem utilizar a pista sonora. Tal hipótese faz sentido, visto que na tarefa prévia (sem pista) eles recebiam recompensa apenas por realizar uma sacada corretamente. Ainda, é válido mencionar que os animais não foram treinados a utilizar a pista sonora periférica para detectar o alvo visual. Os pesquisadores que coletaram os dados presumiram que por ser apresentada uma pista periférica, sua simples apresentação já causaria a captura atencional, portanto, não seria necessário treinar o animal para entender essa associação entre pista e alvo. Com base nisso, é possível que a performance encontrada nos resultados seja porque os animais não aprenderam a associar a pista sonora com a apresentação do alvo visual.

Apesar de não termos verificado nenhum efeito comumente encontrado em tarefas de detecção, com pista sonora periférica preditiva e alvo visual, isso não significa que tais pistas não têm o poder de capturar a atenção do sagui comum. Estudos posteriores devem considerar tais problemas metodológicos evidenciados aqui, para que possam esclarecer melhor se saguis conseguem ou não utilizar de estímulos sonoros para detectar estímulos visuais.

4. CONCLUSÕES

O objetivo do primeiro capítulo foi de apresentar uma revisão sobre a interação entre percepção visual, atenção e movimentos oculares. Como o leitor deve ter notado, ao longo da revisão demos enfoque aos impactos da interação sacada-atenção na percepção visual de primatas. Isso nos permitiu ter uma visão ampla do estado da arte, o que conseqüentemente nos possibilitou apontar lacunas na literatura. Ainda, essa visão ampla que obtemos nos possibilitou apontar para um terceiro tipo de atenção, referenciada na revisão como atenção pré-sacádica. Apesar de inúmeros estudos terem mostrado incongruências entre a atenção pré-sacádica e a encoberta de maneira direta ou indireta, a literatura ainda carece de estudos que analisem tais incongruências a fim de verificar se, de fato, existe tal dissociação. Com base no arcabouço teórico da nossa revisão, conseguimos apontar de maneira sistemática algumas dessas incongruências, as quais sugerem fortemente que tal dissociação existe.

O segundo capítulo teve como objetivo geral contribuir para a consolidação do sagui comum como modelo animal em estudos atencionais. Como explicitado no referencial teórico, apesar de estudos atencionais prévios terem evidenciado que as capacidades cognitivas dos saguis são equiparáveis com a de primatas bem estudados, nenhum deles testou a performance desses animais em tarefas que empreguem estímulos de diferentes modalidades sensoriais. Então, o objetivo específico deste capítulo foi de verificar se saguis conseguem utilizar de estímulos sonoros para detectar estímulos visuais. Com base na literatura encontrada, fez sentido pensar que estímulos sonoros seriam eficientes na captura atencional de saguis. Contudo, os resultados encontrados não corroboraram nossa hipótese. Devido aos problemas metodológicos encontrados, bem como a alta performance dos saguis em tarefas mais complexas do que a utilizada neste estudo, fica claro que os resultados obtidos são inconclusivos, não refletindo, portanto, as reais capacidades e limitações atencionais do sagui comum.

Antes de encerrar as conclusões desta dissertação, uma ressalva se faz necessária. A proposta original deste estudo envolvia a elaboração de três capítulos. O primeiro seria uma revisão sobre a relação entre percepção visual, atenção e movimentos oculares, apresentando os efeitos comportamentais e neurofisiológicos dessa interação. Ainda, a revisão serviria como base teórica para os capítulos seguintes. Esses capítulos, que seriam de caráter quantitativo, teriam como objetivo testar hipóteses acerca de algumas das lacunas mencionadas na revisão. Contudo, devido à pandemia causada pelo novo coronavírus (SARS-CoV-2), os experimentos que comporiam os dois últimos capítulos, os quais seriam realizados com a participação de sujeitos experimentais humanos, tiveram de ser cancelados. Como

alternativa, foi incorporado à dissertação um estudo quantitativo de atenção espacial, tendo como modelo animal o sagui comum. Esses dados (bem como outros não utilizados no presente estudo) foram coletados no laboratório do Dr. Pascal Fries (Instituto Ernst Strüngmann), o qual cedeu parte deles para que eu pudesse utilizar na dissertação. Visto que o experimento feito com os saguis envolve o tema geral da minha dissertação – Atenção, resolvemos manter o capítulo de revisão junto com o estudo atencional quantitativo.

Estudos posteriores devem levar em consideração os problemas metodológicos deste estudo, para que seja possível a continuação da desmistificação dos comportamentos atencionais desse animal. Isso não só é de grande importância para consolidá-lo como modelo animal em estudos atencionais, mas também para entendermos melhor as diferenças e similaridades do sistema nervoso de primatas.

5. RESUMO

BORTOLUZZI, L. Z. **Efeito de pistas auditivas espaciais na percepção visual e execução de sacadas no sagui comum (*Callithrix jacchus*)**. 2021. Dissertação (Mestrado em Ciências, na área de Fisiologia Geral – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2021).

A capacidade de alocar a atenção para determinados locais no espaço é fundamental para o comportamento visual. Neste estudo, objetivamos investigar alguns aspectos importantes relacionados à atenção. O objetivo do primeiro capítulo foi apresentar uma revisão sobre a relação entre movimentos oculares e atenção, e como essa relação impacta a nossa percepção visual. Com essa revisão, conseguimos identificar algumas lacunas na área e contribuir para a possível dissociação da atenção pré-sacádica da encoberta. Apesar de bem menos estudado do que humanos e *Macaca*, o sagui comum tem gerado interesse em pesquisadores de inúmeras subáreas da neurociência, incluindo a neurociência da visão. Então, no segundo capítulo objetivamos testar as capacidades e limitações atencionais do sagui comum em uma tarefa atencional multissensorial. Para a tarefa, os animais foram treinados a detectar alvos visuais precedidos de pistas espaciais auditivas congruentes e incongruentes. Ao contrário do esperado, a pista sonora não facilitou a detecção dos alvos pelos saguis. Nós discutimos alguns problemas metodológicos que podem ter contribuído para os resultados encontrados. Estudos futuros devem levar em consideração os problemas mencionados aqui para que seja possível consolidarmos o sagui comum como modelo animal na neurociência da atenção.

Palavras-chave: Atenção. Movimentos oculares. Percepção visual.

6. ABSTRACT

BORTOLUZZI, L. Z. **Effect of spatial auditory cues on visual perception and saccade execution in common marmoset (*Callithrix jacchus*)**. 2021. Dissertação (Mestrado em Ciências, na área de Fisiologia Geral – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2021).

The ability of allocating attention to certain spatial locations in space is fundamental for visual behavior. In this study, we aimed to investigate some important aspects related to Attention. In the first chapter, we present a review on the relation between eye movements and attention, and discuss how this relation influences our visual perception. With this review, we were able to identify some gaps in the field and to contribute to the possible dissociation of pre-saccadic attention from covert attention. The common marmoset, despite being less studied than other primates - such as humans and *Macaca* - has generated growing interest in researchers from different neuroscience subareas, including the visual neuroscience. In the second chapter, we aimed to test the attentional capabilities and limitations of the common marmoset in a multisensory attentional task. In the task, animals were trained to detect visual targets preceded by auditory – congruent and incongruent - spatial cues. Contrary to expectations, the auditory cue did not facilitate the target detection. We discuss some methodological aspects that might account for this null result. Future studies must take into account the problems mentioned here, so we can consolidate the common marmoset as an animal model in the attentional neuroscience.

Keywords: Attention. Eye movements. Visual perception.

