

Adriano Alonso Pereira da Cunha

Ratos direcionam a atenção no espaço e usam
informações táteis na construção de mapas
cognitivos?

São Paulo

2005

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Adriano Alonso Pereira da Cunha

Ratos direcionam a atenção no espaço e usam
informações táteis na construção de mapas
cognitivos?

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências, na Área de
Fisiologia.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto
Fernando Xavier

São Paulo

2005

Cunha, Adriano Alonso Pereira da
Ratos usam informações tácteis na
construção do mapa cognitivo? / Adriano
Alonso Pereira da Cunha – São Paulo : A. P.
C., Alonso, 2005
67 p. :il.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.
Departamento de Fisiologia, 2005.

1. Neurofisiologia - Atenção 2.
Neurofisiologia - Estímulos Tácteis 3.
Neurofisiologia - Memória
I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biotecnologia. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Gilberto Fernando Xavier (Orientador)

A meus avós, Maria Haydeé e Joaquim, pelo apoio
em todas as etapas da minha vida.

Agradecimentos

Ao meu avô Antonio Alonso, pelo exemplo que tem sido para mim desde que aprendi a ler.

A minha avó Nadir e minha tia Ana Maria que, por estarem sempre por perto, tornaram meu mundo um lugar agradável.

Ao meu irmão Adalberto, por dividir os mesmos gostos e às vezes, opiniões e se tornou um companheiro indispensável.

Ao Prof. Gilberto Xavier que, através de suas aulas me mostrou o mundo da Fisiologia, que a cada minuto nas conversas sobre o trabalho e em reuniões tenta fazer com que seus alunos aprendam da melhor forma possível. Pelo apoio e liberdade que criou no laboratório, tornando-o um lugar agradável e de livre circulação de idéias.

A Sylvia, companheira de laboratório e graduação, que se tornou uma amiga e presença obrigatória nos congressos e no laboratório, impossível imaginar um congresso sem sua companhia.

Ao Frazão e ao Arnaldo, pela amizade, troca de idéias e disponibilidade para ajudar em todos os momentos.

A todas as pessoas que dividiram esses anos de mestrado e iniciação científica e tornaram o laboratório um local muito agradável e rico: Rodrigo Pavão, Edson e Cláudia Sallai, Lotte, Bárbara, Verônica, Cláudia Marote, João, Luiz Fernando e Paula.

Aos meus amigos Evandro Angerami, Fábio Pinheiro e Guilherme Ribeiro, por terem me apoiado nos piores e compartilhado os melhores momentos dos anos que estive no mestrado, sem contar as aulas sobre Fisiologia que assistiram e discutiram enriquecendo sua preparação.

Aos meus amigos e amigas: Igor Be, Felipe Nicolau, José Ribeiro, Eddie, Riviane Garcez, Fernando Maeda, Daniela Pilikian, Patrícia Hayashi, Ricardo Kawabata, Daniel Impiglia, Marcelo Gebrael e Alexandre Lanzoni pela companhia em várias viagens, passeios, shows etc, por entenderem que estava ocupado em fase de experimentos e mesmo assim me convidarem para os melhores eventos, despedidas, casamentos etc.

Aos meus amigos de graduação: George Mattox, Marco César, Pedro Nunes, Fernanda Quaglio, Fernanda Hussein, Josafá, Roberto, Rodrigo e João pelas várias discussões no C.A. sobre evolução e outros temas.

A Thelma Tanabe, que é compreensiva do jeito que um namorado mestrando precisa, fazendo companhia e me ajudando a concluí-lo.

A Olga, por ter contribuído de uma forma que de tão grande ainda não tenho dimensão para meu mestrado e minha vida.

Índice

I. Introdução	09
1. Como funcionaria o mapeamento espacial	11
2. A seleção da informação	16
3. Vibrissas e atenção	19
4. Lateralidade	26
5. Justificativa para a realização dos Experimentos	27
6. Objetivos	28
II. Material e Métodos	29
1. Sujeitos	29
2. Aparelho	29
3. Procedimentos Comportamentais	30
3.1 Privação alimentar	30
3.2 Manipulação	30
3.3 Fase de pré-exposição	31
3.4 Fase de treino	31
3.5 Fase de Testes	32
3.6 Parâmetros mensurados	32
4. Análise estatística	33
III. Experimentos	34
1. Experimento 1:	
Ratos direcionam a atenção à um local do ambiente?	34
1.1 Teste 1. Introdução de um novo estímulo visual	35

1.1.1 Resultados do Teste 1	36
1.2 Teste 2: Introdução de um estímulo táctil subliminar	38
1.2.1 Resultados do Teste 2	39
1.3 Discussão do Experimento 1	40
2. Experimento 2:	
Ratos usam informações tácteis na construção de mapas cognitivos?	44
2.1 Teste 1. Reação à introdução de um novo estímulo táctil no ambiente	45
2.1.1 Resultados do Teste 1	45
2.2 Teste 2: Reação à mudança de local de apresentação dos estímulos tácteis	48
2.2.1 Resultados do Teste 2	49
2.3 Teste 3: Reação à mudança do tipo de rugosidade dos estímulos tácteis	51
2.3.1 Resultados do Teste 3	51
2.4 Discussão do Experimento 2	52
IV. Discussão Geral	55
V. Bibliografia	60

Introdução

Animais alimentam-se e reproduzem-se. A busca por alimento e a reprodução tornam-se mais eficientes quando o animal é capaz de recordar-se precisamente dos locais mais prováveis de ocorrência de alimento, utilizando-se de representações espaciais do ambiente (mapas cognitivos) e uso dessas informações para extrapolar localizações prováveis, porém nunca experienciadas, dedutíveis da experiência prévia. Segundo O'Keefe & Nadel (1978), os animais estabelecem representações sobre as relações entre os vários estímulos do ambiente formando um mapa espacial aloccêntrico, envolvendo triangulações entre os estímulos, independentemente de sua própria localização no ambiente; esse sistema foi chamado de *locale*, ou aprendizagem de local. Animais podem também localizar-se no espaço utilizando-se de sistemas de *taxon*, onde o espaço é representado sempre em relação ao organismo (o que inclui orientação egocêntrica), ou em relação a um único estímulo preponderante (o que inclui orientação por guiamento).

Em seu ambiente natural, animais são expostos a estímulos de diferentes modalidades (sonora, tátil, visual etc.); a ênfase dada a cada uma das modalidades depende da espécie. Algumas aves, por exemplo, utilizam-se de estrelas ou do campo magnético da terra como fonte de informação sobre o ambiente. Assim sendo, cada animal tem uma representação única, multi-modal, do ambiente.

Tolman et al. (1946, *apud* O'Keefe e Nadel, 1978), a partir de experimentos com ratos em labirintos, defendeu que em um mapa cognitivo as relações entre os objetos são muito importantes, em contraposição às relações entre os objetos específicos e o organismo. A partir de triangulações entre os diferentes objetos do ambiente o animal estabelece relações de distância entre esses objetos. O sistema *locale* seria responsável pela formação de mapas aloccêtricos que, por envolver diferentes relações entre os estímulos do ambiente, é flexível e prontamente aplicável a novas situações. Diferentemente, o sistema *taxon* envolve um deslocamento que se baseia em uma pista preponderante, seja ela do ambiente ou egocêntrica sendo, portanto, pouco flexível.

No sistema *taxon*, dependente da orientação por um único marco espacial, uma rota ou pela posição do animal em relação a um estímulo preponderante, qualquer alteração

nestes fatores fará com que haja desorientação, pois há pouca informação disponível, quando comparado a um mapa. O sistema *taxon* pode envolver ainda um conjunto de rotações do eixo do corpo do animal. Por exemplo, quando uma pessoa pede informações em uma cidade que lhe é desconhecida e um morador responde: “-Siga reto até o segundo farol, vire à direita e siga até o banco...”, se um farol tivesse sido adicionado no meio do trajeto ou se a placa do banco tivesse sido removida para limpeza o turista não teria sucesso.

Um mapa cognitivo é flexível e abre diversas possibilidades sobre o trajeto utilizado, através da interpolação dos dados novos com os demais marcos espaciais previamente observados. Um mapa contém as relações entre diversos estímulos utilizados como marcos espaciais no ambiente. Essa representação pode ser ativada de modo interno ou externo. A ativação interna ocorre pela evocação mnemônica, enquanto a externa surge através de comparações entre a representação interna e conjuntos de pistas que tenham entre si as mesmas relações, ou relações bem parecidas com as que formaram o mapa. Através de um direcionamento dos órgãos sensoriais para um local do ambiente, o animal consegue atualizar rapidamente seu mapa cognitivo e com um menor custo do que seria a construção de um novo mapa. A partir de memórias de alterações previamente encontradas, o animal pode prever o comportamento do sistema com razoável precisão e com facilidade reconhecê-lo mesmo após a mudança de alguns de seus estímulos ou mesmo a remoção de estímulos. Outra característica importante faz com que a construção do mapa independa da posição do animal e em qualquer lugar daquele ambiente em que o animal for colocado, o ambiente será reconhecido. O comportamento exploratório faz com que o animal consiga integrar a informação sensorial e respostas motoras, gerando previsões sobre o ambiente e direcionando o que os autores chamaram de “foco de excitação” nos locais dentro de um mapa.

Em uma demonstração interessante do funcionamento deste sistema, Thinus-Blanc *et al.* (1987) testaram, em uma arena circular, o comportamento exploratório de ratos. Quatro objetos foram colocados no labirinto, dispostos a certa distância entre si. Após a familiarização dos animais com a disposição dos objetos nesse labirinto alterou-se a distância entre os objetos. A mudança da distância inter-objetos gerou resposta exploratória quando a alteração atingia determinada magnitude. Isto reforça a hipótese de que quanto

maior a diferença entre o ambiente encontrado e a representação inicial disponível no mapa cognitivo, mais intensa é a resposta exploratória. Nesse experimento os autores não modificaram os estímulos em si, mas apenas a distância entre eles; ou seja, o mapa cognitivo consiste de uma representação precisa não apenas da presença de marcos espaciais no ambiente, mas também das relações entre estes marcos.

Ittelson (1973, *apud* O'Keefe, 1978) defende que os objetos em um ambiente são envolvidos por ele e não podem ser isolados e identificados fora deste, e defende que um animal não observa o ambiente, mas o explora ativamente. Estímulos do ambiente devem ser selecionados e comparados com suas representações prévias no ambiente, em busca de disparidades entre a representação já disponível e a atualmente encontrada pelo animal. Qualquer diferença (“mismatch”) desencadearia o aumento da atividade exploratória, ou seja, o animal está continuamente tentando atualizar seu mapa cognitivo, aumentando a própria eficiência na busca de alimentos, marcação de território e localização de predadores, co-específicos e possíveis parceiros sexuais.

O mapeamento espacial

O'Keefe & Nadel (1978) associaram uma estrutura nervosa denominada hipocampo à aquisição de informações de natureza espacial. O hipocampo seria uma peça chave na criação de mapas aloentrícos e, portanto, sua integridade seria necessária para esta função.

O mapa criado seria uma representação daquele ambiente e incluiria não só os estímulos como a relação entre eles (Thinus-Blanc *et al.*, 1987). O mapa criado envolveria as distâncias entre tais estímulos e características como sua textura, cor, tamanho etc. Durante a primeira exposição a um ambiente qualquer o animal iria observá-lo e adquirir as informações relevantes para a construção do mapa. Em exposições subsequentes o animal iria adicionar informações ao mapa até chegar a um nível de habituação, no qual o animal pouco explora o ambiente; mas o patrulha. Esse processo de habituação é mostrado em vários trabalhos (e.g.: Ades & Rodrigues, 1975; Xavier *et al.*, 1991; Xavier *et al.*, 1990), e pode ser mensurado por meio do tempo durante o qual o animal explora uma determinada alteração na disposição dos objetos ou mesmo pela introdução de um objeto novo no ambiente.

Quando há mudanças no ambiente, como por exemplo, a mudança de local de um estímulo ou a adição de uma característica nova, há o aparecimento de atividade exploratória, que será dirigida ao local da mudança que pode ser interpretada como uma forma de obter informações para atualizar o mapa cognitivo. Um animal habituado a um labirinto reduz sua atividade exploratória, pois já atualizou seu mapa cognitivo sobre o mesmo. O hipocampo faria o papel de comparador entre eventos no ambiente, e registraria o mapa cognitivo daquele ambiente.

O tempo de permanência pelo animal no local onde surge uma novidade será maior já que ocorre atividade exploratória; porém, em exposições ulteriores, essa atividade será cada vez menor devido ao processo de habituação que corresponde à perda de novidade. Importante ressaltar que não são necessários estímulos novos para causar aparecimento de atividade exploratória, como mostrado por Xavier *et al.* (1991). Em seu experimento os autores treinaram ratos a correr por um corredor e, após os animais adquirirem um nível assintótico de desempenho, foram apresentadas placas nas paredes diferentes daquelas apresentadas nas sessões de treino; i.e., as placas ao invés de serem brancas e lisas agora eram transparentes e rugosas. Os animais responderam à novidade e mostraram habituação à exposição repetitiva desse estímulo, evidenciada pela redução do tempo de exploração do mesmo no mesmo local. Os estímulos foram apresentados nas tentativas 4, 6 e 8 que tinham o mesmo sentido da tentativa 2, na qual não foram apresentados estímulos. Quando os autores compararam a tentativa 2 de uma sessão anterior a apresentação dos estímulos visuais/táteis com as sessões seguintes, foi observado um aumento no tempo gasto nas últimas interpretado pelos autores como uma reação à ausência dos estímulos apresentados na sessão anterior. Stein *et al.* (1999) também observaram reação à ausência de um estímulo quando os animais eram colocados em um campo aberto.

Após os animais terem novamente estabilizado seu tempo de corrida Xavier *et al.* (1991), modificaram o local de apresentação dos estímulos para um local mais distante do ponto de partida. O tempo que os animais permaneceram no novo local de apresentação aumentou em relação às tentativas anteriores, embora em menor magnitude quando comparado à primeira apresentação do estímulo novo no local anterior. Os animais responderam não só a apresentação de novos estímulos (no caso, visuais e táteis), mas também à mudança de local de sua apresentação e à ausência de estímulos previamente

apresentados. Em um experimento realizado com os mesmos animais os autores modificaram o local de apresentação e as características visuais e táteis dos estímulos (agora as placas apresentadas são pretas e lisas). Os animais responderam e se habituaram aos novos estímulos de maneira mais rápida. Com esse experimento os autores mostraram que os animais detectam mudanças de cor e textura em novos estímulos.

Xavier *et al.* (1991) observaram que houve diminuição da resposta conforme os experimentos se sucederam o quê, segundo os autores, sugere que há uma transferência de habituação entre os experimentos. E propuseram que o ambiente, da forma que é apresentado para os animais, sujeito às mudanças com certa regularidade, possui um padrão “que deixa de ser em que local está uma placa rugosa e transparente por exemplo, e passa a ser, para o animal, um ambiente onde os estímulos mudam de lugar sempre”. O ambiente passa a ser mutável e os animais geram expectativas a partir desse padrão.

Gray (1982) propõe que o sistema hipocampal teria a função de comparar estímulos esperados (com base na identificação de regularidades passadas registradas na memória) com estímulos novos. Se os estímulos esperados e os novos forem iguais, o comportamento prossegue. Se os estímulos esperados e os novos forem diferentes, o sistema hipocampal interrompe (inibe) o comportamento em curso para gerar atividade exploratória e identificar a origem da discrepância. Segundo esse autor o sistema hipocampal não armazena informações por longa duração.

A comparação não envolveria apenas as características espaciais, como proposto por O'Keefe & Nadel (1978), mas quaisquer estímulos presentes e esperados. Para comparar estímulos o sistema deveria ter acesso ao mundo atual, através dos sistemas sensoriais, e a estímulos esperados antecipados, a partir de regularidades passadas arquivadas na memória, ao próximo passo dos planos motores do animal num sistema gerador de previsões.

Quando um animal visita um ambiente, ao qual está habituado, ele possui informações sobre o estado desse ambiente e, baseado nas visitas passadas, faz uma previsão sobre o estado atual do ambiente. A atividade de correr nesse ambiente não será alterada se a previsão estiver correta, isto é, não haverá alteração no programa motor e o sistema se limita a simplesmente checar (confirmar) suas previsões.

De acordo com Gray (1982), o sistema hipocampal funcionaria de duas formas: uma só checando o ambiente, verificando se há novidades, e outra na qual ele assumiria o

comando. O sistema hipocampal só assumiria o comando quando o animal encontrasse alguma discrepância no ambiente como, por exemplo, uma novidade, erro, punição ou ausência de reforço, ou seja, quando uma informação presente não corresponde à expectativa gerada no sistema gerador de previsões.

Segundo Gray (1982), esse sistema seria o responsável pela comparação entre o estímulo esperado e o atual. Quando esse sistema detecta uma diferença, ele assume o controle, inibindo a atividade motora e fazendo com que surja comportamento exploratório e orientação para a diferença. O tempo gasto naquele local seria maior em comparação com o que seria gasto se não houvesse mudanças. O animal pode parar e explorar a diferença ou fazer isso enquanto está se locomovendo.

O comportamento exploratório ocorre quando há novidade, como argumentam O'Keefe & Nadel (1978), mas um estímulo só pode ser considerado novidade se o restante do ambiente for conhecido; isso implica que a novidade depende do contexto, i.e., de todos os outros estímulos presentes naquele local. O comportamento exploratório consiste de um conjunto de ações que o animal apresenta para cumprir seu objetivo: conseguir um número maior de informações sobre a novidade, ou de acordo com Gray (1982), sobre a diferença entre o estado do mundo esperado e o estado observado. O animal toca a superfície do estímulo, cheira, morde, vibra suas vibrissas; enfim procura adquirir ativamente novas informações sobre o ambiente através de seus sistemas sensoriais.

Após adquirir informações sobre esse estímulo, ele deixa de ser novidade para o animal e ocorre o processo de habituação, que seria explicado da mesma forma que na teoria de O'Keefe & Nadel (1978); como o estado do mundo não mudou, não há diferenças entre o esperado e o estado atual. Além disso, O'Keefe & Nadel (1978) enfatizam a importância da curiosidade como motivação para o animal adquirir informação e incorporá-la a mapas cognitivos.

O animal seleciona a modalidade sensorial apropriada em função do que é previsto. Se na sua última visita àquele local o animal encontrou um objeto rugoso, por exemplo, ele tocará o objeto e exibirá comportamentos que visam explorar suas propriedades tácteis, o mesmo sendo válido no caso de um estímulo visual (ex.: cor preta), i.e., o animal deverá comparar estímulos visuais. Informações de outras modalidades sensoriais supostamente teriam menor probabilidade de serem analisadas, embora também sejam incorporadas ao

mapa quando o animal está explorando aquele local. A partir de experiências passadas o animal esperará que a estimulação seja da mesma modalidade que na exposição anterior. Portanto podemos supor que haverá maior confirmação da previsão se sucessivas exposições forem de uma mesma modalidade sensorial, e se ocorrem no mesmo local do labirinto. A informação que chega ao sistema comparador é selecionada levando em consideração o que é previsto, o que implica que a seleção é controlada pelo sistema septo-hipocampal, ou seja, pelo próprio comparador. Quando a novidade tiver sido incorporada ao mapa espacial (O'Keefe & Nadel, 1978) ou quando ela for esperada (Gray, 1982) o animal não exibirá comportamento exploratório (ver por ex.: Ades & Rodrigues, 1975; Xavier *et al.*, 1990; 1991) pela diminuição do tempo gasto para atravessar um labirinto.

Supostamente, apesar de o animal selecionar a modalidade sensorial relacionada com a novidade para atualizar o mapa existente, o mapa formado será apenas um, contendo informação sobre textura, disposição entre os objetos, cor, cheiros etc. Ou seja, embora apenas uma modalidade sensorial seja estimulada, ou melhor, será a razão de uma verificação pelo sistema comparador/gerador de previsões, essa atualização do estado do mundo será multimodal. O tempo também deve ser quantificado, pois a informação que chega a ele deve ser simultânea ao ocorrido e o sistema deve ordenar os eventos esperados e observados.

Experimentos de nosso laboratório utilizando o mesmo aparelho experimental utilizado nos experimentos acima relatados (Xavier *et al.*, 1990) mostraram evidências de que o hipocampo está envolvido na formação de mapas espaciais. Esses autores mostraram que ratos que sofreram lesão no hipocampo não respondem a mudanças no local de apresentação de estímulos previamente apresentados embora esses animais apresentem reação a novos estímulos, habituação igual aos animais controle e também reajam a mudanças de padrão do estímulo visual. Os animais foram treinados a correr por um corredor. Quando eles apresentaram um nível assintótico de desempenho, foi introduzida uma placa preta, que fez com que o tempo que todos os animais permaneceram naquele local aumentasse devido ao comportamento exploratório. Quando, após habituação completa à introdução intermitente do mesmo estímulo no mesmo local, o estímulo foi apresentado em outro local os animais lesados não responderam, evidenciando o papel do hipocampo na construção de mapas espaciais.

Dada a relevância de informações espaciais para a sobrevivência, não surpreende que tenha havido a seleção de sistemas neurais especificamente relacionados com a geração de atividade exploratória e a formação de representações do ambiente. Sendo que a atividade exploratória é necessária para a aquisição de informações sobre o ambiente e portanto para a formação de mapas espaciais.

A seleção da informação

Para que uma informação seja incorporada ao mapa espacial, ela deve ser percebida pelo sistema sensorial. O simples fato de expor o animal a uma estimulação visual, por exemplo, não faz com que essa estimulação seja incorporada na memória. Animais estão sujeitos a diversas estimulações durante cada segundo e, se testados sobre detalhes do ambiente, não serão capazes de revelar a detecção de todos os seus detalhes com precisão. Para que certas características do ambiente sejam incorporadas ao mapa espacial é preciso que o animal direcione recursos de processamento para essa porção específica do ambiente e selecione a estimulação cujo processamento será privilegiado.

A capacidade de um animal selecionar um estímulo ou local, dentre diversos disponíveis, para processamento preferencial, foi chamada de atenção seletiva. Embora não haja consenso na literatura sobre sua definição. A atenção está envolvida em algumas desordens como, por exemplo, a esquizofrenia (Mirsky & Duncan, 1986); nesse caso, haveria uma perda da capacidade de ignorar estímulos irrelevantes do ambiente.

Posner (1980) propôs um paradigma comportamental que permite investigar atenção de modo dissociado em relação à estimulação sensorial. O autor pediu a voluntários que fixassem o foco visual em um ponto e apresentou pistas válidas (que seriam setas apresentadas próximo ao ponto de fixação ou dicas periféricas) indicando o local mais provável de aparecimento de estímulos. Houve redução do tempo de reação para estímulos apresentados no local atendido. Havia também pistas inválidas (que não indicariam o verdadeiro local do estímulo). Houve aumento do tempo de reação para estímulos apresentados fora do ponto atendido. E havia pistas neutras que não direcionavam a atenção para qualquer local. Nesse caso, o tempo de resposta era intermediário, entre as duas condições. Importante ressaltar que as condições gerais de estimulação sensorial são iguais

nas condições válidas, inválidas e neutras de modo que a única forma de explicar a redução no tempo de reação nas tentativas válidas ou aumento no tempo de reação nas tentativas inválidas em relação à condição neutra seria invocar atenção. Os sujeitos experimentais deslocavam a atenção do ponto central para o local mais provável de aparecimento do estímulo, e isto favorecia a resposta na condição válida.

Eventos imprevisíveis, por exemplo, o aparecimento de um predador, pela sua relevância, deve levar à captação da atenção. Segundo Allport (1991) esse seria um problema crítico para organismos multifuncionais.

Esse tipo de resposta vem sendo chamada de atenção exógena, pois ocorre no presente quando o animal é exposto a um estímulo súbito no campo periférico de visão. Portanto ela seria controlada por estímulos ambientais. Mas há um outro tipo de atenção chamada de atenção endógena que, em contraposição à anterior, seria movida por um ato de vontade. A atenção endógena seria controlada pelo indivíduo e pode ser voltada para estímulos passados ou futuros e, devido a essa característica, envolveria memória, e também a antecipação de eventos com base em memórias sobre regularidades passadas. Quando um animal está em um ambiente onde, em visita anterior, foi apresentado um novo estímulo, sua atenção volta-se para aquele local do ambiente mesmo antes do local ser alcançado. Se aquela novidade estiver em outro local, será necessário que a atenção seja desengajada dali e dirigida a esse novo local.

Segundo Posner & Raichle (1994 *apud* Nahas, 2001) determinadas estruturas neurais estão envolvidas nesses processos. O córtex parietal posterior seria responsável por desengajar a atenção de um local permitindo sua reorientação para outro local. Lesões nos colículos superiores e em áreas mesencefálicas causam uma demora maior na movimentação da atenção de um local a outro. O engajamento da atenção é prejudicado se a lesão for feita no núcleo pulvinar do tálamo. Importante ressaltar que a maioria dos experimentos sobre processos atencionais foi realizada em primatas e envolveu a modalidade visual. A construção de mapas espaciais, por exemplo, pouco considera a utilização de estímulos próximos ao animal quando propõe que os animais estabelecem relações entre as distâncias existentes entre os vários objetos do ambiente.

Em animais a atenção vem sendo investigada indiretamente por meio da lentificação da taxa de aquisição de uma associação entre dois estímulos, como o teste de inibição

latente (Lubow, 1973), no qual um estímulo apresentado sozinho, antes de ser pareado com o estímulo incondicionado, faz com que seu condicionamento seja prejudicado. Acredita-se que o estímulo não gerou qualquer consequência e o animal passa, então a ignorá-lo.

Estudos prévios realizados em nosso laboratório indicam que o animal direciona a atenção para um setor do labirinto onde um estímulo visual foi previamente apresentado, passando a detectar um estímulo táctil subliminar nas patas (Stein & Xavier, em preparação). Esses autores treinaram animais para correr em uma pista reta e, após os animais adquirirem um tempo de travessia estável, apresentaram um estímulo visual para dois grupos, sendo que o terceiro não recebeu qualquer estimulação nessa fase do experimento. Na sessão seguinte estímulos táteis foram apresentados nas patas para todos os três grupos. O grupo que não recebeu estimulação visual no Teste 1 não respondeu à estimulação tátil (placas rugosas no assoalho) indicando que o estímulo táctil era subliminar. Os animais que receberam estimulação visual no Teste 1 reagiram à apresentação do estímulo táctil no Teste 2, interessante, os animais que receberam estimulação visual e tátil no mesmo local reagiram mais prontamente à apresentação do segundo, em contraste com os animais que receberam o estímulo visual num local e o estímulo táctil num outro local do corredor. Isto mostra, em ratos, que o direcionamento da atenção para um setor do espaço permite detectar estímulos de modalidades diferentes daquele que foi utilizado para sinalizar para qual local a atenção deveria ser direcionada. Porém, isto não é o mesmo que dizer que o sistema atencional é o mesmo para as diferentes modalidades de estimulação. Essa questão requer investigação adicional.

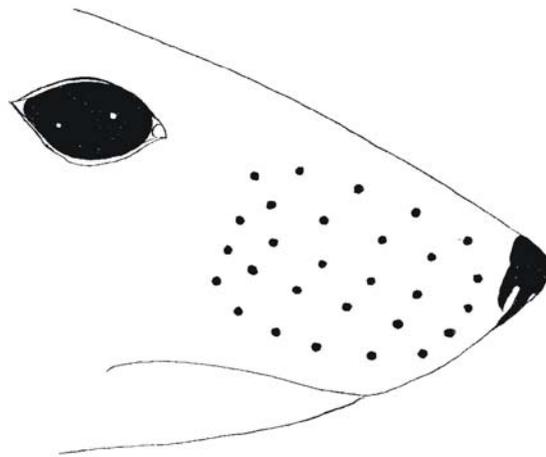
Para que o animal apresente resposta exploratória quando ele já está envolvido em uma atividade é necessário que ele detecte a estimulação, compare o estímulo atual com estímulos que ele já tenha recebido e que estão arquivados em sua memória (Solokov, 1960, Vinogradova, 1970, *apud* Xavier, 1991). A resposta exploratória mostra que o animal é capaz de desviar atenção, inibir o comportamento em curso, mudar a resposta e se orientar para o novo estímulo para investigá-lo (Clark *et al.*, 1987, *apud* Xavier *et al.*, 1991).

Vibrissas e atenção

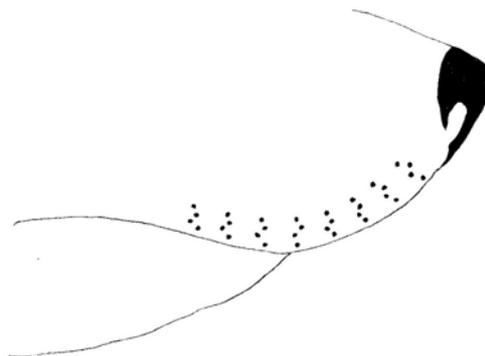
A via trigeminal transmite informações somáticas da face, inclusive de mecanorreceptores situados na base das vibrissas dos ratos, para o sistema nervoso central. Vibrissas têm sido utilizadas para se estudar o sistema somatosensorial de mamíferos devido a algumas de suas características como sua rápida integração espacial e temporal, sua importância para processar aspectos táteis do ambiente. Há uma grande quantidade de trabalhos que estudaram as vibrissas (por ex.: Guic-Robles *et al.*, 1989; Goode *et al.*, 2000; Krupa *et al.*, 2001), mas há poucos trabalhos em desenvolvimento, de natureza comportamental, que associam atenção com estimulação nas vibrissas. O modo de vida de ratos, que vivem em contato com estímulos encontrados no solo e em galerias escuras faz crer que estímulos dessa modalidade sejam relevantes, inclusive para a formação de uma representação espacial de suas galerias. Mesmo assim, poucos são os estudos sobre a inclusão desse tipo de informação em mapas cognitivos do ambiente.

As vibrissas são pêlos longos e compridos que se projetam de perto do focinho dos animais (Figura 1). Seu arranjo, em ratos, é muito conservado e constituído de cinco fileiras e até sete arcos assim como o seu comprimento (Brecht *et al.*, 1997); os animais têm a capacidade de vibrá-las (whisking). Surgiu nos theria, que seriam os mamíferos placentários em oposição aos também viventes monotremados, há cerca de 120 milhões de anos, e são divididas entre as longas laterais “macrovibrissas” e as curtas e mais numerosas “microvibrissas”.

Mecanorreceptores muito sensíveis localizados ao redor de suas bases são ativados por seu deslocamento mecânico. Krupa *et al.* (2001) mostrou que ratos podem discriminar entre aberturas muito similares com diferenças de até 3 mm de distância (62 mm e 65 mm). Além disso, utilizando suas vibrissas ratos podem discriminar entre duas rugosidades diferentes (Guic-Robles *et al.*, 1989). Esses autores obtiveram sucesso ao desenvolver um teste que envolveria apenas estimulação tátil nas vibrissas e que mostraria sua capacidade de discriminação; todos os controles para os demais sentidos foram realizados com sucesso. Nesse experimento os animais tinham que se locomover até o fim de uma das duas plataformas a partir de uma terceira (todas dispostas formando um “Y”), detectar as diferenças entre as placa lisa e rugosa, e decidir se essa era a plataforma correta. Foi



1A



1B

Figura 1. Representação esquemática das vibrissas de um rato. A, as macrovibrissas são mostradas como pontos, os fios não foram esquematizados, as macrovibrissas estão organizadas em colunas que possuem de 4 a 7 fios cada, as microvibrissas foram retiradas. B, apenas as microvibrissas foram mostradas, elas são menores, mais numerosas que as macrovibrissas. Adaptado de Brecht *et al.* (1997)

utilizado um papel tipo lixa para os testes de discriminação, um com rugosidade de 0,4 mm de diâmetro (liso) e outro com rugosidade gerada por grânulos de 2 mm de diâmetro (rugoso). O estímulo liso foi associado ao reforço positivo e o rugoso a falta de reforço. Havia uma porta em cada plataforma que poderia levar ao reforço. Os animais teriam que discriminar as duas rugosidades, pular e atravessar uma das portas para receber a recompensa; sua taxa de acertos estava acima de 85%. Após os animais terem aprendido a tarefa, suas vibrissas foram integralmente cortadas; seu desempenho imediatamente caiu para cerca de 50%, sendo que no primeiro dia de teste após a remoção das vibrissas, os animais não pularam mesmo quando deixados na situação de teste por mais de 45 minutos; isto é, como suas vibrissas não tocavam a plataforma o animal não tinha como confirmar a presença da plataforma. Após o crescimento das vibrissas, mesmo depois de 40 dias sem treino, os animais acertaram em cerca de 90% das tentativas.

A associação do tipo de placa com a recompensa ou sua ausência foi o que os autores tinham como objetivo. Os animais não tinham que inibir um comportamento em curso, ou seja, o único local onde havia mudanças era no fim das plataformas, e essa novidade era esperada. No experimento de Xavier *et al.* (1990; 1991) embora os animais também tivessem que detectar diferenças entre as placas apresentadas, há uma diferença significativa, enquanto os animais se locomoviam pelo labirinto as mudanças foram sendo apresentadas. A atenção dos animais estava, até a primeira apresentação de um novo estímulo, dispersa pelo labirinto. Após a primeira apresentação a atenção estava voltada para aquele local. Conforme ocorria o processo de habituação os animais checavam aquele local do labirinto enquanto o atravessavam. Quando alguma diferença entre o estado previsto e o estado atual do ambiente era detectada, o animal interrompia sua atividade locomotora e explorava o ambiente direcionando seus sistemas sensoriais para o local da novidade (Gray, 1982).

Woolsey & Van der Loos (1970) mostraram que há uma representação topograficamente organizada das vibrissas no córtex somatosensorial primário de roedores. Na camada IV dessa região cortical há grupos de células chamadas pelos autores de barris, que se relacionariam com suas respectivas vibrissas contra-laterais e representariam uma porção da face do animal. Se uma vibrissa for removida em um estágio inicial do desenvolvimento do animal o barril correspondente desaparece do córtex. Há uma

correspondência entre a estimulação de uma única vibrissa e a resposta em um barril específico embora esse mesmo barril também responda quando uma outra vibrissa é estimulada, ainda que em menor grau (Sheth *et al.*, 1998).

A área de representação cortical das vibrissas no córtex somato-sensorial primário de roedores corresponde a mais de 20% de seu total. Portanto as vibrissas são um meio importante do animal obter informações sobre o mundo. Em um dos primeiros artigos sobre o tema, Vicent (1912 *apud* Woolsey & Van der Loos, 1970) observou diferenças no comportamento do animal quando as vibrissas eram removidas: os animais ficaram mais lentos, aumentando o contato do focinho e de suas partes ventrais com o assoalho.

Há discussão sobre como seria a representação das vibrissas, se seriam como a superfície de pele, sendo usada para discriminações de rugosidade (Carvell & Simons, 1990) ou se cada uma seria relativamente independente, pontualmente sendo usadas como um órgão detector de distâncias (Brecht, 1997). Para Carvell & Simons (1990) o animal teria uma representação da rugosidade dos objetos de uma forma parecida com a que temos ao tocar uma superfície com a ponta de nossos dedos; as vibrissas, em seu conjunto, não funcionariam como alavancas rígidas, mas como uma superfície contínua. Já Brecht (1997), defende que cada vibrissa, ao ser movimentada, detectaria aberturas em relação à cabeça do animal, funcionando como alavancas, nas quais a distância estaria relacionada ao grau de movimentação de cada vibrissa. Conforme o animal se movimenta pelo ambiente cada vibrissa se curva ao entrar em contato com obstáculos, o que é detectado por sensores em sua base, o grau de curvatura representaria para o animal a distância disponível naquele local do ambiente.

Mas de acordo com o experimento de Krupa *et al.* (2001) os estímulos recebidos em cada vibrissa se somam para formar uma descrição precisa do ambiente, o que sugere uma integração dos estímulos recebidos em cada vibrissa, que segundo os autores seriam funcionalmente equivalentes. Shuler *et al.* (2001) quantificaram essa somação através de medições com eletrodos; a impressão que os autores deixam em seu relato é que as macrovibrissas seriam como uma “pele de longa distância” capaz, devido ao seu arranjo, de detectar diferenças na rugosidade dos estímulos (Brecht *et al.*, 1997).

Carvell & Simons (1990) observaram que ratos conseguem discriminar duas superfícies utilizando somente as vibrissas. Uma das superfícies era lisa e outra rugosa com

concauidades de cerca de 30 μ m separadas entre si por intervalos de cerca de 90 μ m. Ratos protraíram e retraíram suas vibrissas em uma frequência de 8 Hz, sendo a velocidade de retração maior. As protrações, que seriam os movimentos dos pêlos em direção ao focinho do animal, eram menores quando a vibrissa encostava-se à superfície a ser discriminada assim como a velocidade do movimento e em alguns casos o contorno do pêlo, deformando-o. A retração serviria, segundo os autores para reiniciar a posição das vibrissas. Os autores comparam essa capacidade à de seres humanos ao usarem a ponta dos dedos e propuseram que devemos considerar cada vibrissa como um componente de uma superfície receptora contínua e não segmentada como pode parecer, e seriam usadas para detectar ou discriminar texturas.

Segundo Krupa *et al.* (2001) as grandes vibrissas detectariam diferenças na distância dos objetos próximos. Sugeriram também a hipótese de que nos testes de discriminação os animais usariam preferencialmente as vibrissas pequenas próximas à ponta do focinho. Em seu experimento os animais tinham que colocar o focinho em uma abertura fornecida pelos autores. Assim que os animais colocavam o focinho nesse local portas de aberturas laterais eram abertas; se a abertura fosse grande (85 mm) o animal receberia a recompensa à sua direita e se a abertura fosse pequena (52 mm) a recompensa estaria à sua esquerda. A distância entre as duas aberturas foi diminuída até que a resposta dos animais não fosse estatisticamente significativa, ou seja, até que os animais não diferenciassem as aberturas. Os autores observaram que os animais detectaram com sucesso diferenças em aberturas de 3 mm (entre 62 mm e 65 mm); essa distância era suficiente para que as pequenas vibrissas rostrais não tocassem a superfície. Além disso, os animais não precisam movimentar as vibrissas (*whisking*) para realizar essa tarefa. Embora não houvesse *whisking*, havia movimentação das vibrissas quando os animais inseriam o focinho na abertura. É possível que as vibrissas grandes sirvam para ambas as tarefas, de detecção de abertura e de discriminação. Parece haver dois tipos de estratégia: (1) exploração ativa (*whisking*) para discriminação de texturas e (2) sem movimentação voluntária das vibrissas para detecção de distâncias.