7. REFERÊNCIAS¹⁰

Capítulo 1

AVILA, E. *et al.* Purkinje Cell Activity During Suppression of Voluntary Eye Movements in Rhesus Macaques. **bioRxiv**, 26 mar. 2021. DOI <https://doi.org/10.1101/2021.03.26.437236>. Disponível em: <Purkinje Cell Activity During Suppression of Voluntary Eye Movements in Rhesus Macaques | bioRxiv>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BLANGERO, A. *et al.* Pre-saccadic perceptual facilitation can occur without covert orienting of attention. **Cortex**, v. 46, n. 9, p. 1132–1137, out. 2010. DOI <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.06.014>. Disponível em: <Pre-saccadic perceptual facilitation can occur without covert orienting of attention - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BRUCE, C. J.; FRIEDMAN, H. R. Eye Movements. **Encyclopedia of the Human Brain**, p. 269–297, 2002. Disponível em: < <https://www.elsevier.com/books/encyclopedia-of-the-human-brain/ramachandran/978-0-08-054803-6>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BRUCE, C. J.; GOLDBERG, M. E. Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. **Journal of Neurophysiology**, v. 53, n. 3, p. 603–635, 1 mar. 1985. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1985.53.3.603>. Disponível em: < Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CARRASCO, M. Visual attention: The past 25 years. **Vision Research**, v. 51, n. 13, p. 1484–1525, jul. 2011. DOI <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>. Disponível em: <Visual attention: The past 25 years - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHEN, C.-Y. *et al.* Properties of visually guided saccadic behavior and bottom-up attention in marmoset, macaque, and human. **Journal of Neurophysiology**, v. 125, n. 2, p. 437–457, 1 fev. 2021. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.00312.2020>. Disponível em: < Properties of visually guided saccadic behavior and bottom-up attention in marmoset, macaque, and human | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHEN, X. *et al.* Parietal Cortex Regulates Visual Saliency and Saliency-Driven Behavior. **Neuron**, v. 106, n. 1, p. 177–187.e4, abr. 2020. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.01.016>. Disponível em: <Parietal Cortex Regulates Visual Saliency and Saliency-Driven Behavior: Neuron (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHOU, I-HAN.; SOMMER, M. A.; SCHILLER, P. H. Express averaging saccades in monkeys. **Vision Research**, v. 39, n. 25, p. 4200–4216, dez. 1999. DOI [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00133-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00133-9). Disponível em: <Express averaging saccades in monkeys - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

COE, B. *et al.* Visual and Anticipatory Bias in Three Cortical Eye Fields of the Monkey during an Adaptive Decision-Making Task. **The Journal of Neuroscience**, v. 22, n. 12, p. 5081–5090, 15 jun. 2002. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-12-05081.2002>. Disponível em: <Visual and Anticipatory Bias in Three Cortical Eye Fields of the Monkey

¹⁰ De acordo com a Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT NBR 6023).

during an Adaptive Decision-Making Task | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CORBETTA, M. *et al.* Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. **Nature Neuroscience**, v. 3, n. 3, p. 292–297, 1 mar. 2000. DOI <https://doi.org/10.1038/73009>. Disponível em: < Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex | Nature Neuroscience>. Acesso em: 7 jun. 2021.

DEUBEL, H. **Attention and Action**. [s.l.] Oxford University Press, 2014. Disponível em: < <https://psycnet.apa.org/record/2014-12898-030>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

DEUBEL, H.; SCHNEIDER, W. X. Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. **Vision Research**, v. 36, n. 12, p. 1827–1837, jun. 1996. DOI [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00294-4](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00294-4). Disponível em: < Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

ECKSTEIN, M. P. Visual search: A retrospective. **Journal of Vision**, v. 11, n. 5, p. 14–14, 30 dez. 2011. DOI <https://doi.org/10.1167/11.5.14>. Disponível em: <Visual search: A retrospective | JOV | ARVO Journals>. Acesso em: 7 jun. 2021.

EHINGER, B. V.; DIMIGEN, O. Unfold: an integrated toolbox for overlap correction, non-linear modeling, and regression-based EEG analysis. **PeerJ**, v. 7, p. e7838, 24 out. 2019. DOI <https://doi.org/10.7717/peerj.7838>. Disponível em: < Unfold: an integrated toolbox for overlap correction, non-linear modeling, and regression-based EEG analysis [PeerJ] >. Acesso em: 7 jun. 2021.

EKSTROM, L. B. *et al.* Bottom-Up Dependent Gating of Frontal Signals in Early Visual Cortex. **Science**, v. 321, n. 5887, p. 414–417, 18 jul. 2008. DOI <https://doi.org/10.1126/science.1153276>. Disponível em: < Bottom-Up Dependent Gating of Frontal Signals in Early Visual Cortex | Science (sciencemag.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

FISCHER, B.; BOCH, R. Enhanced activation of neurons in prelunate cortex before visually guided saccades of trained rhesus monkeys. **Experimental Brain Research**, v. 44, n. 2, out. 1981. DOI <https://doi.org/10.1007/BF00237333>. Disponível em: < Enhanced activation of neurons in prelunate cortex before visually guided saccades of trained rhesus monkeys | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GOLDBERG, M. E.; WURTZ, R. H. Activity of superior colliculus in behaving monkey. II. Effect of attention on neuronal responses. **Journal of Neurophysiology**, v. 35, n. 4, p. 560–574, jul. 1972a. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.560>. Disponível em: < Activity of superior colliculus in behaving monkey. II. Effect of attention on neuronal responses. | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GOOSSENS, H. H.; VAN OPSTAL, A. J. Human eye-head coordination in two dimensions under different sensorimotor conditions. **Experimental Brain Research**, v. 114, n. 3, p. 542–560, 1997. DOI <https://doi.org/10.1007/PL00005663>. Disponível em: < Human eye-head coordination in two dimensions under different sensorimotor conditions | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GREGORIOU, G. G. *et al.* High-Frequency, Long-Range Coupling Between Prefrontal and Visual Cortex During Attention. **Science**, v. 324, n. 5931, p. 1207–1210, 28 maio 2009. DOI <https://doi.org/10.1126/science.1171402>. Disponível em: < High-Frequency, Long-Range Coupling Between Prefrontal and Visual Cortex During Attention | Science (sciencemag.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HALL, N. J.; COLBY, C. L. Express saccades and superior colliculus responses are sensitive to short-wavelength cone contrast. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 24, p. 6743–6748, 2 maio 2016. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.1600095113>. Disponível em: < Express saccades and superior colliculus responses are sensitive to short-wavelength cone contrast | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HANNING, N. M.; DEUBEL, H. Attention capture outside the oculomotor range. **Current Biology**, v. 30, n. 22, p. R1353–R1355, nov. 2020. DOI <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.054>. Disponível em: <Attention capture outside the oculomotor range: Current Biology (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HANNING, N. M.; SZINTE, M.; DEUBEL, H. Visual attention is not limited to the oculomotor range. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 19, p. 9665–9670, 19 abr. 2019. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.1813465116>. Disponível em: < Visual attention is not limited to the oculomotor range | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HARVEY, B. M.; DUMOULIN, S. O. The Relationship between Cortical Magnification Factor and Population Receptive Field Size in Human Visual Cortex: Constancies in Cortical Architecture. **Journal of Neuroscience**, v. 31, n. 38, p. 13604–13612, 21 set. 2011. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2572-11.2011>. Disponível em: < The Relationship between Cortical Magnification Factor and Population Receptive Field Size in Human Visual Cortex: Constancies in Cortical Architecture | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HOPFINGER, J. B.; BUONOCORE, M. H.; MANGUN, G. R. The neural mechanisms of top-down attentional control. **Nature Neuroscience**, v. 3, n. 3, p. 284–291, 1 mar. 2000. DOI <https://doi.org/10.1038/72999>. Disponível em: < The neural mechanisms of top-down attentional control | Nature Neuroscience>. Acesso em: 7 jun. 2021.

IBBOTSON, M.; KREKELBERG, B. Visual perception and saccadic eye movements. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 21, n. 4, p. 553–558, ago. 2011. DOI <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.05.012>. Disponível em: < Visual perception and saccadic eye movements - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

IPATA, A. E. *et al.* Neurons in the lateral intraparietal area create a priority map by the combination of disparate signals. **Experimental Brain Research**, v. 192, n. 3, p. 479–488, 2 set. 2008. DOI <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1557-8>. Disponível em: < Neurons in the lateral intraparietal area create a priority map by the combination of disparate signals | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

JONIKAITIS, D.; MOORE, T. The interdependence of attention, working memory and gaze control: behavior and neural circuitry. **Current Opinion in Psychology**, v. 29, p. 126–134, out. 2019. DOI <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.01.012>. Disponível em: < The

interdependence of attention, working memory and gaze control: behavior and neural circuitry - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KIM, S. G.; RICHTER, W.; UĞURBIL, K. Limitations of temporal resolution in functional MRI. **Magnetic resonance in medicine**, v. 37, n. 4, p. 631–6, 1997. DOI <https://doi.org/10.1002/mrm.1910370427>. Disponível em: < Limitations of temporal resolution in functional MRI - Kim - 1997 - Magnetic Resonance in Medicine - Wiley Online Library>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KINGSTONE, A.; KLEIN, R. M. What are human express saccades? **Perception & Psychophysics**, v. 54, n. 2, p. 260–273, mar. 1993. DOI <https://doi.org/10.3758/BF03211762>. Disponível em: < What are human express saccades? | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KOWLER, E. Eye movements: The past 25 years. **Vision Research**, v. 51, n. 13, p. 1457–1483, jul. 2011. DOI <https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.12.014>. Disponível em: < Eye movements: The past 25 years - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KROCK, R. M.; MOORE, T. The Influence of Gaze Control on Visual Perception: Eye Movements and Visual Stability. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 79, p. 123–130, 2014. DOI <https://doi.org/10.1101/sqb.2014.79.024836>. Disponível em: <The Influence of Gaze Control on Visual Perception: Eye Movements and Visual Stability (cshlp.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LI, H.-H.; BARBOT, A.; CARRASCO, M. Saccade Preparation Reshapes Sensory Tuning. **Current Biology**, v. 26, n. 12, p. 1564–1570, jun. 2016. DOI <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.028>. Disponível em: < Saccade Preparation Reshapes Sensory Tuning: Current Biology (cell.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

LI, H.-H.; HANNING, N. M.; CARRASCO, M. To look or not to look: dissociating presaccadic and covert spatial attention. **Trends in Neurosciences**, jun. 2021. DOI <https://doi.org/10.1016/j.tins.2021.05.002>. Disponível em: < To look or not to look: dissociating presaccadic and covert spatial attention: Trends in Neurosciences (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LI, H.-H.; PAN, J.; CARRASCO, M. Different computations underlie overt and covert spatial attention. **bioRxiv**, 24 jul. 2020. DOI <https://doi.org/10.1101/2020.07.22.215905>. Disponível em: < Different computations underlie overt and covert spatial attention | bioRxiv>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LI, X.; BASSO, M. A. Competitive Stimulus Interactions within Single Response Fields of Superior Colliculus Neurons. **Journal of Neuroscience**, v. 25, n. 49, p. 11357–11373, 7 dez. 2005. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3825-05.2005>. Disponível em: < Competitive Stimulus Interactions within Single Response Fields of Superior Colliculus Neurons | Journal of Neuroscience (jneurosci.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

LIU, Y.; YTTRI, E. A.; SNYDER, L. H. Intention and attention: different functional roles for LIPd and LIPv. **Nature Neuroscience**, v. 13, n. 4, p. 495–500, 28 fev. 2010. DOI <https://doi.org/10.1038/nn.2496>. Disponível em: <Intention and attention: different functional roles for LIPd and LIPv | Nature Neuroscience>. Acesso em: 7 jun. 2021.

- LOWET, E. *et al.* Enhanced Neural Processing by Covert Attention only during Microsaccades Directed toward the Attended Stimulus. **Neuron**, v. 99, n. 1, p. 207-214.e3, jul. 2018. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.05.041>. Disponível em: <Enhanced Neural Processing by Covert Attention only during Microsaccades Directed toward the Attended Stimulus: Neuron (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- LU, X.; MATSUZAWA, M.; HIKOSAKA, O. A Neural Correlate of Oculomotor Sequences in Supplementary Eye Field. **Neuron**, v. 34, n. 2, p. 317–325, abr. 2002. DOI [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00657-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00657-8). Disponível em: <A Neural Correlate of Oculomotor Sequences in Supplementary Eye Field: Neuron (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MCADAMS, C. J.; MAUNSELL, J. H. R. Effects of Attention on Orientation-Tuning Functions of Single Neurons in Macaque Cortical Area V4. **The Journal of Neuroscience**, v. 19, n. 1, p. 431–441, 1 jan. 1999. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-01-00431.1999>. Disponível em: <Effects of Attention on Orientation-Tuning Functions of Single Neurons in Macaque Cortical Area V4 | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MISSAL, M.; KELLER, E. L. Common Inhibitory Mechanism for Saccades and Smooth-Pursuit Eye Movements. **Journal of Neurophysiology**, v. 88, n. 4, p. 1880–1892, 1 out. 2002. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.2002.88.4.1880>. Disponível em: <Common Inhibitory Mechanism for Saccades and Smooth-Pursuit Eye Movements | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MOORE, T.; ARMSTRONG, K. M. Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. **Nature**, v. 421, n. 6921, p. 370–373, jan. 2003. DOI <https://doi.org/10.1038/nature01341>. Disponível em: <Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex | Nature>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MOORE, T.; FALLAH, M. Control of eye movements and spatial attention. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 3, p. 1273–1276, 30 jan. 2001. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1273>. Disponível em: <Control of eye movements and spatial attention | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MOORE, T.; FALLAH, M. Microstimulation of the Frontal Eye Field and Its Effects on Covert Spatial Attention. **Journal of Neurophysiology**, v. 91, n. 1, p. 152–162, jan. 2004. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.00741.2002>. Disponível em: <Microstimulation of the Frontal Eye Field and Its Effects on Covert Spatial Attention | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MOORE, T.; TOLIAS, A. S.; SCHILLER, P. H. Visual representations during saccadic eye movements. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, n. 15, p. 8981–8984, 21 jul. 1998. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.95.15.8981>. Disponível em: <Visual representations during saccadic eye movements | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- MUGGLETON, N. G. *et al.* Human Frontal Eye Fields and Visual Search. **Journal of Neurophysiology**, v. 89, n. 6, p. 3340–3343, jun. 2003. DOI

<https://doi.org/10.1152/jn.01086.2002>. Disponível em: < Human Frontal Eye Fields and Visual Search | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MUNOZ, D. P. Commentary: Saccadic eye movements: overview of neural circuitry. **The Brain's eye: Neurobiological and clinical aspects of oculomotor research**, v. 140, p. 89–96, 2002. DOI [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(02\)40044-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(02)40044-1). Disponível em: < Commentary: Saccadic eye movements: overview of neural circuitry - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

NEUPANE, S.; GUITTON, D.; PACK, C. C. Two distinct types of remapping in primate cortical area V4. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, 1 fev. 2016. DOI <https://doi.org/10.1038/ncomms10402>. Disponível em: < Two distinct types of remapping in primate cortical area V4 | Nature Communications>. Acesso em: 7 jun. 2021.

OTERO-MILLAN, J. *et al.* Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: Foundations for a common saccadic generator. **Journal of Vision**, v. 8, n. 14, p. 21–21, 1 dez. 2008. DOI <https://doi.org/10.1167/8.14.21>. Disponível em: < Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: Foundations for a common saccadic generator | JOV | ARVO Journals>. Acesso em: 7 jun. 2021.