Diferentemente, Brecht *et al.* (1997) baseados em evidências anatômicas e fisiológicas, sugeriram que as fileiras horizontais de vibrissas agiriam como unidades funcionais.

Ainda segundo Brecht *et al.* (1997), cada vibrissa funcionaria como uma alavanca, transmitindo informação sobre se aquela vibrissa foi movimentada. Os autores separaram, em seus experimentos, as macrovibrissas e microvibrissas (Figura 1). As primeiras seriam as longas e laterais e as últimas seriam as pequenas e numerosas situadas perto do focinho dos animais e, portanto mais frontais. Em um primeiro experimento os animais tinham como disponíveis biscoitos doces em forma de pequenos triângulos (alvo), biscoitos quadrados embebidos em cafeína, de mesmo tamanho e biscoitos grandes triangulares também embebidos em cafeína utilizados como distratores. Um biscoito doce foi apresentado junto a 15 biscoitos quadrados com cafeína, e os animais conseguiam discriminar e escolher o biscoito doce com facilidade. Os animais movimentavam suas vibrissas até encontrarem um alvo, nesse momento o animal iria até o alvo e se posicionava em frente ao alvo com o focinho próximo a ele, fazendo com que as microvibrissas entrassem em contato com ele. Os autores observaram, a partir da remoção seletiva de macrovibrissas ou microvibrissas, que as macrovibrissas estariam envolvidas em tarefas espaciais, mas não seriam essenciais para o reconhecimento de objetos. Ao contrário as microvibrissas estariam envolvidas com o reconhecimento de objetos e teriam pouca importância em tarefas espaciais.

A orientação lateral das macrovibrissas seria uma forma de maximizar a entrada de informação sobre distância, em oposição a pouca extensão rostro-caudal das vibrissas. A movimentação rostro-caudal das vibrissas seria uma forma de se obter informações sobre distâncias (Brecht *et al.*, 1997). Por fim os autores sugerem a hipótese de que as microvibrissas seriam importantes em tarefas de reconhecimento de objetos possuindo alta resolução, mas não seriam importantes em tarefas espaciais.

No caso de as macrovibrissas funcionarem como um detector de distâncias, a distância detectada dependerá da localização do animal e será egocêntrica, ou seja, relativa à posição do animal no ambiente; essa informação seria integrada ao mapa espacial, assim como seria integrada se as vibrissas funcionarem adquirindo informações mais detalhadas do ambiente além de distâncias como textura, por exemplo. Na segunda hipótese, além de a informação ser integrada pelo sistema taxon descrito acima, ela seria integrada ao mapa formado pelo sistema locale, que independe da localização do animal no ambiente, e além

da distância entre os objetos e paredes teríamos um mapa que conteria outras características como a textura dos objetos.

Se o mapa cognitivo for feito baseando-se em triangulações entre estímulos presentes no ambiente, como proposto por O'Keefe & Nadel (1978), este seria mais completo se além de conter informações sobre distâncias, integrar várias formas de estimulação. Nesse caso, as vibrissas parecem contribuir também para trazer informações sobre a rugosidade, o que poderia relacionar-se a certa localidade de sua galeria. Essas informações seriam usadas para o animal se localizar e saber em que local daquele ambiente está.

Quando o animal se locomove no ambiente, o córtex somatossensorial primário deve integrar mais duas importantes informações: a direção de movimento, ou seja, a ordem nas quais as vibrissas são dobradas, e o ângulo em que isso ocorre (Moore *et al.*, 1999). Dados recentes mostraram que há duas situações possíveis: uma seria quando o animal está em movimento, e outra seria quando o animal parado vibrando suas vibrissas e, portanto explorando ativamente o ambiente (Fanselow & Nicolelis, 1999). Quando o animal está se locomovendo pelo ambiente e, portanto, não está vibrando suas vibrissas, as mesmas irão detectar qualquer estímulo que entrarem em contato. Fanselow & Nicolelis (1999), através de microeletrodos, observaram que as células do tálamo e do córtex somatossensorial primário estão sensíveis a estímulos pontuais nessas condições. O animal iria “detectar algo” e decidir se iria interromper sua atividade locomotora e explorar esse estímulo. Se assim o fizerem, a vibração das vibrissas irá aumentar a fidelidade temporal para estímulos apresentados em seqüência, portanto o animal é capaz de detectar detalhes do objeto que está explorando. Quando os animais estão explorando o ambiente, detalhes sobre o mesmo serão percebidos, formando assim uma representação mais precisa e também contínua do ambiente.

Ao “varrerem” uma superfície, as vibrissas transmitem uma quantidade grande de informações para o núcleo posterior ventro-medial do tálamo e para o córtex somatossensorial primário. Lebedev *et al.* (1994, apud Fanselow & Nicolelis, 1999) apontam para uma modulação que o sistema nervoso exerce durante a resposta exploratória. Através de microeletrodos implantados no núcleo posterior ventral do tálamo de ratos e do córtex somatossensorial primário, área de representação das vibrissas, Fanselow & Nicolelis (1999)

ao estimularem o nervo infraorbital através de microeletrodos, observaram que diferentes movimentos exploratórios induziram modulação das repostas sensoriais nessas regiões, reforçando a proposta defendida por Lebedev *et al.* (1994, *apud* Fanselow & Nicolelis, 1999) de que o sistema nervoso modula ativamente a entrada de informações táteis para otimizar a detecção de diferentes tipos de estimulação sob condições comportamentais diferentes.

Durante a vibração das vibrissas o intervalo de estimulação entre um contato e o próximo é menor do que 200 ms. Esse tipo de contato faz com que haja soma de inibições no córtex suprimindo informação das vibrissas adjacentes e amplificando o sinal do centro do barril (Moore *et al.*, 1999). Um papel dessa inibição pode ser aumentar o contraste entre a atividade no centro do barril e sua periferia, diminuindo a sensibilidade para sinais menos robustos. Assim, seriam como os campos receptores do sistema visual, capazes de detectar bordas. Em oposição a esse estado temos o animal em repouso, sem explorar o ambiente. A atividade no córtex não está focalizada nas vibrissas diminuindo a especificidade, ou seja, o quanto detalhada é a informação que é analisada, mas aumentado a sensibilidade a qualquer estimulação nas vibrissas. Quando o animal está se locomovendo pelo ambiente e encontra um novo obstáculo, por exemplo, ele direciona seus sentidos para esse local, apresentando atividade exploratória, e movimentando as vibrissas (*whisking*), ou seja, direcionando sua atenção e adquirindo informação sobre a natureza da nova estimulação.

Além disso, as informações provenientes das vibrissas esquerda e direita devem ser integradas para que o animal tenha uma representação correta do ambiente; através do corpo caloso parece haver um cruzamento de fibras ligando os barris do córtex somatossensorial primário esquerdo e direito. A estimulação das vibrissas esquerdas faz com que os barris contra-laterais respondam, como esperado, mas também faz com que barris ipsi-laterais respondam, embora em menor grau (Shuler *et al.*, 2001). Segundo os autores, a informação sobre o estado das vibrissas chega contralateralmente pela via ascendente, mas sobre as vibrissas ipsi-laterais são os barris opostos que geram a informação. Quando as vibrissas são estimuladas, há atividade nos neurônios do gânglio trigeminal, que mandam projeções para o tronco encefálico, que por sua vez projeta-se para um núcleo do tálamo, que está relacionado às vibrissas. As projeções do tálamo se

ramificam pelas camadas III, IV e V, com maior número de terminações na camada IV, que é onde estão os barris (Shuler *et al.*, 2001).

Esta hipótese foi confirmada por Shuler *et al.* (2001); há uma maior quantidade de disparos contra-lateralmente ao estímulo (98%) e menor quantidade de disparos quando a medição foi realizada ipsi-lateralmente (72%). Lesões na região do córtex somatossensorial primário (onde se encontravam os barris) elimina a atividade ipsi-lateral, mostrando que essa região seria responsável pela atividade no córtex oposto. Portanto, os autores atribuíram uma função integrativa a essa região do córtex somatossensorial.

Como seria a divisão da atenção para ambos os lados do espaço enquanto os animais estão desenvolvendo uma atividade locomotora? Haveria divisão de atenção privilegiando um dos lados? Em seres humanos, desde o trabalho de Posner (1980), sabemos que há benefício da resposta se a atenção estiver dirigida para um dos lados do ambiente.

Lateralidade

A especialização inter-hemisférica parece ser uma das bases anatômico-funcionais da lateralidade. Seres humanos exibem preferência no uso de membros de um dos lados do corpo. Por exemplo, exibimos marcada preferência pelo uso da mão direita (cerca de 90% da população) (Annet, 1972). Essa lateralidade parece ocorrer também em relação a processos de atenção e intenção (Fantucci, 2001). Essas diferenças entre os lados direito e esquerdo decorrem da assimetria funcional do sistema nervoso. Esses aspectos são muito estudados em seres humanos, visando esclarecer a história filogética da lateralidade humana. A assimetria se manifesta também em outros grupos de animais incluindo aves (Frankin & Lima, 2001), roedores (e.g., Sherman *et al.*, 1980) e outros (ver revisão Broadshaw, 1991). Warren (1980) postulou que a lateralidade em animais não humanos seria apenas um viés experimental; os animais aprenderiam uma tarefa e, conforme foi o aprendizado, haveria uma preferência por um dos lados. Assim, esse autor acreditava que a lateralidade em outros animais não seria homóloga a de seres humanos, mas teria evoluído independentemente em cada grupo.

Em 1987, MacNeilage *et al.* propuseram uma teoria sobre lateralidade levando em consideração aspectos evolutivos; os padrões de preferência por uma das mãos em primatas teriam evoluído junto a adaptações estruturais e funcionais ligadas a hábitos alimentares. Não obstante, Diego (2002) acredita ser prematuro construir teorias evolutivas a respeito da lateralidade devido à falta de informações comparativas entre várias espécies em condições naturais e de cativeiro.

Justificativa para a realização dos Experimentos

Como vimos, as vibrissas permitem captar informações sensoriais de uma modalidade importante sobre o ambiente em que vivem esses animais, informações tácteis provenientes das vibrissas e das patas devem ser de muita importância para esses animais. Há um viés antropomórfico em experimentos realizados com animais; admitimos que o significado de cada modalidade sensorial nos outros animais seja similar ao de seres humanos. Assim, os experimentos de atenção e memória são realizados utilizando, via de regra, o sistema visual como a principal fonte de estimulação. Informações tácteis devem fazer parte dos mapas cognitivos criados por esses animais junto a informações vindas de outras modalidades como visuais e olfativas, por exemplo, e devem ser utilizadas não só para o animal se localizar no ambiente como também para que sejam feitas previsões a partir de regularidades ambientais.

Os estímulos de um ambiente podem ser utilizados para a orientação espacial; em um ambiente conhecido animais têm a capacidade de relacionar objetos, estabelecer distâncias entre eles e se locomover com sucesso. O mapa cognitivo também deve conter as várias modalidades de informações sensoriais, assim como deve relacioná-las com a localização específica de cada objeto. Mudanças em quaisquer características do ambiente devem ser detectadas e o mapa cognitivo do animal deve ser atualizado. Por mudanças entendemos desde a introdução de um novo estímulo ou ausência de um estímulo que estava presente, até a simples modificação de apenas uma das características dos objetos presentes, por exemplo, cor ou rugosidade, ou mesmo das distâncias entre objetos já presentes no ambiente. Mudanças devem eliciar atividade exploratória como mecanismo

para a coleta de novas informações sobre a alteração surgida; essa atividade exploratória permite atualizar o mapa cognitivo.

Nesse contexto, é pertinente supor que locais do ambiente em que mudanças comumente ocorram são monitorados com maior frequência, por meio do direcionamento da atenção para esses locais. Por outro lado, o direcionamento prévio da atenção para um setor do ambiente deve possibilitar a detecção de estímulos que, na ausência desse direcionamento da atenção, passariam despercebidos.

Objetivos

O presente estudo avaliará, por meio da pista reta, em que extensão ratos são capazes de incluir informação de natureza tátil, obtida por meio das vibrissas, em mapas cognitivos do ambiente. Avaliaremos também se esses animais são capazes de direcionar a atenção para setores do ambiente em que um estímulo visual foi previamente apresentado, passando a detectar mais prontamente a ocorrência de um estímulo tátil inserido no mesmo local.

Material e Métodos

Sujeitos

Foram utilizados ratos Wistar, machos, com aproximadamente 3-4 meses de idade no início dos experimentos e ingênuos do ponto de vista experimental. Os animais foram acondicionados em caixas, em grupos de 4, e mantidos no biotério do Laboratório de Neurociências e Comportamento à temperatura de $23 \pm 2^\circ \text{C}$ sob um ciclo de claro/escuro de 12 horas (luz das 07:00 às 19:00 horas). Essas condições foram mantidas ao longo de todo o procedimento experimental. O experimento foi realizado em uma sala com pistas visuais nas paredes. A presença de um persistente ruído de fundo (exaustor) minimizou o efeito de sons do ambiente.

Aparelho

A pista utilizada está representada esquematicamente na Figura 2. A pista é constituída por duas caixas, medindo 30 x 30 cm cada e um corredor reto medindo 100 cm de comprimento, 7 cm de altura e 5 cm de largura. Todo o aparelho é branco, exceto o piso do corredor que é translúcido, e as paredes do corredor que têm uma placa translúcida aderida a um fundo branco. Nas sessões de treino todo o corredor, incluindo suas paredes, é liso. Todas as placas da parede e do assoalho podem ser substituídas e são feitas de acrílico martelado usualmente utilizado, em box de banheiro, com uma de suas faces lisa e outra rugosa. Portas do tipo guilhotina situadas entre as caixas e o corredor podem ser abertas através de um fio de nylon. O local de cada caixa onde as sementes de girassol, utilizadas como recompensa, foram colocadas situa-se próximo à parede oposta ao corredor e tem 1 cm de diâmetro e 0.8 cm de profundidade.

Em uma das paredes laterais do corredor, há uma fotocélula a cada 10 centímetros (Figura 2), conectada a um microcomputador, permitindo medir o tempo que os animais permaneceram nesses locais, com precisão de mili-segundos; na parede oposta há emissores



Figura 2. Esquema da pista reta utilizada em nosso experimento. As sementes de girassol, colocadas em depressões no assoalho presentes em ambas as caixas, foram utilizadas como recompensa. Os números de 1 a 11 mostram os locais em que há fotossensores e correspondem aos limites entre as placas substituíveis das paredes e do assoalho. Placas nas paredes do corredor podem ser trocadas durante o experimento. Os fotossensores estão representados como números relacionados às linhas no corredor.

de luz infra-vermelha. Portanto, há 11 fotocélulas numeradas ao longo do corredor de 1 m, entre as duas caixas.

A largura do corredor pelo qual os animais atravessaram permite que suas vibrissas estejam em contato com as paredes do labirinto enquanto o animal se movimentava (Figura 2).

Procedimentos Gerais

Privação alimentar

Os animais foram submetidos a um esquema de privação alimentar de 2 horas com alimento e 22 horas sem alimento. Cuidados foram tomados para que eles não perdessem mais do que 15% de seu peso, medido no início do experimento (o alimento era disponibilizado por duas horas após o término dos testes diários). Água esteve disponível “*ad libitum*”.

Manipulação

Os animais receberam sementes de girassol por três dias antes do início da próxima fase do experimento para que se adaptassem a esse tipo de alimento que seria utilizado como recompensa. E também foram manipulados para se acostumarem com o experimentador. Os animais entravam em contato com a mão do experimentador por 8 minutos e eram erguidos cerca de 1 metro acima da sua gaiola por no mínimo 3 vezes.

Fase de pré-exposição

Após a fase de manipulação, os animais foram individualmente expostos ao labirinto ao longo de 2 sessões de 10 minutos (uma sessão por dia), com as portas abertas e com sementes de girassol espalhadas pelo corredor.

Fase de treino

No dia seguinte à segunda sessão de pré-exposição os animais foram colocados na caixa A (Figura 2), com as portas fechadas. Cerca de 10 segundos depois, as portas foram abertas e o animal pôde ir para a caixa B (tentativa 1). Quando o animal entrou nesta última caixa as portas foram fechadas, e ele pôde consumir o alimento. Cerca de 10 segundos depois as portas foram abertas e o animal pôde voltar para a caixa A (tentativa 2). Esse procedimento foi repetido sucessivamente até o final das corridas planejadas para cada fase de treino. Sempre foi realizada uma sessão por dia. O número de sessões de treino para cada lote de animais variou entre 7 e 11 sessões, conforme seu desempenho. Nos primeiros dias de treino cada sessão foi constituída por apenas 4 tentativas; isso ocorreu ao longo de 4 a 6 sessões. As duas sessões que seguiram foram constituídas de 6 tentativas cada, e as últimas duas ou três sessões foram constituídas de 8 tentativas cada. Nesse momento os animais já haviam adquirido um nível assintótico de desempenho, ou seja, sessões extras não resultariam em melhora significativa no desempenho dos animais.

A cada tentativa os animais foram recompensados com três sementes de girassol que são colocadas nos orifícios do assoalho de cada caixa alvo, enquanto o animal está na outra caixa. E o corredor e a caixa situada no lado oposto ao local onde se encontrava o animal foram limpos com papel-toalha.

O tempo total de cada tentativa (correspondente ao tempo total de permanência no corredor) ao longo do treino e o tempo gasto em cada local do labirinto, identificado pela fotocélula, foi medido e utilizado como parâmetro para o aprendizado nessa fase do experimento. Então, seguiram-se as sessões de teste envolvendo a apresentação de novos estímulos no corredor. Dessa fase em diante os animais foram treinados ou testados todos

os dias sem interrupção. Durante essa fase o desempenho dos animais mostrou uma curva de aprendizagem típica; no início, os animais demoravam muito tempo para executar a tarefa em contraste com os últimos dias de treino, em que o tempo decresceu consideravelmente até alcançar um nível basal. Os animais foram então separados em grupos conforme esse critério de desempenho de modo que todos os grupos tivessem desempenho similar.

Fase de Testes

Os resultados da última sessão de treino foram usados para efeitos comparativos com a primeira sessão de testes na qual um novo estímulo foi apresentado no corredor. Em uma sessão qualquer de teste, um animal corre da caixa A para a caixa B na tentativa 1, volta para a caixa A na tentativa 2 e vai para a caixa B na tentativa 3, com as mesmas placas das sessões de treino. As placas diferentes visual (Teste 1 do Experimento 1) ou taticilmente (Teste 2 do Experimento 1 e no Experimento 2) foram trocadas apenas nas tentativas 4, 6 e 8 entre os locais especificados em cada experimento, para os grupos especificados (ver adiante). Em todas as outras tentativas (1, 2, 3, 5, 7) as placas utilizadas foram as mesmas das sessões de treino, i.e., placas lisas e translúcidas. As placas eram sempre colocadas entre as fotocélulas especificadas nas paredes do corredor.