PROVIS, J. *et al.* Ontogeny of the primate fovea: a central issue in retinal development. **Progress in Neurobiology**, v. 54, n. 5, p. 549–581, 5 mar. 1998. DOI [https://doi.org/10.1016/S0301-0082\(97\)00079-8](https://doi.org/10.1016/S0301-0082(97)00079-8). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301008297000798?casa_token=iGNH0kP9RYoAAAAA:JGoHJt77WLA6t02yNFSonZs_-bgjCcjWPkxK0ScVUc5Ew4vUmaOFxll8rUnRXZRr4sEqJHD8I_Wa>. Acesso em: 24 jun. 2021.

PURVES, D. *et al.* **Neuroscience**. 3. ed. [s.l.] Sinauer Associates, 2004. Disponível em: < Dale Purves, George J. Augustine, David Fitzpatrick, William C. Hall, Anthony-Samuel Lamantia, James O. McNamara, S. Mark Williams Neuroscience 2004.pdf>. Acesso em: 7 jun. 2021.

REYNOLDS, J. H.; HEEGER, D. J. The Normalization Model of Attention. **Neuron**, v. 61, n. 2, p. 168–185, jan. 2009. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.01.002>. Disponível em: <The Normalization Model of Attention: Neuron (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

REYNOLDS, J. H.; PASTERNAK, T.; DESIMONE, R. Attention Increases Sensitivity of V4 Neurons. **Neuron**, v. 26, n. 3, p. 703–714, jun. 2000. DOI [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)81206-4](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)81206-4). Disponível em: < Attention Increases Sensitivity of V4 Neurons: Neuron (cell.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

RIZZOLATTI, G.; MATELLI, M.; PAVESI, G. Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and prearcuate (area 8) cortex in macaque monkeys. **Brain**, v. 106, n. 3, p. 655–673, 1983. DOI <https://doi.org/10.1093/brain/106.3.655>. Disponível em: < DEFICITS IN ATTENTION AND MOVEMENT FOLLOWING THE REMOVAL OF POSTARCUATE (AREA 6) AND PREARCUATE (AREA 8) CORTEX IN MACAQUE MONKEYS | Brain | Oxford Academic (oup.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

RIZZOLATTI, G. et al. Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: Evidence in favor of a premotor theory of attention. **Neuropsychologia**, v. 25, n. 1, p. 31–40, jan. 1987. DOI [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(87\)90041-8](https://doi.org/10.1016/0028-3932(87)90041-8). Disponível em: < Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: Evidence in favor of a premotor theory of attention - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

ROLFS, M.; CARRASCO, M. Rapid Simultaneous Enhancement of Visual Sensitivity and Perceived Contrast during Saccade Preparation. **Journal of Neuroscience**, v. 32, n. 40, p. 13744–13752a, 3 out. 2012. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2676-12.2012>. Disponível em: < Rapid Simultaneous Enhancement of Visual Sensitivity and Perceived Contrast during Saccade Preparation | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHALL, J. D. Frontal Eye Fields. **Encyclopedia of Neuroscience**, p. 367–374, 2009. DOI <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.01111-6>. Disponível em: <Frontal Eye Fields - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHILLER, P. H.; KOERNER, F. Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. **Journal of Neurophysiology**, v. 34, n. 5, p. 920–936, set. 1971. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1971.34.5.920>. Disponível em: < Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. | Journal of Neurophysiology> Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHILLER, P. H.; TEHOVNIK, E. J. Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements. **Progress in Brain Research**, v. 149, p. 157–171, 2005. DOI [https://doi.org/10.1016/s0079-6123\(05\)49012-3](https://doi.org/10.1016/s0079-6123(05)49012-3). Disponível em: < Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements - ScienceDirect> Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHLAG, J.; SCHLAG-REY, M. Evidence for a supplementary eye field. **Journal of Neurophysiology**, v. 57, n. 1, p. 179–200, 1 jan. 1987. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1987.57.1.179>. Disponível em: < Evidence for a supplementary eye field | Journal of Neurophysiology> Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHNEIDER, W. X.; DEUBEL, H. Visual Attention and Saccadic Eye Movements: Evidence for Obligatory and Selective Spatial Coupling. **Studies in Visual Information Processing**, v. 6, p. 317–324, 1995. DOI [https://doi.org/10.1016/S0926-907X\(05\)80027-3](https://doi.org/10.1016/S0926-907X(05)80027-3). Disponível em: < Visual Attention and Saccadic Eye Movements: Evidence for Obligatory and Selective Spatial Coupling - ScienceDirect> Acesso em: 7 jun. 2021.

SCUDDER, C.; KANEKO, C.; FUCHS, A. The brainstem burst generator for saccadic eye movements. **Experimental Brain Research**, v. 142, n. 4, p. 439–462, 1 fev. 2002. DOI <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0912-9>. Disponível em: <The brainstem burst generator for saccadic eye movements | SpringerLink> Acesso em: 7 jun. 2021.

SHARIKA, K. M. et al. Proactive control of sequential saccades in the human supplementary eye field. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 14, p. E1311–E1320, 14 mar. 2013. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.1210492110>. Disponível em: <<https://www.pnas.org/content/110/14/E1311>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

- SHEPHERD, M.; FINDLAY, J. M.; HOCKEY, R. J. The Relationship between Eye Movements and Spatial Attention. **The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A**, v. 38, n. 3, p. 475–491, ago. 1986. DOI <https://doi.org/10.1080/14640748608401609>. Disponível em: <The Relationship between Eye Movements and Spatial Attention - Martin Shepherd, John M. Findlay, Robert J. Hockey, 1986 (sagepub.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- SMITH, D. T.; JACKSON, S. R.; RORDEN, C. Transcranial magnetic stimulation of the left human frontal eye fields eliminates the cost of invalid endogenous cues. **Neuropsychologia**, v. 43, n. 9, p. 1288–1296, jan. 2005. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.12.003>. Disponível em: < Transcranial magnetic stimulation of the left human frontal eye fields eliminates the cost of invalid endogenous cues - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- SOMMER, M. A. Supplementary Eye Fields. **Encyclopedia of Neuroscience**, p. 635–643, 2009. DOI <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.01122-0>. Disponível em: < Supplementary Eye Fields - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.
- SOMMER, M. A.; WURTZ, R. H. Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. **Nature**, v. 444, n. 7117, p. 374–377, nov. 2006. DOI <https://doi.org/10.1038/nature05279>. Disponível em: < Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex | Nature>Acesso em: 7 jun. 2021.
- SPARKS, D. L.; POLLACK, J. G. The Neural Control of Saccadic Eye Movements: The Role of the Superior Colliculus. **Eye Movements**, p. 179–219, 1977. DOI https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2424-9_10. Disponível em: < The Neural Control of Saccadic Eye Movements: The Role of the Superior Colliculus | SpringerLink>Acesso em: 7 jun. 2021.
- SPITZER, H.; DESIMONE, R.; MORAN, J. Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance. **Science**, v. 240, n. 4850, p. 338–340, 15 abr. 1988. DOI <https://doi.org/10.1126/science.3353728>. Disponível em: <Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance | Science (sciencemag.org)>Acesso em: 7 jun. 2021.
- STRASBURGER, H.; RENTSCHLER, I.; JUTTNER, M. Peripheral vision and pattern recognition: A review. **Journal of Vision**, v. 11, n. 5, p. 13–13, 1 dez. 2011. DOI <https://doi.org/10.1167/11.5.13>. Disponível em: < Peripheral vision and pattern recognition: A review | JOV | ARVO Journals>Acesso em: 7 jun. 2021.
- SUPER, H. et al. Correspondence of presaccadic activity in the monkey primary visual cortex with saccadic eye movements. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 9, p. 3230–3235, 17 fev. 2004. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.0400433101>. Disponível em: < Correspondence of presaccadic activity in the monkey primary visual cortex with saccadic eye movements | PNAS>Acesso em: 7 jun. 2021.
- TEHOVNIK, E. J.; LEE, K. The dorsomedial frontal cortex of the rhesus monkey: topographic representation of saccades evoked by electrical stimulation. **Experimental Brain Research**, v. 96, p. 430–442, 1993. Disponível em: <<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00234111.pdf>>Acesso em: 7 jun. 2021.

TOLIAS, A. S. et al. Eye Movements Modulate Visual Receptive Fields of V4 Neurons. **Neuron**, v. 29, n. 3, p. 757–767, mar. 2001. DOI [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00250-1](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00250-1). Disponível em: < Eye Movements Modulate Visual Receptive Fields of V4 Neurons: Neuron (cell.com)>Acesso em: 7 jun. 2021.

VERNET, M. et al. Frontal eye field, where art thou? Anatomy, function, and non-invasive manipulation of frontal regions involved in eye movements and associated cognitive operations. **Frontiers in Integrative Neuroscience**, v. 8, 22 ago. 2014. DOI <https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00066>. Disponível em: < Frontiers | Frontal eye field, where art thou? Anatomy, function, and non-invasive manipulation of frontal regions involved in eye movements and associated cognitive operations | Frontiers in Integrative Neuroscience>Acesso em: 7 jun. 2021.

WOLFE, B. A.; WHITNEY, D. Facilitating recognition of crowded faces with presaccadic attention. **Frontiers in Human Neuroscience**, v. 8, 2014. DOI <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00103>. Disponível em: < Frontiers | Facilitating recognition of crowded faces with presaccadic attention | Human Neuroscience (frontiersin.org)>Acesso em: 7 jun. 2021.

WOLLENBERG, L.; DEUBEL, H.; SZINTE, M. Visual attention is not deployed at the endpoint of averaging saccades. **PLOS Biology**, v. 16, n. 6, p. e2006548, 25 jun. 2018. DOI <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006548>. Disponível em: < Visual attention is not deployed at the endpoint of averaging saccades (plos.org)>Acesso em: 7 jun. 2021.

WURTZ, R. H.; GOLDBERG, M. E. Activity of superior colliculus in behaving monkey. IV. Effects of lesions on eye movements. **Journal of Neurophysiology**, v. 35, n. 4, p. 587–596, jul. 1972c. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.587>. Disponível em: < Activity of superior colliculus in behaving monkey. IV. Effects of lesions on eye movements. | Journal of Neurophysiology>Acesso em: 7 jun. 2021.

WURTZ, R. H.; GOLDBERG, M. E. Activity of superior colliculus in behaving monkey. 3. Cells discharging before eye movements. **Journal of Neurophysiology**, v. 35, n. 4, p. 575–586, jul. 1972b. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.575>. Disponível em: < Activity of superior colliculus in behaving monkey. 3. Cells discharging before eye movements. | Journal of Neurophysiology>Acesso em: 7 jun. 2021.

WURTZ, R. H.; MOHLER, C. W. Enhancement of visual responses in monkey striate cortex and frontal eye fields. **Journal of Neurophysiology**, v. 39, n. 4, p. 766–772, 1 jul. 1976. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.1976.39.4.766>. Disponível em: < Enhancement of visual responses in monkey striate cortex and frontal eye fields | Journal of Neurophysiology>Acesso em: 7 jun. 2021.

ZHOU, H.; DESIMONE, R. Feature-Based Attention in the Frontal Eye Field and Area V4 during Visual Search. **Neuron**, v. 70, n. 6, p. 1205–1217, jun. 2011. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.04.032>. Disponível em: < Feature-Based Attention in the Frontal Eye Field and Area V4 during Visual Search: Neuron (cell.com)>Acesso em: 7 jun. 2021.

ZIRNSAK, M. et al. Visual space is compressed in prefrontal cortex before eye movements. **Nature**, v. 507, n. 7493, p. 504–507, mar. 2014. DOI

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.10.002>. Disponível em: <Visual space is compressed in prefrontal cortex before eye movements | Nature> Acesso em: 7 jun. 2021.

ZIRNSAK, M.; MOORE, T. Saccades and shifting receptive fields: anticipating consequences or selecting targets? **Trends in Cognitive Sciences**, v. 18, n. 12, p. 621–628, dez. 2014. DOI <https://doi.org/10.1038/nature13149>. Disponível em: <Saccades and shifting receptive fields: anticipating consequences or selecting targets?: Trends in Cognitive Sciences (cell.com)> Acesso em: 7 jun. 2021.

Capítulo 2

ABBOTT, D. H. *et al.* Aspects of common marmoset basic biology and life history important for biomedical research. **Comparative Medicine**, v. 53, n. 4, p. 339–350, 1 ago. 2003.

Disponível em: <

<https://www.ingentaconnect.com/content/aalas/cm/2003/00000053/00000004/art00002>>.

Acesso em: 7 jun. 2021.

ANTON-ERXLEBEN, K.; CARRASCO, M. Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioural and neurophysiological evidence. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 14, n. 3, p. 188–200, 20 fev. 2013. DOI <https://doi.org/10.1038/nrn3443>. Disponível em: <Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioural and neurophysiological evidence | Nature Reviews Neuroscience>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BAKER, M. Neuroscience: Through the eyes of a mouse. **Nature**, v. 502, n. 7470, p. 156–158, out. 2013. DOI <https://doi.org/10.1038/502156a>. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/502156a>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BULKIN, D. A.; GROH, J. M. Distribution of visual and saccade related information in the monkey inferior colliculus. **Frontiers in Neural Circuits**, v. 6, p. 1, 12, 2012. DOI <https://doi.org/10.3389/fncir.2012.00061>. Disponível em: <Frontiers | Distribution of visual and saccade related information in the monkey inferior colliculus | Frontiers in Neural Circuits>. Acesso em: 7 jun. 2021.

BUSHNELL, P. J. Overt orienting in the rat: Parametric studies of cued detection of visual targets. **Behavioral Neuroscience**, v. 109, n. 6, p. 1095–1105, 1995. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0735-7044.109.6.1095>. Disponível em: <Overt orienting in the rat: Parametric studies of cued detection of visual targets. - PsycNET (apa.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CARRASCO, M. Visual attention: The past 25 years. **Vision Research**, v. 51, n. 13, p. 1484–1525, jul. 2011. DOI <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>. Disponível em: <Visual attention: The past 25 years - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHANCE, M. R. A. Attention Structure as the Basis of Primate Rank Orders. **Man**, v. 2, n. 4, p. 503, dez. 1967. DOI <https://doi.org/10.2307/2799336>. Disponível em: <Attention Structure as the Basis of Primate Rank Orders on JSTOR>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHICA, A. B. *et al.* The Spatial Orienting paradigm: How to design and interpret spatial attention experiments. **Neuroscience & Biobehavioral Reviews**, v. 40, p. 35–51, mar. 2014. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.01.002>. Disponível em: <The Spatial Orienting

paradigm: How to design and interpret spatial attention experiments - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

CHICA, A. B.; LUPIÁÑEZ, J.; BARTOLOMEO, P. Dissociating inhibition of return from endogenous orienting of spatial attention: Evidence from detection and discrimination tasks. **Cognitive Neuropsychology**, v. 23, n. 7, p. 1015–1034, out. 2006. DOI <https://doi.org/10.1080/02643290600588277>. Disponível em: <<https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/02643290600588277?needAccess=true>>. Acesso em: 25 jun. 2021.

CHICA, A. B.; LUPIÁÑEZ, J. Inhibición de retorno sin retorno de la atención. **psicothema**, v. 16, n. 2, 2004. Disponível em: <<https://www.redalyc.org/pdf/727/72716212.pdf>>. Acesso em: 25 jun. 2021.