Assim, os estímulos foram apresentados de forma intermitente, de forma que aquele local seria um “local onde ocorrem mudanças” e, segundo Gray (1982), criaria uma expectativa nos animais, dirigindo a sua atenção para aquele local.

Parâmetros mensurados

Utilizamos o tempo de permanência em cada setor do labirinto, mensurado automaticamente pelo computador (pois ao passar pelo corredor o animal fazia “sombra” de luz infravermelha sobre a fotocélula correspondente) como medida de atividade exploratória; usualmente quanto maior a novidade maior o tempo que os animais

permanecem naquele local obtendo novas informações para atualizar seu mapa cognitivo. A precisão do tempo medido em cada fotocélula era de milissegundos.

Análise estatística

O tempo que os animais permaneceram nos locais onde foram apresentados estímulos foi registrado e comparado.

Como uma nova estimulação é sempre apresentada nas tentativas 4, 6 e 8, que ocorrem em um mesmo sentido que o da tentativa 2, todas de uma mesma sessão, utilizamos esta última como referência para ausência de estimulação.

Os resultados dos experimentos foram comparados por meio de análises de variância não-paramétricas. Foram realizados os testes de Kruskal-Wallis para a comparação entre os grupos e uma variante do teste de Friedman (uma análise de variância não paramétrica para dados pareados) para se comparar os resultados das diferentes tentativas dos mesmos animais.

Apenas valores com $p < 0,05$ foram considerados significantes.

Experimento 1. Ratos direcionam a atenção à um local do ambiente?

Posner (1980) utilizou estímulos luminosos, setas em uma tela de computador, para direcionar a atenção de seres humanos para um outro local do espaço na tela do computador, onde o estímulo seria apresentado. A resposta dos participantes à apresentação do estímulo quando sua atenção estava direcionada àquele local foi mais rápida quando comparada com as outras duas situações, uma quando não havia direcionamento da atenção e outra quando a atenção estava direcionada para o local oposto à apresentação do estímulo. Neste experimento também tentamos direcionar a atenção dos ratos, por meio da apresentação de estímulos visuais, i.e., placas pretas, de um dos grupos de animais para um local do labirinto onde foram apresentadas, posteriormente, placas rugosas e transparentes, que são estímulos usualmente subliminares; para outro grupo tentamos direcionar a atenção para um local e apresentamos as placas rugosas em outro local; por fim, para um terceiro grupo apresentamos apenas as placas rugosas que são usualmente estímulos subliminares, sem haver apresentação das placas pretas.

Em outras palavras, no presente experimento avaliamos se a introdução de um estímulo precedente visual, supra-liminar, interfere posteriormente na detecção de um estímulo táctil sub-liminar. Para isso treinamos ratos a correr pelo corredor. Quando seu desempenho atingiu um nível assintótico, introduzimos uma placa lisa e preta em um local do corredor nas tentativas 4, 6 e 8 daquela sessão, como em Stein & Xavier (em preparação), com o objetivo de fazer surgir comportamento exploratório direcionado ao local de apresentação e habituação após sucessivas apresentações. Essa estimulação visou atrair a atenção dos animais para aquele setor do labirinto. Se de fato os animais direcionam a atenção para esse local do ambiente, a apresentação de um estímulo subliminar nesse local deve gerar resposta exploratória nesses animais, ou seja, os animais responderiam ao estímulo subliminar seria mais prontamente do que se ambos forem apresentados em locais diferentes. As placas rugosas e transparentes utilizadas neste experimento foram apresentadas nas paredes do labirinto de modo a estimular as vibrissas dos animais; em

Stein & Xavier (em preparação) as placas subliminares foram apresentadas no assoalho do labirinto, estimulando as patas dos animais.

As placas pretas foram apresentadas entre os locais 8 e 9 para o grupo 1, entre os locais 4 e 5 para o grupo 2 (Figura 3) e não foram apresentadas para o grupo 3, nas tentativas 4, 6 e 8 no Teste 1. As placas rugosas foram apresentadas entre os locais 3, 4 e 5 para todos os grupos no Teste 2. Cada teste consistiu de apenas uma sessão.

Teste 1. Introdução de um novo estímulo visual

Durante as sessões de treino, as paredes do labirinto eram sempre lisas e translúcidas com um fundo branco. Neste teste, entre os locais 8 e 9 para o grupo 1 e entre os locais 4 e 5 para o grupo 2, as placas das paredes eram trocadas por placas pretas e lisas nas tentativas 4, 6 e 8, tendo por objetivo avaliar se os sujeitos experimentais reagem a este tipo de estímulo, associado a um local, interrompendo seu deslocamento pela pista em direção à caixa oposta e exibindo atividade exploratória à fonte de novidade. Com a mudança do brilho das placas, ou com a apresentação de qualquer novo estímulo na pista, esperava-se que os animais reagissem à novidade direcionando atividade exploratória para aquele local (e.g., tocar, levantarem-se nos membros posteriores, movimentos do tronco e vibrissas, e cheirar o local onde o estímulo foi apresentado). Portanto, o tempo que os animais despendem para percorrer o corredor e o tempo que permanecem no local de apresentação aumenta, sendo considerado uma medida da atividade exploratória, como descrito anteriormente (e.g.; Xavier *et al.*, 1991; Bindra & Moscovitch, 1965; Ades & Rodrigues, 1975).

Esse teste consistia de apenas uma sessão, na qual as placas pretas eram apresentadas bilateralmente nas tentativas 4, 6 e 8. Os animais foram divididos em 3 grupos, como mostrado na Figura 3.

Ao grupo 1, que consistia de 13 animais, foram apresentadas placas pretas entre as fotocélulas 8 e 9, bilateralmente. Ao grupo 2, que consistia de 12 animais, as mesmas placas pretas foram apresentadas entre as fotocélulas 4 e 5, bilateralmente. O grupo 3

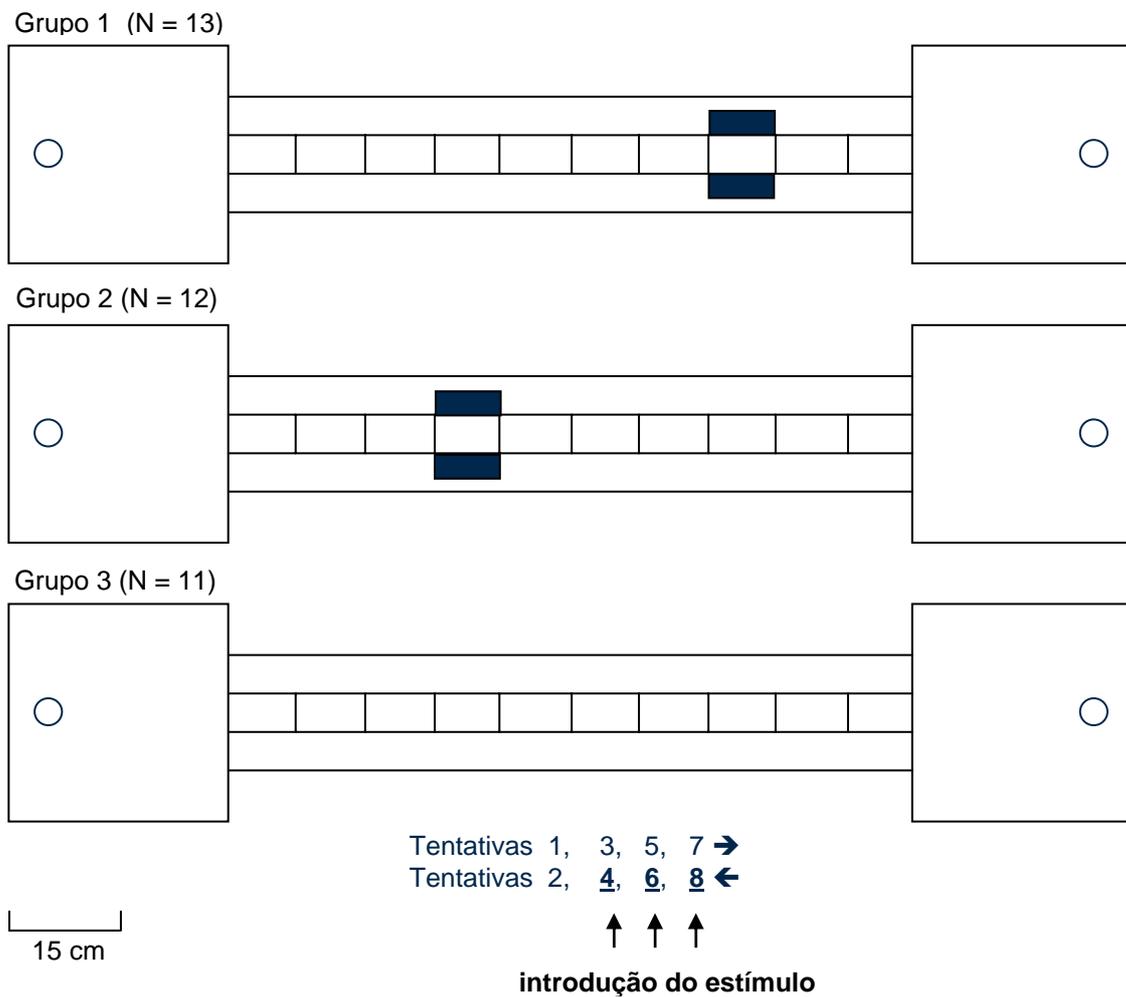


Figura 3. Para o grupo 1 inseriu-se placas pretas entre as fotocélulas 8 e 9, bilateralmente, nas corridas 4, 6 e 8. As placas pretas foram inseridas entre as fotocélulas 4 e 5, nas mesmas condições para o grupo 2. Para o grupo 3 nenhuma placa foi modificada, portanto as mesmas condições dessa fase foram as mesmas da fase de treino.

incluiu 11 animais, sendo o grupo controle, ou seja, não houve introdução de estímulos novos; o labirinto permaneceu o mesmo das sessões de treino.

Resultados do Teste 1

Os resultados são apresentados na Figura 4. O tempo de permanência dos animais entre os locais 4 e 5 e entre os locais 8 e 9 foi utilizado para as comparações estatísticas. Comparou-se os tempos de permanência entre os locais em que os estímulos foram apresentados (locais 4 e 5 para o grupo 2 e locais 8 e 9 para o grupo 1); como o grupo controle não recebeu estimulação em qualquer dos dois locais, e como não há diferenças entre eles, escolhemos os locais 4 e 5 apenas para efeito de comparação. O tempo de permanência dos três grupos de animais nesses locais na tentativa 2 era baixo e não diferiu estatisticamente; note que, até esse momento não há diferenças entre o tratamento destinado aos 3 grupos.

A análise do primeiro local de apresentação do estímulo, considerando o sentido de deslocamento dos animais, também mostrou que os animais de todos os grupos tiveram o mesmo padrão de resposta na tentativa 2. Há aumento no tempo de permanência dos animais do grupo 1 na tentativa 6 ($\chi^2(3) = 2,26$, $p < 0,0435$) em relação aos parâmetros correspondentes da tentativa 2. Há aumento no tempo de permanência entre os locais estimulados pelos animais do grupo 2 na tentativa 4 ($\chi^2(3) = 3,86$, $p < 0,0027$) e na tentativa 6 ($\chi^2(3) = 3,02$, $p < 0,0117$). Nas tentativas 4, 6 e 8 há diferenças entre tempo de permanência entre os locais estimulados quando comparamos os três grupos revelado pelo teste de Kruskal-Wallis ($H(2) = 14,6548$, $p < 0,0007$; $H(2) = 10,0534$, $p < 0,0066$ e $H(2) = 8,6496$, $p < 0,0132$, respectivamente) (ver Figura 4).

A análise do segundo local de apresentação do estímulo, considerando o sentido de deslocamento dos animais, mostrou que houve aumento no tempo que os animais do grupo 1 permaneceram entre os locais de apresentação do estímulo nas tentativas 4, 6 e 8 quando comparadas à tentativa 2 ($\chi^2(3) = 6,11$, $p < 0,0001$; $\chi^2(3) = 5,57$, $p < 0,0001$; $\chi^2(3) = 4,25$, $p < 0,0011$; respectivamente). O tempo de permanência dos animais do grupo 2 também aumentou nas tentativas 4, 6 e 8 ($\chi^2(3) = 6,71$, $p < 0,0001$; $\chi^2(3) = 4,23$, $p < 0,0012$; $\chi^2(3) = 3,59$, $p < 0,0042$; respectivamente) em relação aos parâmetros correspondentes da

Experimento 1. Teste 1. Apresentação de estímulos visuais

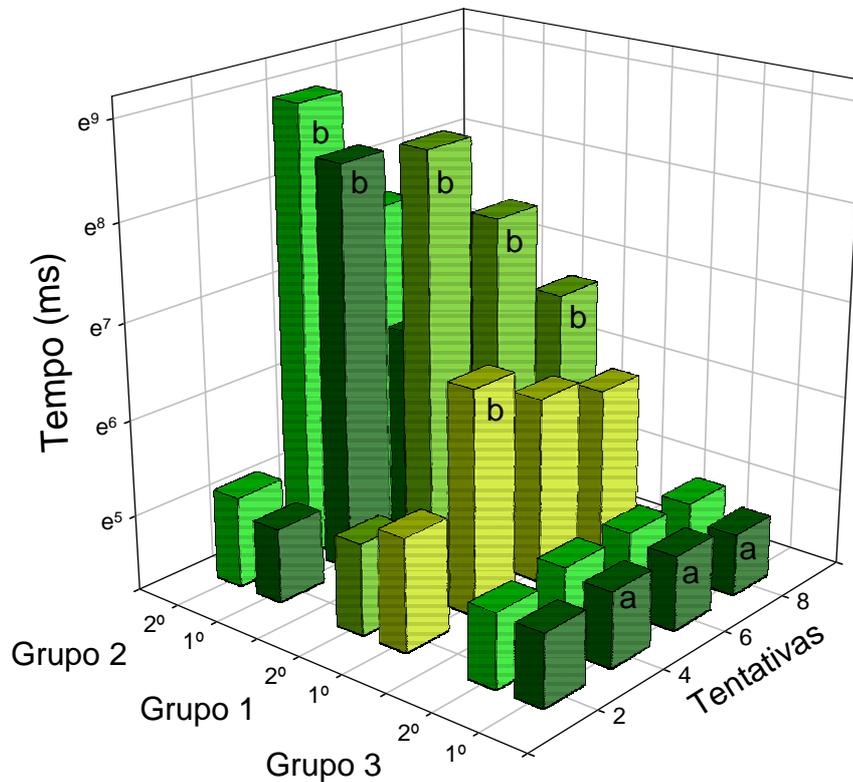


Figura 4. Experimento 1. Teste 1: Tempo de permanência nos locais onde estímulos foram apresentados. Entre os locais 8 e 9 para o grupo 1, entre os locais 4 e 5 para o grupo 2 grupo controle, nas tentativas pares. Lembrando que para o grupo 3 não foram apresentadas placas pretas, e que as placas foram trocadas apenas nas tentativas 4, 6 e 8 para os grupos 1 e 2. Os grupos diferem entre si nas tentativas 4, 6 e 8 nos 3 locais, representado pela letra “a”. A letra “b” indica que a tentativa marcada difere da tentativa 2, no primeiro local a tentativa 6 do grupo 1 e as tentativas 4 e 6 do grupo 2; no segundo local as tentativas 4, 6 e 8 diferem da tentativa 2 para ambos os grupos; e no terceiro local as tentativas 4, 6 e 8 do grupo 1 são estatisticamente diferentes da tentativa 2, o mesmo ocorre com as tentativas 4 e 6 do grupo 2. Grupo 1 N=13, Grupo 2 =12 e Grupo 3 N=11.

tentativa 2. O tempo que os grupos permaneceram entre os locais de apresentação do estímulo são diferentes entre si nas tentativas 4, 6 e 8 ($H(2) = 19,4658$, $p < 0,0001$; $H(2) = 15,4647$, $p < 0,0004$ e $H(2) = 13,6380$, $p < 0,0011$, respectivamente), mas não são diferentes na tentativa 2.

Os dois grupos para os quais se apresentou um estímulo visual reagem a sua apresentação dos estímulos em todas as tentativas nas quais os mesmos foram apresentados, o que se reflete num aumento do tempo de permanência dos animais entre os locais onde os estímulos são apresentados. A inspeção da Figura 4 revela que o tempo de permanência entre os locais críticos nas tentativas com apresentação de estímulos é maior. Há diferenças estatísticas significativas entre os animais submetidos à apresentação do estímulo (Grupos 1 e 2) quando comparados aos animais em que o estímulo não foi apresentado (Grupo 3), como já descrito. Os animais estão respondendo à apresentação dos estímulos visuais e direcionando seus sistemas sensoriais a esses locais para adquirirem mais informações sobre a novidade.

Assim, o aumento no tempo de permanência dos animais no local de apresentação dos estímulos se deu devido ao aparecimento de atividade exploratória direcionada à nova estimulação. O grupo 3, como esperado, não exibiu aumento no tempo de permanência em qualquer local, já que não havia alteração no labirinto em relação as tentativas anteriores. Além disso, a Figura 4 revela que a apresentação intermitente do mesmo estímulo no mesmo local leva à habituação da resposta exploratória, indicando que o estímulo deixa de ser novidade para os animais, ou seja, essa novidade foi sendo incorporada ao mapa cognitivo dos animais. Esse processo pôde ser observado, pois os estímulos são apresentados de forma intermitente.

A apresentação do estímulo visual levou ao aparecimento de atividade exploratória ao mesmo, o que se expressou num aumento do tempo de permanência entre os locais de apresentação do estímulo.

Teste 2. Introdução de um estímulo tátil subliminar

No dia que se seguiu a apresentação das placas pretas lisas nas paredes do labirinto para os grupos 1 e 2, apresentamos placas translúcidas e rugosas para todos os grupos entre os locais 3 e 5, bilateralmente. Supostamente, a apresentação das placas pretas no dia anterior levariam ao direcionamento da atenção dos animais para aquele local do corredor, sendo correspondentes às setas do experimento de Posner (1980). Se esse raciocínio estiver correto, haverá benefício na resposta dos animais que encontrarem os estímulos tácteis no mesmo local em que apareceram os estímulos visuais, em relação aos outros grupos de animais, pois o animal espera que mudanças ocorram naquele local. Diferentemente, animais que receberam estimulação visual e táctil em locais diferentes reagirão menos ao estímulo táctil e exibirão “atraso na resposta”, já que sua atenção está direcionada para outro local do labirinto. O grupo 3 não estará esperando mudanças no ambiente, servindo como grupo controle.

Assim, no Teste 2 apresentamos placas rugosas e translúcidas nas paredes do locais 3, 4 e 5 para todos os grupos (Figura 5). Estudos prévios realizados em nosso laboratório com estimulação táctil no assoalho do corredor mostraram que a maioria dos animais só responde a este tipo de estímulo táctil na sua segunda apresentação. Apenas uma sessão foi realizada nesse experimento; nela o estímulo táctil foi apresentado nas tentativas 4, 6 e 8.