CHU, C.-S. J. Time series segmentation: A sliding window approach. **Information Sciences**, v. 85, n. 1-3, p. 147–173, jul. 1995. DOI [https://doi.org/10.1016/0020-0255\(95\)00021-G](https://doi.org/10.1016/0020-0255(95)00021-G). Disponível em: <Time series segmentation: A sliding window approach - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

DOYLE, M.; WALKER, R. Multisensory interactions in saccade target selection: Curved saccade trajectories. **Experimental Brain Research**, v. 142, n. 1, p. 116–130, 1 jan. 2002. DOI <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0919-2>. Disponível em: <Multisensory interactions in saccade target selection: Curved saccade trajectories | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

DRIVER, J.; SPENCE, C. Attention and the crossmodal construction of space. **Trends in Cognitive Sciences**, v. 2, n. 7, p. 254–262, jul. 1998. DOI [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01188-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01188-7). Disponível em: <Attention and the crossmodal construction of space: Trends in Cognitive Sciences (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

DUFOUR, A. Importance of attentional mechanisms in audiovisual links. **Experimental Brain Research**, v. 126, n. 2, p. 215–222, 4 maio 1999. DOI <https://doi.org/10.1007/s002210050731>. Disponível em: <Importance of attentional mechanisms in audiovisual links | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

EIMER, M. *et al.* Covert manual response preparation triggers attentional shifts: ERP evidence for the premotor theory of attention. **Neuropsychologia**, v. 43, n. 6, p. 957–966, jan. 2005. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.08.011>. Disponível em: <Covert manual response preparation triggers attentional shifts: ERP evidence for the premotor theory of attention - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

EWERT, J.-P. Neural Mechanisms of Prey-catching and Avoidance Behavior in the Toad (*Bufo bufo* L.). **Brain, Behavior and Evolution**, v. 3, n. 1-4, p. 36–56, 1970. DOI <https://doi.org/10.1159/000125462>. Disponível em: <Neural Mechanisms of Prey-catching and Avoidance Behavior in the Toad (*Bufo bufo* L.) - Abstract - Brain, Behavior and Evolution 1970, Vol. 3, No. 1-4 - Karger Publishers>. Acesso em: 7 jun. 2021.

FENG, W. *et al.* Sounds Activate Visual Cortex and Improve Visual Discrimination. **Journal of Neuroscience**, v. 34, n. 29, p. 9817–9824, 16 jul. 2014. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4869-13.2014>. Disponível em: <Sounds Activate Visual

Cortex and Improve Visual Discrimination | Journal of Neuroscience (jneurosci.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

FRIGHETTO, G. *et al.* Action-based attention in *Drosophila melanogaster*. **Journal of Neurophysiology**, v. 121, n. 6, p. 2428–2432, 1 jun. 2019. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.00164.2019>. Disponível em: < Action-based attention in *Drosophila melanogaster* | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GABAY, S. *et al.* Inhibition of return in the archer fish. **Nature Communications**, v. 4, n. 1, 3 abr. 2013. DOI <https://doi.org/10.1038/ncomms2644>. Disponível em: <Inhibition of return in the archer fish | Nature Communications>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GAZZANIGA, M. S.; IVRY, R. B.; MANGUN, G. R. **Cognitive neuroscience : the biology of the mind**. New York: Norton, Cop, 2014. Disponível em: < https://www.academia.edu/41956428/COGNITIVE_NEUROSCIENCE_THE_BIOLOGY_OF_THE_MIND_Fourth_Edition>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GRUTERS, K. G. *et al.* The eardrums move when the eyes move: A multisensory effect on the mechanics of hearing. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 6, p. E1309–E1318, 23 jan. 2018. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.1717948115>. Disponível em: <The eardrums move when the eyes move: A multisensory effect on the mechanics of hearing | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HELMHOLTZ, H. VON. **Treatise on Physiological Optics**. [s.l.] Courier Corporation, 2013. Disponível em: < https://books.google.com.br/books?hl=en&lr=&id=cSjEAgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PT19&dq=HELMHOLTZ,+H.+VON.+Treatise+on+Physiological+Optics.+%5Bs.l.%5D+Courier+Corporation,+2013&ots=XUh_78fBMC&sig=XtXqq0P_U9uGzi-ewWHcdo0wNvs#v=onepage&q&f=false>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HO, C.; TAN, H. Z.; SPENCE, C. The differential effect of vibrotactile and auditory cues on visual spatial attention. **Ergonomics**, v. 49, n. 7, p. 724–738, jun. 2006. DOI <https://doi.org/10.1080/00140130600589887>. Disponível em: < The differential effect of vibrotactile and auditory cues on visual spatial attention: Ergonomics: Vol 49, No 7 (tandfonline.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

HUNG, C.-C. *et al.* Functional MRI of visual responses in the awake, behaving marmoset. **NeuroImage**, v. 120, p. 1–11, out. 2015a. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.090>. Disponível em: < Functional MRI of visual responses in the awake, behaving marmoset - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

HUNG, C.-C. *et al.* Functional Mapping of Face-Selective Regions in the Extrastriate Visual Cortex of the Marmoset. **Journal of Neuroscience**, v. 35, n. 3, p. 1160–1172, 21 jan. 2015b. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2659-14.2015>. Disponível em: <Functional Mapping of Face-Selective Regions in the Extrastriate Visual Cortex of the Marmoset | Journal of Neuroscience (jneurosci.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

JAMES, W. **The principles of psychology. Vol. 1**. [s.l.] New York Cosimo Classics, 2007. Disponível em: <>. Acesso em: 7 jun. 2021.

JANECKA, J. E. *et al.* Molecular and Genomic Data Identify the Closest Living Relative of Primates. **Science**, v. 318, n. 5851, p. 792–794, 2 nov. 2007. DOI <https://doi.org/10.1126/science.1147555>. Disponível em: <Molecular and Genomic Data Identify the Closest Living Relative of Primates | Science (sciencemag.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

JENDRITZA, P. *et al.* Visual Neuroscience Methods for Marmosets: Efficient Receptive Field Mapping and Head-Free Eye Tracking. **eneuro**, v. 8, n. 3, p. ENEURO.0489-20.2021, 16 abr. 2021. DOI <https://dx.doi.org/10.1523/JNEURO.0489-20.2021>. Disponível em: <Visual Neuroscience Methods for Marmosets: Efficient Receptive Field Mapping and Head-Free Eye Tracking | eNeuro>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KELL, A. J. E. *et al.* Marmoset invariant object recognition behavior mirrors that of humans and macaques at fine scale. **bioRxiv**, 20 out. 2020. DOI <https://doi.org/10.1101/2020.10.19.345561>. Disponível em: <<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.10.19.345561v2.full>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KLEIN, R. Covert Exogenous Cross-Modality Orienting between Audition and Vision. **Vision**, v. 2, n. 1, p. 8, 9 fev. 2018. DOI <https://doi.org/10.3390/vision2010008>. Disponível em: <Vision | Free Full-Text | Covert Exogenous Cross-Modality Orienting between Audition and Vision (mdpi.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KOELEWIJN, T.; BRONKHORST, A.; THEEUWES, J. Auditory and visual capture during focused visual attention. **Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance**, v. 35, n. 5, p. 1303–1315, 2009. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/a0013901>. Disponível em: <Auditory and visual capture during focused visual attention. - PsycNET (apa.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KRAUZLIS, R. J. *et al.* Selective attention without a neocortex. **Cortex**, v. 102, p. 161–175, maio 2018. DOI <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.08.026>. Disponível em: <Selective attention without a neocortex - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

KURIHARA, S. *et al.* Anatomical and Surgical Evaluation of the Common Marmoset as an Animal Model in Hearing Research. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 13, 6 jun. 2019. DOI <https://doi.org/10.3389/fnana.2019.00060>. Disponível em: <Frontiers | Anatomical and Surgical Evaluation of the Common Marmoset as an Animal Model in Hearing Research | Frontiers in Neuroanatomy>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LIUZZI, L. *et al.* How Sensitive Are Conventional MEG Functional Connectivity Metrics With Sliding Windows to Detect Genuine Fluctuations in Dynamic Functional Connectivity? **Frontiers in Neuroscience**, v. 13, 2 ago. 2019. DOI <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00797>. Disponível em: <<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnins.2019.00797/full>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LUCK, S. J.; VECERA, S. P. Attention. In: **Stevens's Handbook of Experimental Psychology**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2002.