Resumidamente, temos a seguinte composição de grupos:

- 1) Grupo 1: estimulação visual (no teste 1) e táctil (no teste 2) em locais diferentes nos dois testes (Teste 1: Locais 8 e 9; e Teste 2: Locais 3, 4 e 5);
- 2) Grupo 2: o local da estimulação visual (no teste 1) e táctil (no teste 2) coincidiram nos dois testes (Teste 1: Locais 4 e 5; Teste 2: Locais 3, 4 e 5);
- 3) Grupo 3: esse grupo apenas encontrou estimulação táctil no teste 2 (Teste 1: sem estimulação; Teste 2: Locais 3, 4 e 5).

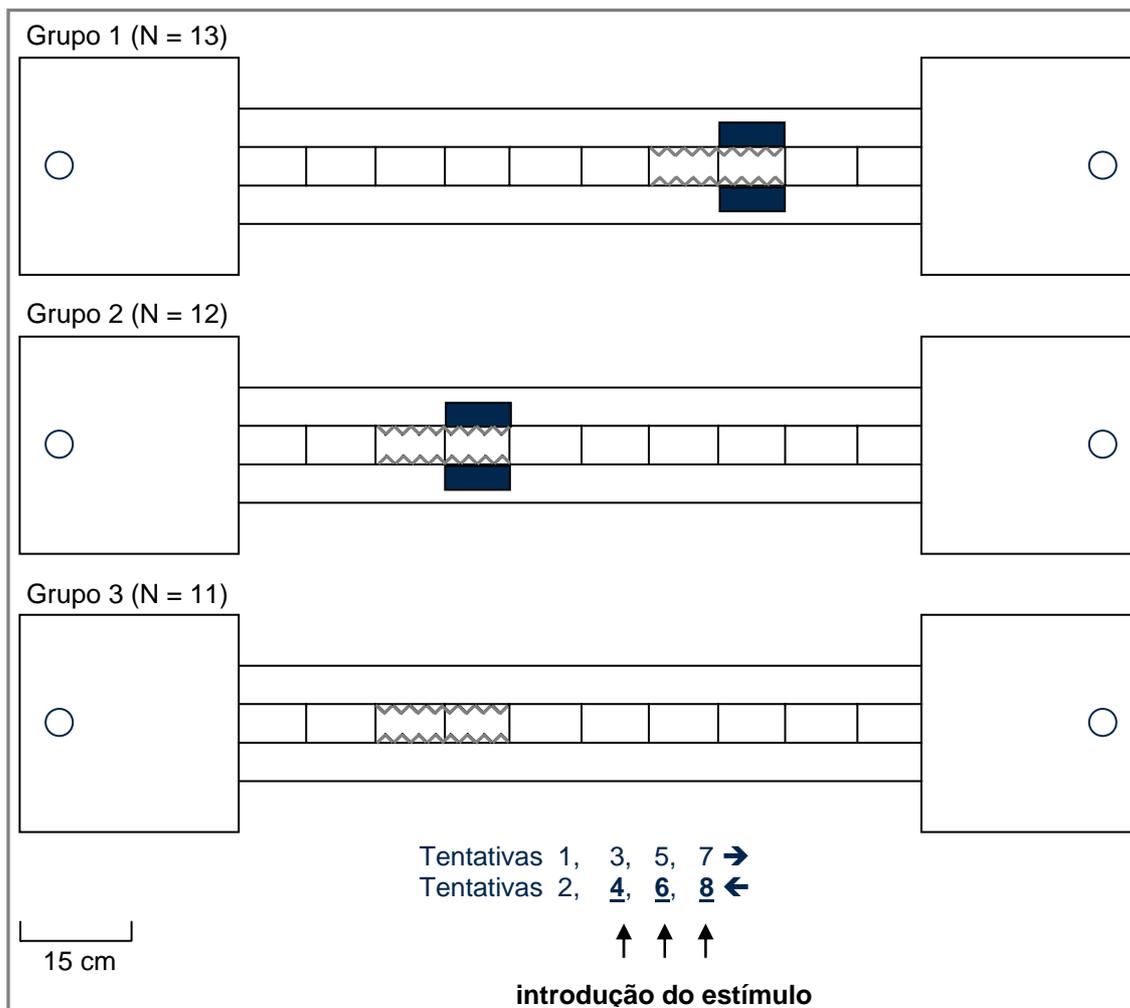


Figura 5. Experimento 1. Teste 2. Para todos os grupos as placas rugosas foram apresentadas nos locais 3, 4 e 5 bilateralmente, nas tentativas 4, 6 e 8; representadas na Figura representado por ondulações entre esses locais mencionados. As caixas pretas mostradas indicam o local onde as placas pretas estavam inseridas no teste anterior.

Resultados do Teste 2

Os resultados são apresentados na Figura 6. Para facilitar sua identificação, os locais 3, 4 e 5 do corredor, que foram chamados de primeiro (local 5), segundo (local 4) e terceiro (local 3) locais considerando o sentido de deslocamento dos animais no corredor. Os três grupos encontraram estimulação táctil nas paredes do corredor nesse mesmo local.

O tempo de permanência no primeiro local de apresentação do estímulo não diferiu estatisticamente entre os grupos. Houve aumento no tempo de permanência dos animais do grupo 2 nesse local na tentativa 4 ($\chi^2(3) = 2,84$, $p < 0,0161$) quando comparamos com os mesmos parâmetros na tentativa 2. Esse foi o grupo que encontrou estímulos visuais no mesmo local no teste anterior. Os outros grupos não apresentaram aumento significativo no tempo de permanência nesse local.

Em relação aos resultados mensurados no segundo local, na tentativa 2, sem apresentação do estímulo, não houveram diferenças significantes entre o tempo de permanência entre os locais relevantes quando os três grupos de animais são comparados. Na tentativa 4, com apresentação do estímulo, houve aumento no tempo de permanência entre os locais estimulados dos grupos que foram estimulados visualmente no teste anterior ($\chi^2(3) = 2,97$, $p < 0,0118$ e $\chi^2(3) = 2,64$, $p < 0,0256$, respectivamente) e o tempo de permanência dos três grupos entre os locais estimulados foram diferentes entre si ($H(2) = 6,9524$ $p < 0,0309$). Ambos os grupos que haviam sido estimulados visualmente no teste 1 mostraram aumento no tempo de permanência entre os locais em que a estimulação táctil foi apresentada, o tempo do grupo que recebeu apenas estimulação táctil não aumentou. Isto é, os animais que receberam estimulação visual prévia detectaram e responderam à estimulação táctil, mas o grupo sem estimulação prévia não respondeu à estimulação táctil.

Os tempo de permanência no terceiro local, como no Teste 1, não mostraram qualquer diferença estatística quando se compara o tempo de permanência entre os locais estimulados dos grupos entre si e quando o tempo de permanência nesses locais nas tentativas 4, 6 e 8 com os mesmos parâmetros da tentativa 2.

A análise da somatória do tempo de permanência nos locais 3, 4 e 5 na tentativa 2 revela que o tempo gasto pelos três grupos de animais não diferiu estatisticamente, como esperado, pois não houve apresentação de estímulos nessa tentativa. Diferentemente, o

Experimento 1. Teste 2. Apresentação de estímulos tácteis

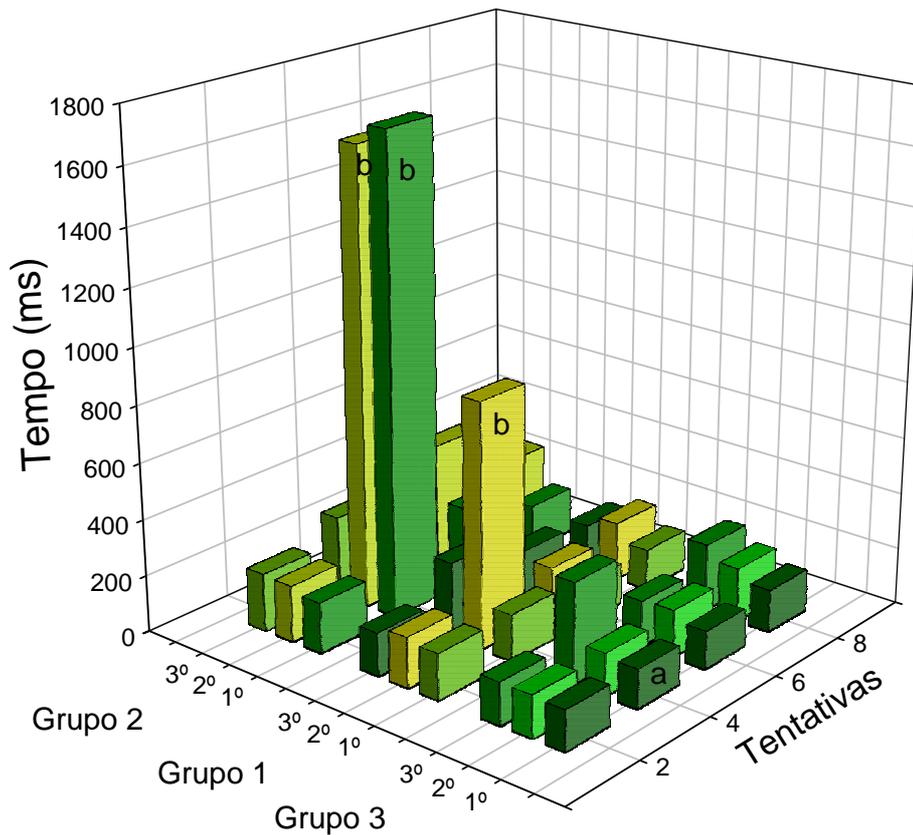


Figura 6. Experimento 1. Teste 2: Tempo de permanência nos locais 3 (3°), 4 (2°) e 5 (1°), nas tentativas pares. O grupo 1 recebeu a estimulação táctil, no teste anterior, e a rugosa nesse teste em locais diferentes. O grupo 2 recebeu ambas as estimulações no mesmo local e o grupo 3 recebeu apenas estimulações tácteis nesse teste. A letra “a” significa que nessa tentativa os grupos de animais diferem entre si no primeiro e no segundo local. A letra b indica que essa tentativa é estatisticamente diferente da tentativa 2, a tentativa 4 do grupo 1 no primeiro local, e a mesma tentativa no primeiro e no segundo local do grupo 2. Grupo 1 N=13, Grupo 2 =12 e Grupo 3 N=11.

tempo de permanência entre os locais estimulados aumentou na tentativa 4 quando comparamos com o tempo de permanência no mesmo local na tentativa 2 para o grupo 1 ($\chi^2(3) = 3,70, p < 0,0030$), embora não observamos diferenças entre o tempo de permanência dos diferentes grupos de animais nessa tentativa, o aumento no tempo de permanência na tentativa 4 indica que os animais detectaram o estímulo e reagiram a ele. O tempo de permanência entre os locais estimulados nas tentativas 6 e 8 não aumentou significativamente quando comparado com o tempo de permanência nos mesmos locais na tentativa 2, controle, e o tempo de permanência dos três grupos não diferiu entre si.

Discussão do Experimento 1

Como esperado, os animais reagiram à apresentação do estímulo visual no Teste 1 (Figura 4); a resposta foi direcionada aos locais nos quais os estímulos foram apresentados. O tempo de permanência dos animais nesses locais aumentou, i.e., os animais interromperam sua atividade locomotora e exploraram a novidade. Nossos resultados são similares aos mostrados por Xavier *et al.* (1990) no qual os autores também apresentaram um estímulo visual para ratos em uma pista reta como a utilizada nesse experimento, os animais apresentaram aumento no tempo de permanência entre os locais onde o estímulo visual foi apresentado.

O tempo de permanência entre os locais 3, 4 e 5 e entre os locais 7, 8 e 9 era estável e relativamente pequeno no final da fase de treino. Sessões subseqüentes não trariam melhora no desempenho do animal, ou seja, eles atingiram um nível assintótico de desempenho. Nesse momento os animais estão apenas monitorando o ambiente e possuem uma representação do mesmo.

Um mapa cognitivo possui uma representação de cada estímulo do ambiente que inclui suas características e sua localização espacial (O'Keefe & Nadel, 1978). Nesse sentido, as características das paredes do corredor, assim como todo o ambiente, estavam representadas no mapa cognitivo formado pelos animais. Além disso, Gray (1982) afirma que os animais geram expectativas sobre o estado atual do ambiente baseados em visitas passadas, portanto sempre que essas expectativas eram confirmadas nas sessões de treino os animais não apresentam comportamento exploratório. Quando essas expectativas não são

confirmadas os animais apresentam comportamento exploratório com o objetivo de adquirir informações sobre a discrepância encontrada. O tempo de permanência no corredor é baixo quando os animais estão monitorando o ambiente, uma vez que os animais detectam um novo estímulo e sua atenção é dirigida para o local, como evidenciado pelo aumento no tempo de permanência no mesmo (Figura 4).

A apresentação intermitente do mesmo estímulo no mesmo local leva à habituação da resposta exploratória, ou seja, o tempo que os animais exploram o local estimulado diminui, indicando que os animais atualizaram o mapa cognitivo (Figura 4). Este padrão de resposta também foi observado em Xavier *et al.* (1990; 1991).

Os animais que encontraram estímulos visuais no teste 1 respondem à apresentação do estímulo táctil no teste 2 (Figura 6). O grupo que recebeu as estimulações visuais e tácteis no mesmo local respondeu à estimulação táctil no primeiro local de contato com esse estímulo; portanto, detectaram o estímulo táctil subliminar mais prontamente. O grupo que recebeu as estimulações visuais e tácteis em locais diferentes responde ao estímulo táctil apenas no segundo local de contato com o mesmo (Figura 6). Os animais que receberam estimulação visual no Teste 1 no mesmo local que a estimulação táctil no Teste 2 detectaram os estímulos tácteis mais prontamente do que os animais que receberam ambos em locais diferentes.

Embora ambos os grupos que receberam estimulação visual no teste 1 reagiram à apresentação do estímulo táctil no teste 2, independente de ambas as estimulações estarem no mesmo local, o grupo com estímulo visual no mesmo local que o estímulo táctil detectou este último mais prontamente (Figura 6). A estimulação prévia fez com que animais detectassem a presença do estímulo táctil, o que não foi observado no grupo que não recebeu estimulação visual no teste 1, já que não houve aumento no tempo de permanência do mesmo entre os locais estimulados.

Posner (1980) mostrou que dicas indicando o local onde estímulos seriam apresentados, levaram pessoas a responderem mais prontamente à aparição dos estímulos nesses locais; o contrário também ocorria, se as dicas fossem incorretas havia prejuízo no tempo de resposta a esse estímulo. No presente estudo, animais que receberam ambas as estimulações visual e táctil no mesmo local detectaram e responderam mais prontamente à estimulação táctil. Já animais que receberam estimulação visual em um local e táctil em

outro detectaram, mas com atraso, o estímulo táctil. Nesse sentido, os resultados do presente estudo podem ser considerados análogos aos de Posner (1980) com seres humanos no que se refere à “sinalização válida”, mas não no que se refere à “sinalização inválida”. Há direcionamento de atenção para o local do labirinto onde o estímulo visual foi apresentado. Os animais que tinham sua atenção voltada para o local onde o estímulo rugoso foi apresentado responderam a ele em seu primeiro local de contato, em contraposição animais que tinham sua atenção voltada para o local onde o estímulo não foi apresentado responderam a ele, mas apenas no segundo local estimulado. Lubow (1989) propõe que quando a atenção estiver dirigida para um local do ambiente o processamento de informações oriundas desse local será beneficiado e que o contrário irá ocorrer em relação aos outros locais do labirinto, ou seja, a detecção de estímulos que forem apresentados nesses locais será prejudicada. No trabalho de Posner (1980) isso foi refletido em uma demora no tempo de resposta quando a seta indicava o local oposto àquele onde o estímulo alvo foi apresentado. Assim, pode-se hipotetizar que os animais do presente estudo que receberam estimulação táctil num local diferente da estimulação visual foram capazes de redirecionar a atenção para um setor do labirinto diferente daquele sinalizado pelo estímulo visual.

Note que no experimento de Posner (1980) o mobilizador atencional e o estímulo a ser respondido são visuais. Em nosso experimento o mobilizador atencional é visual e o estímulo a ser detectado é táctil, i.e., um estímulo de outra modalidade sensorial. Nossos resultados sugerem que atenção pode ser eliciada por uma modalidade sensorial beneficiando a detecção de estímulos de outra modalidade sensorial, quando ambos os estímulos são apresentados no mesmo local. Nesse sentido, a atenção funcionaria de forma supra-modal, e direcionada para um setor do espaço.

Deutsch & Deutsch (1963) propõem que haveria efeito de excitação quando um estímulo é apresentado em um ambiente já conhecido pelos animais; esse efeito de excitação seria o responsável pela detecção de estímulos que normalmente não seriam detectados, como o estímulo táctil apresentado no Teste 2. Embora essa explicação seria suficiente para explicar a reação dos animais aos estímulos tácteis no Teste 2, ela não explica as diferenças observadas entre o grupo que recebeu ambas as estimulações no mesmo local e o grupo que recebeu ambas em locais diferentes. Os animais que receberam

ambas no mesmo local detectaram o estímulo em seu primeiro local de contato com ele. Já os animais que receberam estímulos em locais diferentes detectaram o estímulo táctil apenas no segundo local de contato com o mesmo (Figura 6). Interessante notar que fatores atencionais se mostraram de maneira diferente no experimento de Stein & Xavier (em preparação), no qual os animais que receberam ambos os estímulos no mesmo local o detectaram em sua primeira apresentação, enquanto que o grupo que recebeu os estímulos em diferentes locais o detectaram apenas em seu segundo contato com o estímulo. Importante notar também que em ambos os experimentos houve benefício na detecção de estímulos tácteis menos conspícuos quando eles eram apresentados no mesmo local que um estímulo visual apresentado anteriormente. No estudo de Stein & Xavier (em preparação) os estímulos eram apresentados nas patas e não nas vibrissas, como neste experimento. Talvez isso permita explicar as diferenças observadas nos resultados de ambos os estudos.

Enfim, os animais responderam à apresentação dos estímulos tácteis no teste 2, essa resposta é beneficiada quando estímulos visuais são apresentados no mesmo local em um contato anterior.

Experimento 2. Ratos usam informações tácteis na construção de mapas cognitivos?

Como vimos no Experimento 1, estímulos tácteis geram atividade exploratória em ratos, embora nessas condições experimentais essa resposta seja pequena quando comparada com respostas a estímulos visuais. Informações tácteis nas vibrissas são importantes para o modo de vida desses animais. Talvez por viés antropomórfico, tende-se a pensar que mapas cognitivos envolvem principalmente estímulos da modalidade visual (Ades, 1997). A hipótese a ser testada no presente experimento é que ratos utilizam de informações tácteis aplicadas nas vibrissas para criar representações espaciais do ambiente, sendo capazes de detectar alterações em seus locais de aparecimento.

O experimento foi dividido em 3 testes. Utilizando animais ingênuos do ponto de vista experimental, apresentamos em todos os testes, estimulação táctil nas vibrissas nas tentativas 4, 6 e 8. Estimulação táctil foi introduzida com o objetivo de gerar resposta exploratória no Teste 1, apresentada intermitentemente de modo a gerar habituação da resposta e então apresentada em local ou lado diferente no Teste 2, para avaliar se os animais estão monitorando o ambiente taticamente mesmo após o processo de habituação. Na primeira sessão do teste 1 apenas uma placa rugosa foi apresentada, em todas as outras sessões duas placas foram apresentadas bilateralmente ou unilateralmente (ver adiante). O Teste 3 seria um teste de discriminação táctil, i.e., o tipo de estimulação táctil apresentada nas vibrissas foi modificado de modo a se avaliar se essa alteração é capaz de gerar resposta exploratória.

Teste 1. Reação à introdução de um estímulo táctil novo no ambiente

No Teste 1 foram apresentadas placas rugosas nas paredes do corredor para ratos previamente treinados, a correr por um corredor para obter alimento a um nível assintótico de desempenho. Na primeira sessão de teste apresentamos placas rugosas entre os locais 7 e 9 (portanto, 10 centímetros de estimulação), bilateralmente para um grupo e unilateralmente para outro. Este último foi dividido em dois sub-grupos; para um dos sub-grupos as placas foram apresentadas à esquerda e para outro sub-grupo à direita. A partir da segunda sessão de teste duas placas foram apresentadas em cada local gerando 20 centímetros de estimulação táctil, até o fim das manipulações. Esses estímulos foram apresentados nas tentativas 4, 6 e 8 ao longo de 7 sessões. A constituição dos grupos é a que se segue.

1) **Grupo Bilateral** - A esse grupo, que consistia de 9 animais, foram apresentadas placas rugosas entre os locais 7, 8 e 9, bilateralmente.

2) **Grupo Unilateral** - Esse grupo, que consistia de 34 animais, foi dividido em dois subgrupos. Ao primeiro, que continha 16 animais, foram apresentadas placas rugosas entre os locais 7, 8 e 9 apenas no lado esquerdo dos animais, e ao segundo, que continha 18 animais, no lado direito dos animais no mesmo local, como esquematizado na Figura 7.

Resultados do Teste 1

Os resultados do Teste 1 são apresentados na Figura 8. Analisamos o tempo que os animais permaneceram entre os locais 7, 8 e 9 individualmente, e a somatória do tempo de permanência nesses locais, onde os animais foram expostos à estimulação táctil nas vibrissas.

Os grupos unilateral e bilateral responderam à estimulação da mesma forma em todo o teste 1. A magnitude da resposta do grupo bilateral como esperado foi maior; porém,

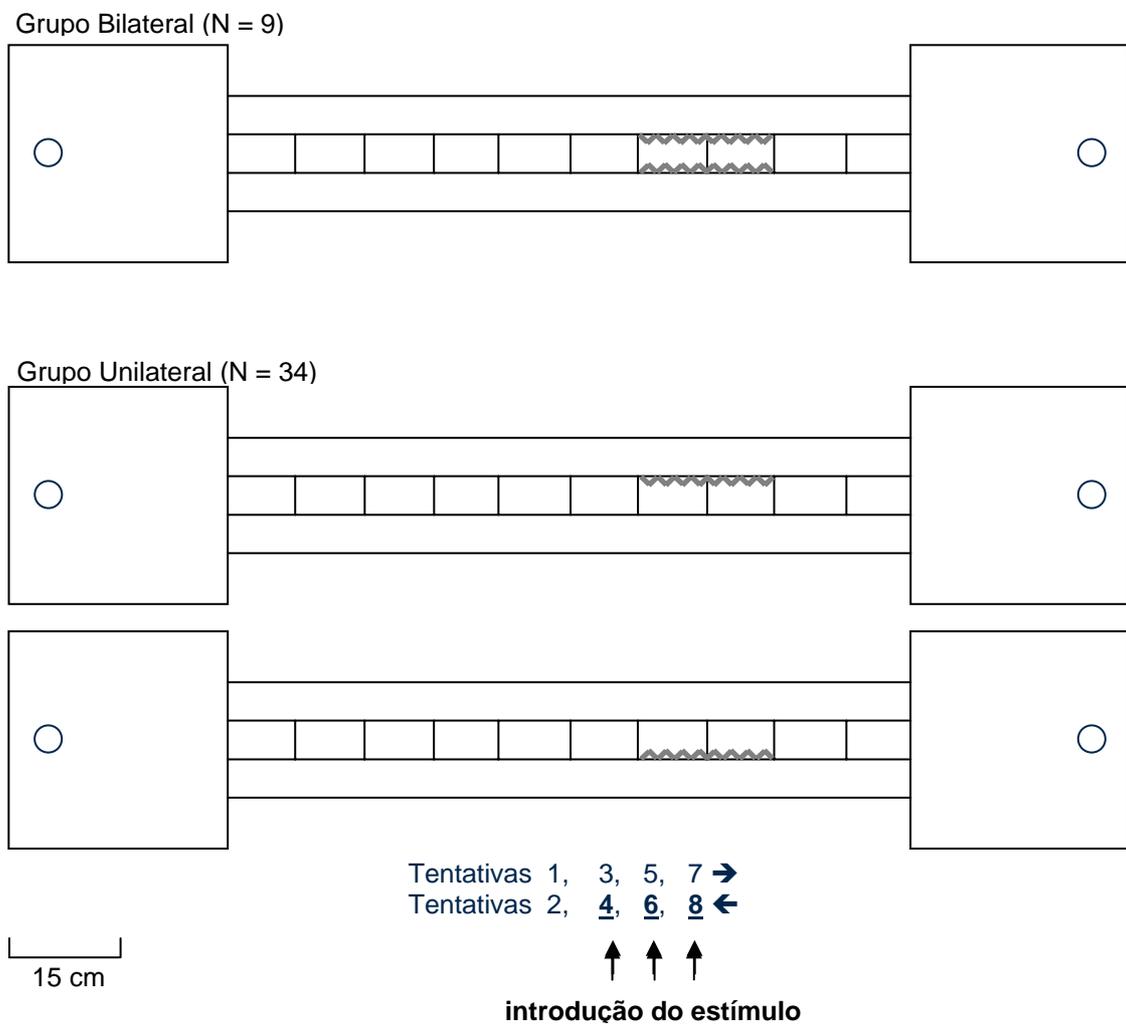


Figura 7. Para ambos os grupos o estímulo táctil foi introduzido nos locais 7, 8 e 9 nas tentativas 4, 6 e 8; representado por ondulações entre esses locais. Para o primeiro grupo o estímulo foi introduzido bilateralmente (N= 9). O segundo grupo, chamado de unilateral, foi dividido em 2 subgrupos, para um dos subgrupos ao estímulo foi introduzido à esquerda do animal e para o outro à direita (N = 34).

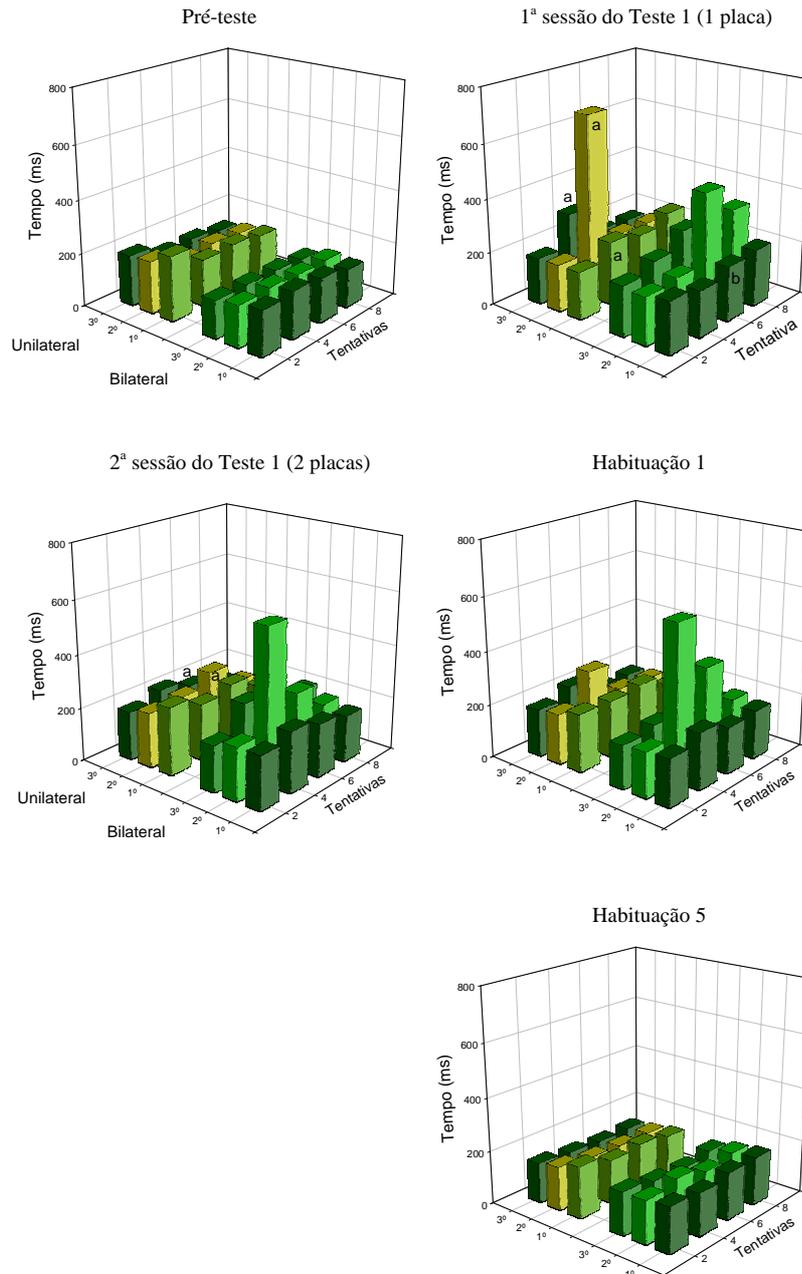


Figura 8. Experimento 2: Teste 1: Tempo de permanência nos locais 7, 8 e 9 na última sessão de treino, na primeira e segunda sessão de teste, na primeira e na última sessão de habituação, nas tentativas pares. Nas tentativas 4, 6 e 8 as placas lisas que foram utilizadas no treino e nas tentativas 2 de todas as sessões foram trocadas por placas rugosas, bilateralmente para o Grupo 1 e unilateralmente para o Grupo 2. A letra “a” significa que há diferenças estatísticas significantes ($p < 0,05$) entre a tentativa marcada em relação à tentativa 2. A tentativa 4 de sessão de teste do grupo unilateral difere da tentativa 2 em todos os locais, e a tentativa 6 da segunda sessão de teste difere no segundo e no terceiro local. A letra “b” indica que há diferenças estatísticas significantes entre os grupos ($p < 0,05$) no terceiro local de apresentação do estímulo. Grupo 1 N=9 e Grupo 2 N=34.

ela não foi estatisticamente significativa quando a comparamos com a tentativa 2, dado que o “n” neste grupo é substancialmente menor (Figura 8).

Na sessão de pré-teste que correspondeu à última sessão da fase de treino, não havia diferenças entre o tempo que os grupos permaneciam entre os locais que seriam estimulados assim como não havia diferenças entre o tempo de permanência entre os locais relevantes nas tentativas 4, 6 e 8 em relação aos mesmos parâmetros da tentativa 2.

A primeira sessão de teste houve diferenças significativas entre o tempo de permanência entre os locais estimulados dos dois grupos, como mencionado acima. A análise do tempo de permanência em locais individuais mostrou aumento no tempo de permanência do grupo unilateral na tentativa 4 no primeiro, no segundo e no terceiro local de estimulação, de acordo com o sentido de movimento ($\chi^2(3) = 2,68, p < 0,0114$; $\chi^2(3) = 3,81, p < 0,0006$; $\chi^2(3) = 2,27, p < 0,0296$, respectivamente). O grupo unilateral também apresentou aumento no tempo de permanência na tentativa 6 no segundo local de estimulação ($\chi^2(3) = 2,06, p < 0,0472$). Ao compararmos o tempo de permanência dos animais entre os locais estimulados observamos que não houve aumento no tempo de permanência do grupo bilateral entre os locais estimulados nas tentativas 4, 6 e 8, em contrapartida houve aumento nos mesmos parâmetros do grupo unilateral na tentativa 4 ($\chi^2(3) = 4,70, p < 0,0001$) e na tentativa 6 ($\chi^2(3) = 2,25, p < 0,0314$), quando observamos a somatória do tempo de permanência entre os locais 7, 8 e 9. O grupo bilateral apresentou aumento no tempo de permanência entre os locais estimulados apenas nas tentativas 6 e 8, ao contrário do grupo unilateral que respondeu logo na tentativa 4 e se habituou rapidamente ao novo estímulo.

A segunda sessão de teste possuía duas placas tácteis de 10 centímetros cada, sendo 20 centímetros em cada apresentação, ao contrário da sessão anterior que possuía apenas uma placa de 10 centímetros. Os animais continuaram respondendo à presença do estímulo táctil, como observamos na Figura 8. Quando comparamos o tempo de permanência entre os locais estimulados nas tentativas 4, 6 e 8 com os mesmos parâmetros da tentativa 2 observamos que o grupo unilateral apresentou aumento significativo no tempo de permanência na tentativa 6 no segundo e no terceiro locais de apresentação do estímulo táctil também foi significativa ($\chi^2(3) = 2,29, p < 0,0287$; $\chi^2(3) = 2,14, p < 0,0395$, respectivamente) quando comparamos com os mesmos parâmetros da tentativa 2. O grupo

bilateral apresentou aumento no tempo de permanência entre os locais 7, 8 e 9 apenas na tentativa 4 ($\chi^2(3) = 2,78$, $p < 0,0239$). O grupo unilateral apresentou aumento no tempo de permanência no local onde o estímulo táctil foi apresentado na tentativa 4 ($\chi^2(3) = 2,31$, $p < 0,0274$) quando comparamos ao tempo de permanência na tentativa 2.

A partir da segunda sessão em diante os animais não observamos aumento significativo no tempo de permanência entre os locais onde o estímulo táctil foi apresentado, com exceção da quarta sessão de habituação, em que houve aumento no tempo de permanência dos animais nas tentativas 6 e 8 na somatória do tempo de permanência entre os locais 7, 8 e 9 ($\chi^2(3) = 2,16$, $p < 0,0380$; $\chi^2(3) = 2,10$, $p < 0,0437$, respectivamente).

Além disso, observamos que o grupo unilateral se habitua à apresentação do estímulo mais rapidamente ao longo das sessões que o grupo bilateral. Esse efeito deve estar relacionado com a quantidade de estimulação apresentada. Embora o aumento do tempo de permanência no local onde o estímulo foi apresentado observado no grupo bilateral não seja estatisticamente significativo em relação aos mesmos parâmetros da tentativa 2, o processo de habituação parece mais lento. O grupo unilateral também respondeu à estimulação, e talvez possamos observar diferenças estatísticas entre o tempo de permanência entre os locais estimulados nas tentativas com estimulação e na tentativa 2 por este grupo possuir um número maior de indivíduos do que o grupo bilateral, embora se habitue mais rapidamente do que o grupo bilateral.

Podemos observar que os animais se habituaram em cada sessão, ou seja, o tempo que os animais permaneceram entre os locais estimulados na tentativa 4 é geralmente maior do que o tempo que os animais permaneceram nesses mesmos locais na tentativa 6, o mesmo ocorreu nessa tentativa em relação a tentativa 8. A Figura 8 também mostra que os animais diminuíram o tempo de permanência entre os locais estimulados na primeira sessão de habituação até chegar em um nível basal e assintótico na sessão de habituação 6. Portanto, a habituação ocorreu dentro de cada sessão e entre as sessões.

No último local de apresentação do estímulo na tentativa 6 na primeira sessão de teste ($H(2) = 4,1218$, $p < 0,0423$) o tempo de permanência dos grupos diferiu estatisticamente. O aumento no tempo de permanência do grupo Bilateral é maior do que o aumento no tempo de permanência do grupo unilateral, assim como é na segunda sessão de teste, na qual foram apresentadas 2 placas rugosas, e na primeira sessão de habituação,

como observado na Figura 8, embora nas últimas sessões essa diferença não alcance significância estatística, talvez devido ao baixo número de animais desse grupo.

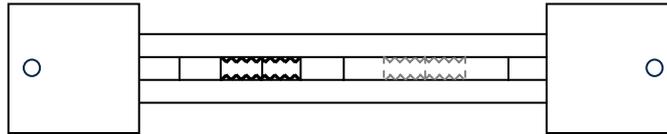
Nesse teste foram realizadas 6 sessões de habituação, sendo a última utilizada como controle para o teste seguinte. A resposta dos animais, nessa sessão tinha habitado completamente e sessões adicionais não fariam essa resposta decrescer.

Teste 2. Reação à mudança do local de apresentação dos estímulos tácteis

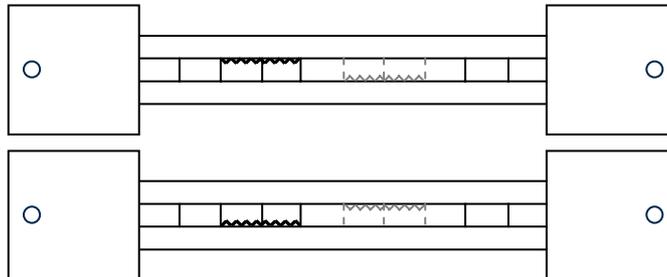
Tanto a teoria de O'Keefe & Nadel (1978) como a de Gray (1982) propõem que a resposta exploratória surge quando a representação que o animal possui do mundo não corresponde ao seu estado atual. Vimos no teste anterior que a introdução de um estímulo táctil novo no labirinto fez surgir comportamento exploratório. Neste teste o local de apresentação do estímulo táctil foi alterado. Se os animais tiverem incorporado o estímulo táctil em sua representação cognitiva do ambiente, eles deverão detectar a alteração e dirigir atividade exploratória para o novo local de apresentação do estímulo.

As placas utilizadas como estímulo foram as mesmas do Teste 1, mas colocadas em locais diferentes para todos os grupos (Figura 9). O grupo Bilateral permaneceu recebendo estimulação bilateral, mas em um outro setor do labirinto. Isto é, as placas foram apresentadas entre os locais 7 e 9 no Teste 1 e entre os locais 3 e 5 no Teste 2. O grupo Unilateral foi dividido em 3 grupos; o primeiro chamado unilateral contra-lateral recebeu estimulação táctil no lado oposto ao que recebeu estimulação táctil no Teste 1, também com alteração de setor do corredor, isto é, as placas tinham sido apresentadas entre os locais 7 e 9 no Teste 1 e agora, no Teste 2, foram apresentadas entre os locais 3 e 5; o segundo grupo chamado unilateral ipsilateral recebeu estimulação táctil no mesmo lado que recebeu estimulação táctil no Teste 1, mas em outro setor do corredor, as placas tinham sido apresentadas entre os locais 7 e 9 e agora foram apresentadas entre os locais 3 e 5; o terceiro grupo recebeu estimulação unilateral no mesmo setor do corredor mas no lado oposto em relação à estimulação táctil recebida no Teste 1; ou seja, os animais que

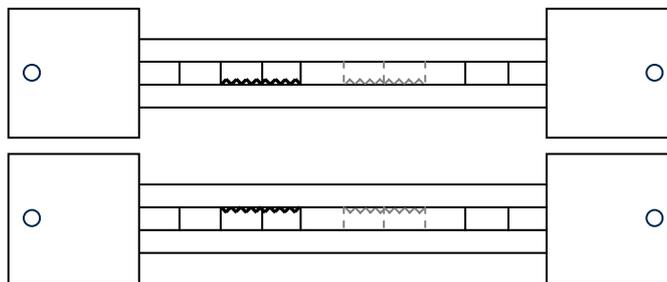
Grupo Bilateral (N = 9) – Placas apresentadas nos locais 7, 8 e 9.