LUPIÁÑEZ, J. *et al.* Does IOR occur in discrimination tasks? Yes, it does, but later. **Perception & Psychophysics**, v. 59, n. 8, p. 1241–1254, dez. 1997. DOI

<https://doi.org/10.3758/BF03214211>. Disponível em: < Does IOR occur in discrimination tasks? Yes, it does, but later | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LUPIÁÑEZ, J. *et al.* The effects of practice on cueing in detection and discrimination tasks. **Psicológica**, v. 22, n. 1, p. 1–23, 2001a. Disponível em: < <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=16917746002>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

LUPIÁÑEZ, J. *et al.* On the Strategic Modulation of the Time Course of Facilitation and Inhibition of Return. **The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A**, v. 54, n. 3, p. 753–773, ago. 2001b. DOI <https://doi.org/10.1080/713755990>. Disponível em: <On the Strategic Modulation of the Time Course of Facilitation and Inhibition of Return - Juan Lupiáñez, Bruce Milliken, César Solano, Bruce Weaver, Steven P. Tipper, 2001 (sagepub.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

LUPIÁÑEZ, J.; KLEIN, R. M.; BARTOLOMEO, P. Inhibition of return: Twenty years after. **Cognitive Neuropsychology**, v. 23, n. 7, p. 1003–1014, out. 2006. DOI <https://doi.org/10.1080/02643290600588095>. Disponível em: < Inhibition of return: Twenty years after: Cognitive Neuropsychology: Vol 23, No 7 (tandfonline.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

MACLEAN, C. J. *et al.* Visual discrimination learning impairments produced by combined transections of the anterior temporal stem, amygdala and fornix in marmoset monkeys. **Brain Research**, v. 888, n. 1, p. 34–50, jan. 2001. DOI [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(00\)02998-X](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(00)02998-X). Disponível em: <Visual discrimination learning impairments produced by combined transections of the anterior temporal stem, amygdala and fornix in marmoset monkeys - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MARIS, E.; OOSTENVELD, R. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 164, n. 1, p. 177–190, ago. 2007. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>. Disponível em: < https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165027007001707?casa_token=qUvZWYsS_20AAAAA:BiSITf4gcHGGNxXnst82mnOPRsLo-TPqJyrhHOkn-Q4py3CJar4eznlpOu3VaMNp0dqjUiO4qcPe>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MAZZA, V. *et al.* How automatic are audiovisual links in exogenous spatial attention? **Neuropsychologia**, v. 45, n. 3, p. 514–522, jan. 2007. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.02.010>. Disponível em: < How automatic are audiovisual links in exogenous spatial attention? - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MCDONALD, J. J. *et al.* Neural Substrates of Perceptual Enhancement by Cross-Modal Spatial Attention. **Journal of Cognitive Neuroscience**, v. 15, n. 1, p. 10–19, 1 jan. 2003. DOI <https://doi.org/10.1162/089892903321107783>. Disponível em: <Neural Substrates of Perceptual Enhancement by Cross-Modal Spatial Attention | Journal of Cognitive Neuroscience | MIT Press>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MCDONALD, J. J. *et al.* Salient Sounds Activate Human Visual Cortex Automatically. **Journal of Neuroscience**, v. 33, n. 21, p. 9194–9201, 22 maio 2013. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5902-12.2013>. Disponível em: < Salient Sounds Activate Human Visual Cortex Automatically | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MCDONALD, J. J.; TEDER-SÄLEJÄRVI, W. A.; HILLYARD, S. A. Involuntary orienting to sound improves visual perception. **Nature**, v. 407, n. 6806, p. 906–908, out. 2000. DOI <https://doi.org/10.1038/35038085>. Disponível em: <Involuntary orienting to sound improves visual perception | Nature>. Acesso em: 7 jun. 2021.

METZGER, R. R. *et al.* Auditory Saccades From Different Eye Positions in the Monkey: Implications for Coordinate Transformations. **Journal of Neurophysiology**, v. 92, n. 4, p. 2622–2627, out. 2004. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.00326.2004>. Disponível em: <Auditory Saccades From Different Eye Positions in the Monkey: Implications for Coordinate Transformations | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MITCHELL, J. F.; LEOPOLD, D. A. The marmoset monkey as a model for visual neuroscience. **Neuroscience Research**, v. 93, p. 20–46, abr. 2015. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neures.2015.01.008>. Disponível em: <The marmoset monkey as a model for visual neuroscience - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MITCHELL, J. F.; REYNOLDS, J. H.; MILLER, C. T. Active Vision in Marmosets: A Model System for Visual Neuroscience. **Journal of Neuroscience**, v. 34, n. 4, p. 1183–1194, 22 jan. 2014. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3899-13.2014>. Disponível em: <Active Vision in Marmosets: A Model System for Visual Neuroscience | Journal of Neuroscience (jneurosci.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MORAN, J.; DESIMONE, R. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. **Science**, v. 229, n. 4715, p. 782–784, 23 ago. 1985. DOI <https://doi.org/10.1126/science.4023713>. Disponível em: <Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex | Science (sciencemag.org)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MURPHY, D. L. *et al.* Evidence for a system in the auditory periphery that may contribute to linking sounds and images in space. **bioRxiv**, 19 jul. 2020. DOI <https://doi.org/10.1101/2020.07.19.210864>. Disponível em: <<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.07.19.210864v1.full>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

NICHOLS, T. E.; HOLMES, A. P. Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: A primer with examples. **Human Brain Mapping**, v. 15, n. 1, p. 1–25, 12 nov. 2001. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/hbm.1058>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

O'NEILL, G. C. *et al.* Dynamics of large-scale electrophysiological networks: A technical review. **NeuroImage**, v. 180, p. 559–576, out. 2018. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.10.003>. Disponível em: <Dynamics of large-scale electrophysiological networks: A technical review - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

PANDEY, S.; SIMHADRI, S.; ZHOU, Y. Rapid Head Movements in Common Marmoset Monkeys. **iScience**, v. 23, n. 2, p. 100837, fev. 2020. DOI <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.100837>. Disponível em: <Rapid Head Movements in Common Marmoset Monkeys: iScience (cell.com)>. Acesso em: 7 jun. 2021.

POPULIN, L. C. Monkey Sound Localization: Head-Restrained versus Head-Unrestricted Orienting. **Journal of Neuroscience**, v. 26, n. 38, p. 9820–9832, 20 set. 2006. DOI <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3061-06.2006>. Disponível em: <Monkey Sound Localization: Head-Restrained versus Head-Unrestricted Orienting | Journal of Neuroscience (jneurosci.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

PORTER, K. K.; METZGER, R. R.; GROH, J. M. Representation of Eye Position in Primate Inferior Colliculus. **Journal of Neurophysiology**, v. 95, n. 3, p. 1826–1842, mar. 2006. DOI <https://doi.org/10.1152/jn.00857.2005>. Disponível em: <Representation of Eye Position in Primate Inferior Colliculus | Journal of Neurophysiology>. Acesso em: 7 jun. 2021.