Grupo Unilateral Contralateral (N = 11) – Placas apresentadas nos locais 7, 8 e 9 à esquerda ou à direita do animal.



Grupo Unilateral Ipsilateral (N = 11) – Placas apresentadas nos locais 7, 8 e 9 à esquerda ou à direita do animal.



Grupo Unilateral com mudança de local (N = 12) – Placas apresentadas nos locais 3, 4 e 5 à esquerda ou à direita do animal.

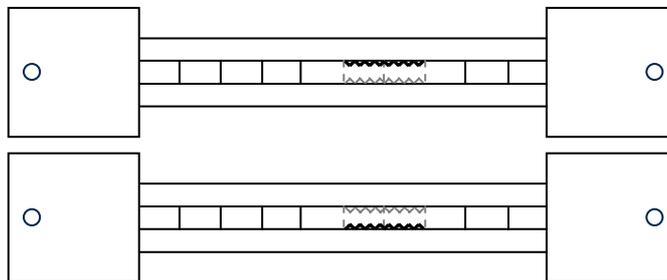


Figura 9. Para o grupo Bilateral, as placas foram apresentadas entre os locais 3, 4 e 5 bilateralmente, no Teste 1 as placas rugosas tinham sido apresentadas entre os locais 7, 8 e 9 (N = 9). O grupo Unilateral Ipsilateral encontrou as placas no mesmo lado que tinha encontrado no Teste 1, à esquerda ou à direita entre locais diferentes do teste anterior (3, 4 e 5) (N = 11). O grupo Unilateral Contralateral encontrou os estímulos entre os locais 3, 4 e 5 e em lado oposto ao que tinha encontrado no Teste 1 (N = 11). O último grupo se caracteriza por não haver alteração de local (7, 8 e 9), há apenas alteração no lado de apresentação (N = 12). Para todos os grupos as placas foram apresentadas nas corridas 4, 6 e 8. As ondulações escuras representam os locais que as placas rugosas foram apresentadas neste teste e as ondulações claras os locais onde as placas tinham sido apresentadas no teste anterior.

receberam estimulação táctil à esquerda irão receber estimulação à direita e vice-versa (Figura 9).

Para assegurar que os 4 grupos constituídos a partir das manipulações realizadas no teste 2 exibiam desempenho equivalente, antes do teste 2, realizou-se uma análise estatística retrospectiva dos resultados mensurados no teste anterior. De fato não foram detectadas diferenças estatísticas significativas entre os grupos.

Como os animais dos diferentes grupos foram estimulados nos locais 7, 8 e 9 ou 3, 4 e 5, para possibilitar a comparação estatística considerou-se os locais 9 e 5 como “primeiro local” de estimulação, 8 e 4 como “segundo local” de estimulação e os locais 7 e 3 como “terceiro local” estimulação. A somatória do tempo de permanência entre os locais relevantes também foi analisada como nos experimentos anteriores.

Resultados do Teste 2

Os resultados são mostrados na Figura 10. Quando o tempo de permanência dos animais nos locais relevantes nas tentativas 4, 6 e 8 foram comparados com o mesmos parâmetros da tentativa 2 observamos diferenças estatísticas que beiram à significância entre o tempo de permanência do grupo unilateral que recebeu estímulos no mesmo local na tentativa 4 no segundo local de apresentação do estímulo táctil na primeira sessão ($\chi^2 (3) = 2,01, p < 0,0701$). Observamos que a resposta dos animais nas tentativas 4, 6 e 8 foram menores quando comparadas à tentativa 2. Na tentativa 8 para o grupo bilateral na somatória do tempo de permanência entre os locais estimulados e no primeiro local ($\chi^2 (3) = 2,49, p < 0,0377$ e $\chi^2 (3) = 2,56, p < 0,0337$, respectivamente) na quarta sessão de habituação. Para o grupo contra-lateral na somatória do tempo de permanência entre os locais estimulados e no tempo de permanência no primeiro local na tentativa 8 ($\chi^2 (3) = 2,37, p < 0,0390$ e $\chi^2 (3) = 2,44, p < 0,0348$, respectivamente) na segunda sessão de habituação. O grupo que não sofreu mudança de local de apresentação dos estímulos apresentou diminuição no tempo de permanência na tentativa 8 da primeira sessão de habituação (primeiro local estimulado, $\chi^2 (2) = 2,22, p < 0,0486$) e na mesma tentativa da segunda sessão de habituação (último local estimulado, $\chi^2 (2) = 2,30, p < 0,0421$).

Experimento 2. Teste 1. Tempo de permanência dos animais nos locais de apresentação do estímulo.

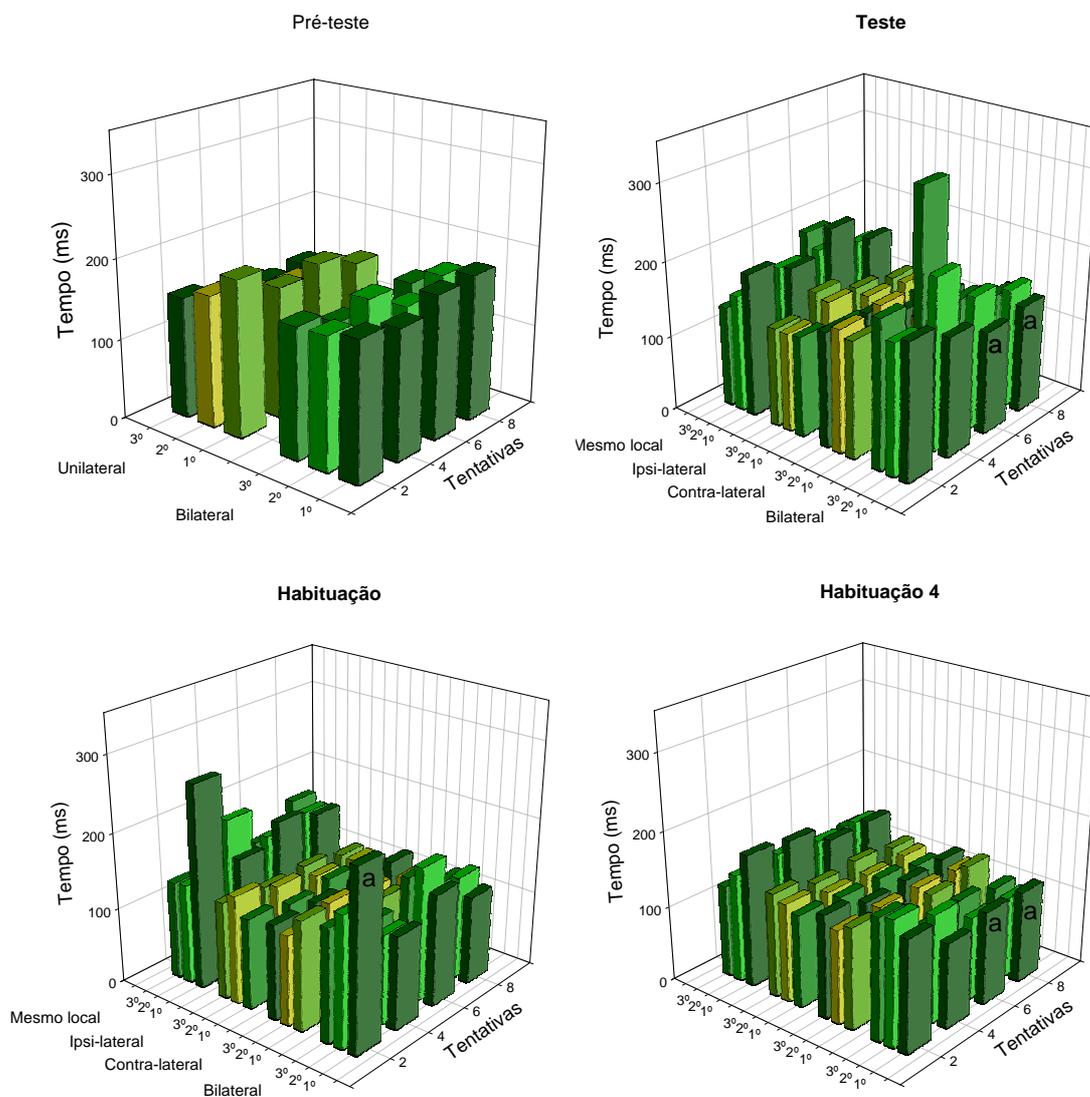


Figura 10. Experimento 2. Teste 2. Tempo de permanência dos animais dos 4 grupos, no primeiro, no segundo e no terceiro locais de apresentação do estímulo táctil. Para o grupo Bilateral, o grupo Unilateral Contralateral e para o grupo Unilateral Ipsilateral os locais mostrados são os local 5, 4 e 3; e para o grupo Unilateral com mudança de lado, os locais mostrados são os locais 9, 8 e 7. A letra “a” significa que há diferenças estatísticas entre os grupos. Grupo 1 (Bilateral) N = 9, Grupo 2 (Unilateral Contralateral) N = 11, Grupo 3 (Unilateral Ipsilateral) N = 11, Grupo 4 (Unilateral com mudança de lado) N = 12.

Naturalmente houve diminuição no tempo de permanência nos locais de apresentação dos estímulos ao longo das sessões no processo de habituação.

O teste de Kruskal Wallis revelou a existência de diferenças entre os grupos no tempo de permanência entre os locais relevantes ao longo de todas as sessões, como quando comparamos a somatória do tempo de permanência nos locais e o segundo local estimulado na tentativa 8 da segunda sessão de habituação ($H(3) = 2,49$, $p < 0,0377$ e $H(3) = 2,56$, $p < 0,0337$, respectivamente). O primeiro local estimulado foi o local que mostrou mais diferenças entre tempo de permanência dos grupos. Na sessão de teste há diferenças estatísticas entre o tempo de permanência dos grupos nas tentativas 6 e 8 ($H(3) = 9,62$, $p < 0,0221$ e $H(3) = 8,99$, $p < 0,0294$, respectivamente). Na primeira sessão de habituação há diferenças estatísticas entre o tempo de permanência dos grupos na tentativa 2 ($H(3) = 7,94$, $p < 0,0472$), sem estimulação assim como na mesma tentativa da segunda sessão de habituação ($H(3) = 9,22$, $p < 0,0264$); sugerindo que os animais estavam reagindo à ausência do estímulo táctil (Stein *et al.*, 1999); também na segunda sessão de habituação há diferenças entre o tempo de permanência dos grupos nas tentativas 4 e 8 ($H(3) = 10,42$, $p < 0,0153$ e $H(3) = 11,69$, $p < 0,0085$, respectivamente). Na terceira sessão de habituação há diferenças entre o tempo de permanência dos grupos nas tentativas 6 e 8 ($H(3) = 11,07$, $p < 0,0113$ e $H(3) = 8,63$, $p < 0,0346$). Por fim, na quarta e última sessão de habituação há diferenças entre o tempo de permanência dos grupos nas tentativas 2, 4 e 8 ($H(3) = 12,58$, $p < 0,0056$; $H(3) = 8,50$, $p < 0,0367$ e $H(3) = 8,52$, $p < 0,0365$, respectivamente).

Os animais do grupo que não sofreu alteração de local permaneceram mais tempo entre os locais relevantes em praticamente todas as tentativas inclusive a tentativa 2. Isso pode sugerir que os animais estavam constantemente monitorando esse local do labirinto (Figura 10). O tempo que os animais do grupo bilateral permaneceram no local é inferior ao tempo que os animais do grupo que não sofreu alteração de local, e superior ao tempo que os animais que estimulados unilateralmente que sofreram alteração de local. Embora não seja estatisticamente significativo há uma tendência de os animais detectarem e reagirem à mudança desse tipo de estímulo quando a mudança ocorre no mesmo local ou quando uma maior quantidade de estimulação é apresentada.

A Figura 11 mostra o tempo de permanência dos animais no local onde o estímulo estava no Teste 1, podemos observar que há uma tendência de os animais do grupo bilateral permanecerem mais tempo nesses locais.

Teste 3. Reação à mudança do tipo de rugosidade dos estímulos

Vários autores estudaram o poder de discriminação das vibrissas (por ex.: Guic-Robles *et al.*, 1989; Goode *et al.*, 2000; Krupa *et al.*, 2001) enquanto os animais estavam direcionando atenção para o local de discriminação sem estar em movimento. Em nossos experimentos os animais estão se locomovendo pelo corredor quando encontram novas estimulações. Neste teste alterou-se o estímulo rugoso em relação ao utilizado no Teste 2. A rugosidade das placas era irregular nos Testes 1 e 2, e passou a ser regular no presente teste; isto é, havia padrões de rugosidade a cada 1,5 cm. O local de apresentação das placas se manteve o mesmo para cada um dos grupos do teste anterior (Figura 12).

Os animais que foram utilizados nesse experimento foram os mesmos animais dos Testes 1 e 2. Os animais estavam habituados às manipulações do teste anterior após quatro sessões de exposição intermitente dos estímulos, ou seja, seu desempenho se manteve constante. Os animais foram separados em 3 grupos, de acordo com o local de apresentação dos estímulos, conforme apresentado na Figura 12:

Resultados do Teste 3

Os resultados são apresentados na Figura 10. A introdução de um novo tipo de rugosidade não fez com que o tempo de permanência nas tentativas 4, 6 e 8 fosse maior do que o tempo de permanência na tentativa 2, ou seja, não há diferenças estatísticas significativas.

O teste de Kruskal-Wallis revelou que essas diferenças entre o tempo que os grupos permanecem entre os locais relevantes quando observamos a somatória do tempo de

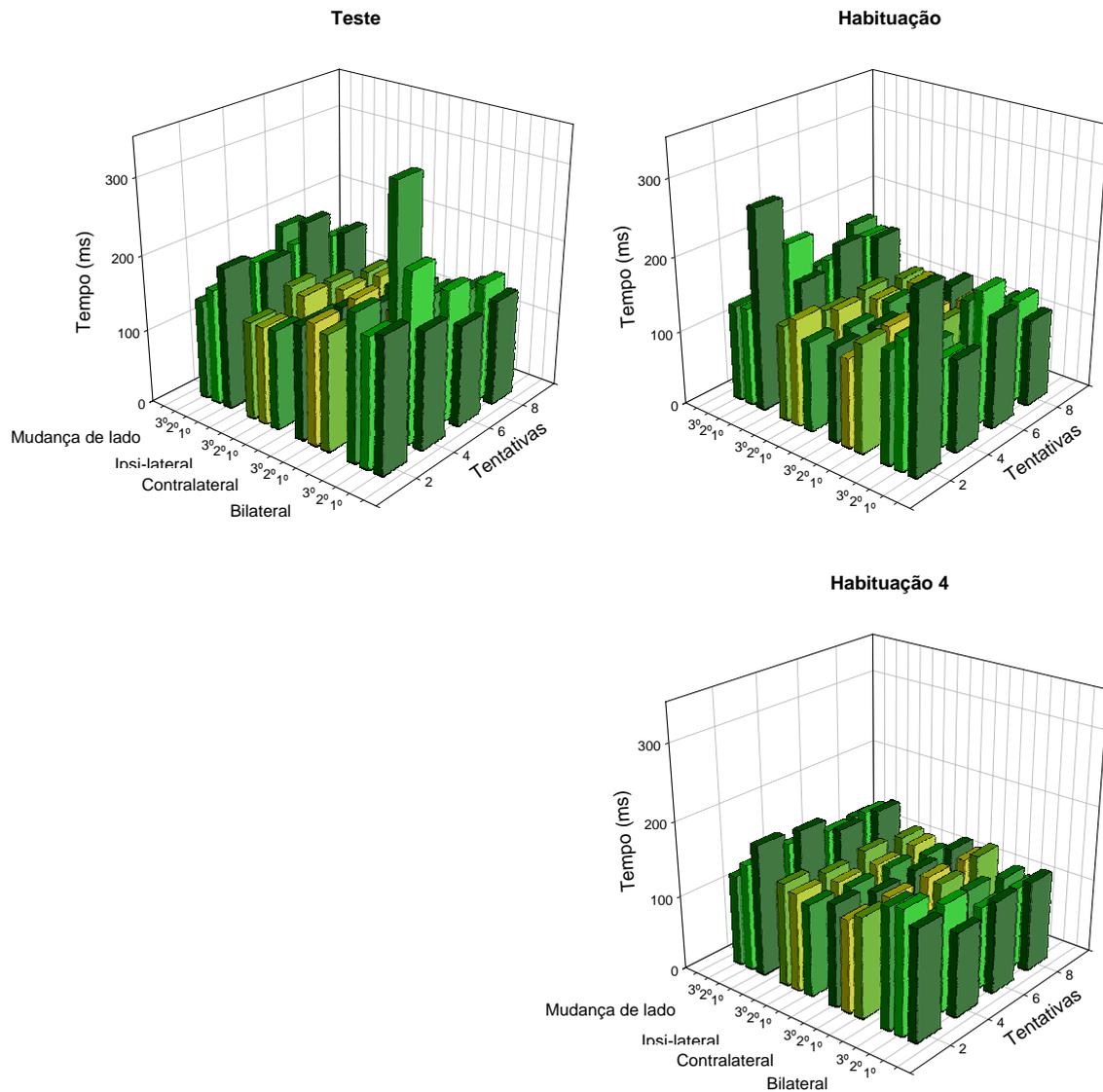


Figura 11. Experimento 2. Teste 2. Tempo de permanência pelos 4 grupos de animais no primeiro, no segundo e no terceiro locais onde o estímulo tátil não foi apresentado, ou seja, se neste teste o estímulo for apresentado nos locais 7, 8 e 9, os locais mostrados serão os locais 3, 4 e 5 (Grupos 1, 2 e 3), se o estímulo for apresentado nos locais 3, 4 e 5, os locais mostrados serão os locais 7, 8 e 9 (Grupo 4). Grupo 1 (Bilateral) N = 9, Grupo 2 (Unilateral Contralateral) N = 11, Grupo 3 (Unilateral Ipsilateral) N = 11, Grupo 4 (Unilateral com mudança de lado) N = 12.