POSNER, M. I. Orienting of attention. **Quarterly Journal of Experimental Psychology**, v. 32, n. 1, p. 3–25, fev. 1980. DOI <https://doi.org/10.1080%2F00335558008248231>. Disponível em: < Orienting of Attention - Michael I. Posner, 1980 (sagepub.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

POSNER, M. I. *et al.* Inhibition of return: Neural basis and function. **Cognitive Neuropsychology**, v. 2, n. 3, p. 211–228, ago. 1985. DOI <https://doi.org/10.1080/02643298508252866>. Disponível em: < Inhibition of return: Neural basis and function: Cognitive Neuropsychology: Vol 2, No 3 (tandfonline.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

POSNER, M. I.; COHEN, Y. Components of Visual Attention. **Attention and performance X: Control of language processes**, v. 32, p. 531, 556, 1984. Disponível em: < http://www2.psych.utoronto.ca/users/ferber/teaching/visualattention/readings/Sept22/1984_Posner_Cohen_Attention&PerformanceX.pdf>. Acesso em: 7 jun. 2021.

PREUSS, T. M. Taking the Measure of Diversity: Comparative Alternatives to the Model-Animal Paradigm in Cortical Neuroscience. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 55, n. 6, p. 287–299, 2000. DOI <https://doi.org/10.1159/000006664>. Disponível em: < <https://www.karger.com/Article/Abstract/6664>>. Acesso em: 7 jun. 2021.

REMYNTOON, E. D.; OSMANSKI, M. S.; WANG, X. An Operant Conditioning Method for Studying Auditory Behaviors in Marmoset Monkeys. **PLoS ONE**, v. 7, n. 10, p. e47895, 24 out. 2012. DOI <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047895>. Disponível em: <An Operant Conditioning Method for Studying Auditory Behaviors in Marmoset Monkeys (plos.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

RUFF, H. A.; CAPOZZOLI, M.; WEISSBERG, R. Age, individuality, and context as factors in sustained visual attention during the preschool years. **Developmental Psychology**, v. 34, n. 3, p. 454–464, 1998. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0012-1649.34.3.454>. Disponível em: <Age, individuality, and context as factors in sustained visual attention during the preschool years. - PsycNET (apa.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHIEL, N.; SOUTO, A. The common marmoset: An overview of its natural history, ecology and behavior. **Developmental Neurobiology**, v. 77, n. 3, p. 244–262, 11 nov. 2016. DOI <https://doi.org/10.1002/dneu.22458>. Disponível em: <The common marmoset: An overview of its natural history, ecology and behavior - Schiel - 2017 - Developmental Neurobiology - Wiley Online Library>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SCHMITT, M.; POSTMA, A.; DE HAAN, E. Interactions between Exogenous Auditory and Visual Spatial Attention. **The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A**, v. 53, n. 1, p. 105–130, fev. 2000. DOI <https://doi.org/10.1080%2F713755882>. Disponível em: <Interactions between Exogenous Auditory and Visual Spatial Attention - Michel Schmitt, Albert Postma, Edward De Haan, 2000 (sagepub.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

SHIMP, C. P.; FRIEDRICH, F. J. Behavioral and computational models of spatial attention. **Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes**, v. 19, n. 1, p. 26–37, 1993. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0097-7403.19.1.26>. Disponível em: <Behavioral and computational models of spatial attention. - PsycNET (apa.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

SOLOMON, S. G.; ROSA, M. G. P. A simpler primate brain: the visual system of the marmoset monkey. **Frontiers in Neural Circuits**, v. 8, 8 ago. 2014. DOI <https://doi.org/10.3389/fncir.2014.00096>. Disponível em: <Frontiers | A simpler primate brain: the visual system of the marmoset monkey | Frontiers in Neural Circuits>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SPENCE, C.; DRIVER, J. Audiovisual links in exogenous covert spatial orienting. **Perception & Psychophysics**, v. 59, n. 1, p. 1–22, jan. 1997. DOI <https://doi.org/10.3758/BF03206843>. Disponível em: <Audiovisual links in exogenous covert spatial orienting | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SPENCE, C. J.; DRIVER, J. Covert spatial orienting in audition: Exogenous and endogenous mechanisms. **Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance**, v. 20, n. 3, p. 555–574, 1994. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0096-1523.20.3.555>. Disponível em: <https://psycnet.apa.org/record/1994-36007-001?casa_token=uyjBXXdA6DYAAAAA:yCx-NpXuvACzYRh11XRa2NWl0ZUb0_i-nojUdPgISAE10Y1-icijQ288cOyg3_Roqd4ZqDlic67ldefdh3cQQd7aig>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SPINELLI, S. *et al.* Performance of the marmoset monkey on computerized tasks of attention and working memory. **Cognitive Brain Research**, v. 19, n. 2, p. 123–137, abr. 2004. DOI <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2003.11.007>. Disponível em: <Performance of the marmoset monkey on computerized tasks of attention and working memory - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SRRESEARCH. SR Research, c2020. **About Eye Tracking**. Disponível em: <<https://www.sr-research.com/about-eye-tracking/>>. Acesso em: 07 de jun. de 2021.

STÖRMER, V. S.; MCDONALD, J. J.; HILLYARD, S. A. Cross-modal cueing of attention alters appearance and early cortical processing of visual stimuli. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 52, p. 22456–22461, 10 dez. 2009. DOI <https://doi.org/10.1073/pnas.0907573106>. Disponível em: <Cross-modal cueing of attention alters appearance and early cortical processing of visual stimuli | PNAS>. Acesso em: 7 jun. 2021.

SZINTE, M. *et al.* Sounds are remapped across saccades. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, dez. 2020. DOI <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78163-y>. Disponível em: <Sounds are remapped across saccades | Scientific Reports (nature.com) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

TOKUNO, H. *et al.* Marmoset neuroscience. **Neuroscience Research**, v. 93, p. 1–2, abr. 2015. DOI <https://doi.org/10.1016/j.neures.2014.12.007>. Disponível em: <The olfactory bulb and the number of its glomeruli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

TROILO, D.; ROWLAND, H. C.; JUDGE, S. J. Visual optics and retinal cone topography in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Vision Research**, v. 33, n. 10, p. 1301–1310, jul. 1993. DOI [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(93\)90038-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(93)90038-X). Disponível em: <Visual optics and retinal cone topography in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) - ScienceDirect>. Acesso em: 7 jun. 2021.

VROOMEN, J.; GELDER, B. DE. Sound enhances visual perception: Cross-modal effects of auditory organization on vision. **Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance**, v. 26, n. 5, p. 1583–1590, 2000. DOI <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0096-1523.26.5.1583>. Disponível em: < Sound enhances visual perception: Cross-modal effects of auditory organization on vision. - PsycNET (apa.org) >. Acesso em: 7 jun. 2021.

WAGNER, U.; BAKER, L.; ROSTRON, C. Searching for inhibition of return in the rat using the covert orienting of attention task. **Animal Cognition**, v. 17, n. 5, p. 1121–1135, 31 mar. 2014. DOI <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0745-0>. Disponível em: <Searching for inhibition of return in the rat using the covert orienting of attention task | SpringerLink>. Acesso em: 7 jun. 2021.

WANG, X. The harmonic organization of auditory cortex. **Frontiers in Systems Neuroscience**, v. 7, 2013. DOI <https://doi.org/10.3389/fnsys.2013.00114>. Disponível em: <Frontiers | The harmonic organization of auditory cortex | Frontiers in Systems Neuroscience>. Acesso em: 7 jun. 2021.

WRIGHT, R. D.; WARD, L. M. Crossmodal Attention Shifts. In: **Orienting of Attention**. [s.l.] Oxford University Press, 2008.

WURTZ, R. H.; GOLDBERG, M. E. The primate superior colliculus and the shift of visual attention. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 11, n. 6, p. 441–450, 1972d.

YAMAZAKI, Y. *et al.* Tool-use learning by common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Experimental Brain Research**, v. 213, n. 1, p. 63–71, 29 jun. 2011. DOI <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2778-9>. Disponível em: <<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s00221-011-2778-9.pdf>>. Acesso em: 7 jun. 2021.