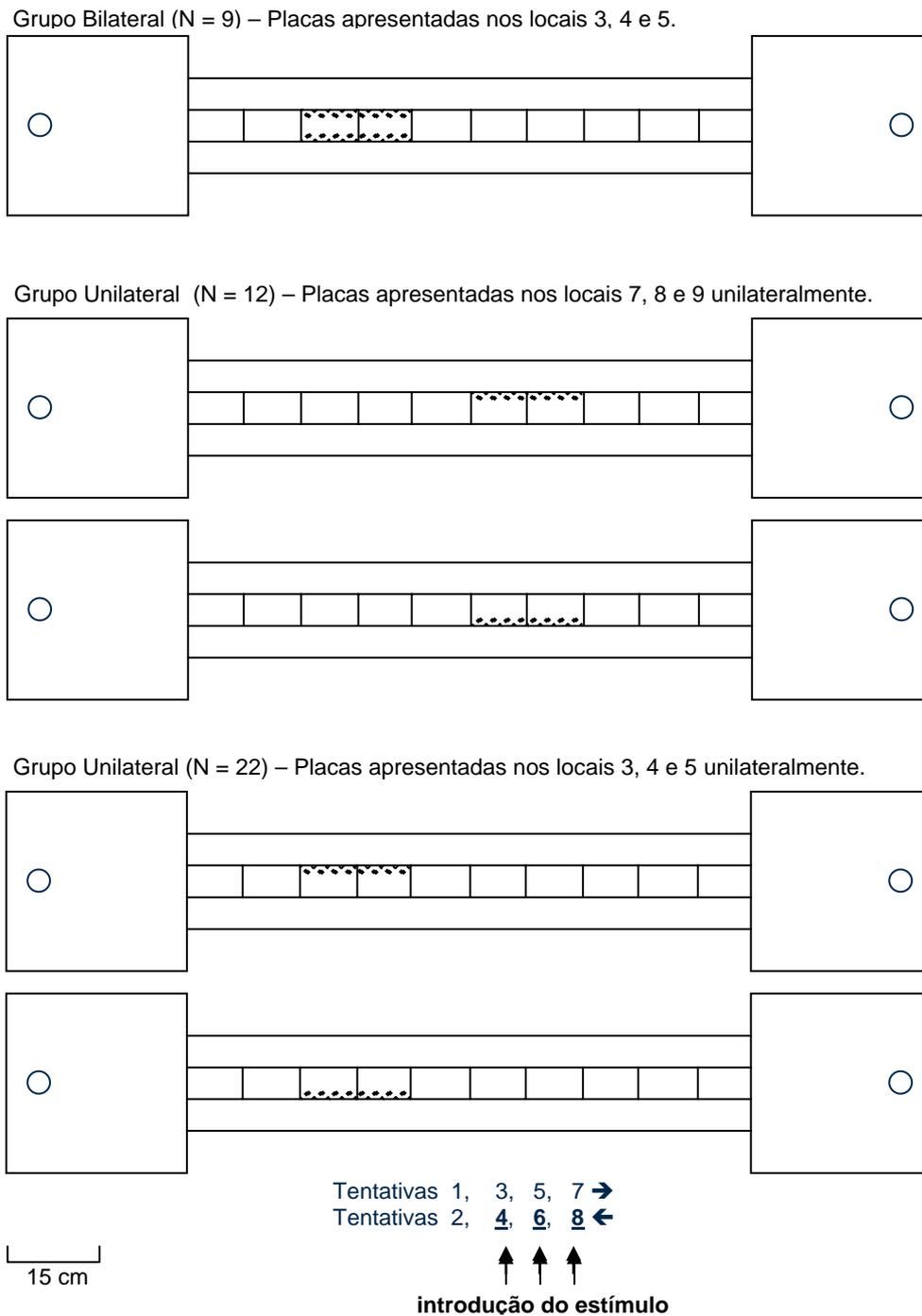


Figura 12. Locais de apresentação das placas com rugosidade regular no Teste 3, representadas por ondulações tracejadas. Os locais foram mantidos em relação ao teste anterior. O grupo bilateral recebeu estimulação táctil nos locais 3, 4 e 5. Um grupo unilateral recebeu estimulação também nos locais 3, 4 e 5 e o terceiro nos locais 7, 8 e 9. Grupo Bilateral N = 9, Grupo Unilateral (Locais 3, 4 e 5) N = 22 e Grupo Unilateral (Locais 7, 8 e 9) N = 12.

permanência entre os locais de estimulação na tentativa 8 ($H(3) = 8,34, p < 0,0395$); assim como no teste anterior, o primeiro local de contato com o estímulo foi o que mais gerou diferenças estatísticas. Observamos diferenças estatísticas entre o tempo de permanência dos grupos entre os locais onde o estímulo foi apresentado, na tentativa 4 ($H(3) = 12,64, p < 0,0055$), na tentativa 6 ($H(3) = 9,57, p < 0,0226$) e na tentativa 8 ($H(3) = 12,60, p < 0,0056$). No segundo local de estimulação os grupos diferem entre si na tentativa 4 ($H(3) = 8,94, p < 0,0301$).

As diferenças estatísticas entre os grupos se mantiveram, e estiveram relacionadas à última sessão de habituação do teste anterior, o grupo que recebeu estimulação no mesmo local nos Testes 1 e 2 apresenta maior resposta como no final do teste anterior.

Discussão do Experimento 2

Os animais submetidos à estimulação táctil bilateral e unilateral nas vibrissas responderam à apresentação do estímulo táctil no teste 1; essa resposta foi direcionada ao local onde o estímulo foi apresentado, como evidenciada pelo aumento no tempo de permanência entre os locais onde os estímulos foram apresentados. O grupo que recebeu estimulação unilateral responde à apresentação do estímulo na tentativa 4 da sessão de teste, em seu primeiro contato com o estímulo, o grupo que recebeu estimulação bilateral mostra aumento no tempo de permanência no local de apresentação do estímulo apenas na tentativa 6 e 8 da mesma sessão e continua mostrando esse aumento nas sessões seguintes (Figura 10), embora não seja diferente estatisticamente em relação à tentativa 2. Os animais parecem estar atualizando seu mapa cognitivo, explorando a novidade (Myhrer, 1988; Thinus-Blanc *et al.*, 1991; Xavier *et al.*, 1990;1991). Como no experimento anterior, observou-se habituação à apresentação intermitente do estímulo nas tentativas de uma mesma sessão, entre as sessões assim como habituação ao longo das sessões. Os animais que receberam estimulação bilateral mostraram habituação mais lenta do que os animais que receberam estimulação unilateral.

Esses resultados sugerem que ambos os grupos tinham formado um mapa cognitivo do ambiente, e o estavam patrulhando, embora não o estivessem explorando como

evidenciado pelo tempo de permanência entre os locais relevantes. Ao término das sessões de treino as expectativas geradas pelos animais tinham sido concretizadas; o ambiente possuía as mesmas características que possuía quando tinha sido encontrado na sessão anterior e, portanto não observamos comportamento exploratório de nenhum grupo de animais nas sessões de treino, como proposto por Gray (1982).

Xavier *et al.* (1991) mostrou que animais reagem à introdução de um novo estímulo no labirinto; no caso a mudança encontrada pelos animais que causou o surgimento de atividade exploratória era visual e tátil. Em nosso experimento apresentamos somente mudanças de modalidade tátil.

Relatos da literatura sugerem que ratos possuem a capacidade de discriminar rugosidades utilizando suas vibrissas quando uma delas é pareada com uma recompensa (Guic-Robles *et al.*, 1989), ou seja, seus recursos atencionais estão voltados para o local a ser discriminado. Em nosso experimento os animais discriminaram duas superfícies enquanto estavam se locomovendo pelo labirinto. Supostamente, o estado atual do ambiente foi comparado com a representação que os animais possuíam do mesmo, como as expectativas dos animais não foram cumpridas surgiu comportamento exploratório direcionado ao local onde a novidade foi apresentada.

Não houve aumento no tempo de permanência nos novos locais de apresentação do estímulo tátil no Teste 2 quando comparamos o tempo de permanência dos animais nos locais estimulados na tentativas 4, 6 e 8 com os mesmos parâmetros da tentativa 2 (Figura 10). Xavier *et al.* (1990) mostrou, em um paradigma semelhante, que ratos detectaram a alteração de local de estímulos visuais. Porém, ao longo das sessões o grupo que foi estimulado no mesmo local em ambos os testes permanece mais tempo nesse local do que os animais dos outros grupos. O tempo que esses animais permanecem entre os locais relevantes é maior do que o tempo de permanência dos outros animais nos mesmos locais. Isso é uma evidência de que os animais estão monitorando essa região do ambiente, mesmo que não haja diferenças estatísticas entre o tempo de permanência nas tentativas 4, 6 e 8 e os mesmos parâmetros da tentativa 2. O grupo com estimulação bilateral apresenta um tempo de permanência no local de apresentação do estímulo menor que os animais em que o estímulo foi apresentado unilateralmente no mesmo local e maior do que o tempo de permanência que os outros animais que receberam estímulos tácteis unilaterais em locais

diferentes. A detecção da mudança de local ou lado em que o estímulo é apresentado ocorreu se o local foi o mesmo em que o estímulo estava no teste anterior e se a “intensidade” (tamanho) do estímulo for grande (Pereira, 1998).

Segundo Treisman & Gelade (1980) há duas maneiras interligadas de se detectar estímulos em um ambiente, a primeira é dirigindo sua atenção para o local e a segunda é através da previsão baseada em regularidades passadas; especulamos, portanto, que os animais que encontraram os estímulos no mesmo local nos dois testes mas com alteração de lado apresentaram uma resposta maior em razão de terem direcionado a atenção para esse local.

O tempo de permanência dos animais dos diferentes grupos entre os locais relevantes no fim do teste 2 era diferente e essa diferença se manteve no teste 3, restringindo o alcance das comparações entre o tempo de permanência dos grupos nesse teste. Os animais não apresentaram aumento no tempo de permanência entre os locais estimulados nas tentativas 4, 6 e 8 quando comparados aos mesmos parâmetros da tentativa 2.

Xavier *et al.* (1991) mostraram que após seguidas modificações no ambiente os animais deixam de responder a novas mudanças; esses autores atribuíram essa ausência de resposta a uma generalização que os animais fariam sobre o ambiente, ou seja, aquele ambiente seria um ambiente no qual mudanças irrelevantes ocorrem. Esse comportamento pode ter ocorrido nos animais do presente experimento. Portanto, seria duvidoso afirmar que os animais do presente estudo não detectam diferenças entre rugosidades enquanto se locomovem por um ambiente; nestas condições experimentais não surgiu atividade exploratória. Entretanto, trabalhos como o de Guic-Robles *et al.* (1989), Fanselow & Nicolelis (1999) e Krupa *et al.* (2001) mostraram que ratos podem discriminar superfícies utilizando suas vibrissas; em todos esses experimentos os animais não estavam desempenhando outra atividade senão a discriminação; em nosso trabalho os animais estavam realizando atividade locomotora quando o estímulo foi apresentado, ou seja, sua atenção estava direcionada ao desempenho de uma tarefa de principal de busca alimentar que competia com a atividade exploratória à novidade. Além disso, dadas as diversas manipulações realizadas, é possível que os animais tenham se habituado à apresentação de novos estímulos no corredor.

Discussão Geral

Os resultados deste estudo mostram que (1) ratos detectam a apresentação de um novo estímulo em um ambiente conhecido (Experimentos 1.1 e 2.1), (2) direcionam seus sistemas sensoriais para esse local (Experimento 1 e 2.1), (3) direcionam mecanismos atencionais para um local do ambiente onde é mais provável que mudanças ocorram, baseados em experiências sobre regularidades passadas nas quais havia um estímulo naquele local (Experimento 1), (4) esse direcionamento atencional traz benefícios ao animal, que passa a detectar a presença de um estímulo táctil menos notável apresentado nas vibrissas (Experimento 1), (5) o direcionamento atencional é supra-modal, i.e., direcionado a um local do espaço de modo a detectar um estímulo de uma modalidade diferente daquela utilizada na sinalização, e esse direcionamento traz benefícios na resposta dos animais, (6) detectam estímulos tácteis, mesmo que recursos atencionais estejam direcionados a outro local do labirinto e portanto deslocam atenção de um local para outro do corredor (Experimento 1), (7) detectam mudanças no ambiente quando elas são de modalidade táctil (Experimento 1.2 e Experimento 2), (8) incorporam a presença de estímulos tácteis aplicados nas vibrissas no mapa cognitivo a partir de várias visitas a um ambiente até então estável (Experimento 2.1), (9) habituam-se à apresentação intermitente de um estímulo dentro de cada sessão (Experimento 1 e Experimento 2.1 e 2.2) e ao longo das sessões (Experimento 2.1 e 2.2); e por fim (10) passam a não reagir à introdução de um novo estímulo quando sucessivas mudanças ocorreram naquele ambiente (Experimento 2.3).

Esses resultados mostram que ratos que direcionaram sua atenção para um determinado local no ambiente detectam um estímulo menos conspícuo mais prontamente do que animais que direcionaram a atenção para outro local do mesmo ambiente; esse benefício atencional seria análogo aos resultados mostrados por Posner (1980) em seres humanos. Como a atenção dos animais estava voltada para o um local específico do corredor, segundo Lubow (1989), menos recursos atencionais estariam dirigidos a outros locais do labirinto prejudicando o processamento de informações oriundas desses locais.

Diferentemente dos estudos com humanos, os animais do grupo que recebeu os estímulos visuais e tácteis em locais diferentes não foi o que exibiu menor resposta ao

estímulo alvo. Os grupos que receberam estimulação visual no teste 1 reagiram embora menos prontamente à apresentação do estímulo táctil no teste 2, sugerindo que os animais são capazes de direcionar a atenção no espaço. Deutsch & Deutsch (1963) ressaltam que estímulos prévios podem gerar níveis de excitação (arousal level). Porém, como há diferenças entre os dois grupos que receberam estimulação visual no teste anterior, essa explicação *per se* não é suficiente para explicar nossos dados. Isto é, a resposta do grupo que recebeu ambos os estímulos no mesmo local é maior e mais pronta já que ocorre logo no primeiro local de estimulação (Figura 6). Assim, a explicação mais parcimoniosa para esses resultados é que houve direcionamento da atenção para o local onde o estímulo visual havia sido apresentado no teste 1. Animais que receberam as estimulações visual (Teste 1) e táctil (Teste 2) em locais diferentes tiveram que re-direcionar sua atenção de um local para outro.

No experimento de Posner (1980) ambos os estímulos (dica e alvo) eram da mesma modalidade sensorial (visual). Em nosso experimento o estímulo que serviu para direcionar a atenção do animal para um local do labirinto era visual e o estímulo a ser detectado era táctil no Experimento 1; como houve benefício para os animais que encontraram ambos os tipos de estimulação no mesmo local, nossos resultados mostraram indícios de que os mecanismos atencionais seriam supra-modais, isto é, quando uma alteração em um ambiente conhecido de uma modalidade sensorial faz com que a atenção seja dirigida para o local, a expectativa gerada seria a de encontrar uma novidade independente de sua modalidade sensorial.

Kennett *et al.* (2001) relatam que seres humanos detectam estímulos tácteis com maior resolução quando auxiliados pela visão do local a ser estimulado, e propõem que pode haver interações entre áreas do sistema nervoso que respondem à estimulação visual e táctil e áreas que respondem apenas a estimulação de uma modalidade. Nossos resultados indicam que em ratos há interações entre os dois sistemas trazendo benefícios ao animal.

Dados prévios não publicados de nosso laboratório também mostraram (Stein & Xavier, em preparação), em um esquema experimental similar, que animais que tinham sido expostos a um estímulo visual prévio reagem prontamente à introdução de um estímulo sub-liminar táctil (nas patas) se ambos os estímulos são apresentados no mesmo

local. Porém, os animais que receberam esses estímulos em locais diferentes, reagem apenas na segunda apresentação do estímulo subliminar táctil (nas patas).

No presente conjunto de Experimentos os animais detectaram a estimulação táctil utilizando suas vibrissas enquanto se locomoviam; i.e., os animais pararam e exibiram atividade exploratória incluindo a vibração de suas vibrissas obtendo assim, informações para atualizar seu mapa cognitivo com informações sobre aquele novo estímulo. No experimento de Guic-Robles *et al.* (1989) os animais detectaram diferenças entre rugosidades, sua atenção estava direcionada ao local de discriminação, que era a tarefa a ser realizada; os animais de nossos estudos estavam desenvolvendo atividade locomotora quando a rugosidade do estímulo foi trocada, a vibração das vibrissas é necessária para a discriminação entre rugosidades, como proposto por Carvel & Simons (1990).

Depreende-se que ao final da sessão de treino os animais tinham um mapa cognitivo formado daquele ambiente. O'Keefe & Nadel (1978) propõem que animais estabelecem relações entre as distâncias entre os estímulos do ambiente; além disso, os animais também tinham armazenado informações como brilho, cheiro, eventuais estímulos sonoros etc. O ambiente era estável e, portanto permitia gerar previsões a serem confirmadas pelos animais (Gray, 1982). Como não havia mudanças no ambiente e o tempo que os animais percorriam o corredor era estável na última sessão de treino no Teste 1 de ambos os experimentos (Figuras 4 e 10) as previsões que eram feitas baseadas em regularidades passadas eram confirmadas.

Graziano & Gross (1993) propõem que seres humanos têm uma representação bimodal (visual e táctil) do ambiente próximo. A inclusão de informações tácteis no mapa espacial e como conseqüência a capacidade de previsão dos estímulos que iremos encontrar traria benefícios na detecção dos mesmos. No Experimento 2 (Figura 10), os animais do grupo que recebeu ambas as estimulações no mesmo local mostraram um aumento no tempo de permanência nesse local, indicando que estariam monitorando o ambiente, diferentemente dos grupos cujos estímulos foram apresentados em outros locais. Talvez devido a um direcionamento da atenção desse grupo para o local onde o estímulo tinha sido apresentado no teste anterior (Treisman & Gelade, 1980).

A ausência de resposta à mudança de local pelos grupos que encontraram os estímulos em outro local pode ser devido à natureza do estímulo apresentado. Isto é, Xavier

et al. (1991) obteve sucesso ao fazer uma manipulação similar, pois os animais detectaram a mudança do local de apresentação. Ao contrário do presente trabalho, os estímulos eram apresentados nas patas dos animais. Moore *et al.* (1999) propõem que a vibração das vibrissas seria necessária para criar uma representação mais precisa do ambiente. Enquanto os animais atravessam o corredor suas vibrissas não estão vibrando e, talvez por isso não detectem a mudança de local.

Os estímulos tácteis apresentados nas vibrissas são menos conspícuos que os estímulos visuais apresentados no Experimento 1 e talvez os animais não tenham reagido a mudança de local. Animais do grupo bilateral apresentaram uma resposta pouco maior, em termos do tempo de permanência no local de apresentação do estímulo, do que os grupos unilaterais que sofreram alteração de local, e quando comparamos o tempo de permanência no local oposto, onde estímulo estava no Teste 1 do Experimento 2, sua resposta é a maior (Figura 11). Indicando uma reação à ausência do mesmo (Stein *et al.*, 1999).

Os animais do grupo unilateral que encontrou os estímulos tácteis no mesmo local que no Teste 1 apresentou um maior tempo de permanência nesse local quando comparado aos grupos que encontraram os estímulos tácteis em outro local do labirinto; esse grupo detectou a mudança de lado de apresentação dos estímulos tácteis, portanto os estímulos tácteis foram incorporados à representação que os animais tinham do ambiente.

Na segunda vez que o animal encontra o estímulo ele o explora, embora a cada contato com o mesmo o tempo que os animais o exploram é menor, como observado em praticamente todas as sessões do Experimento 1 (Figuras 4 e 6), o tempo de permanência nas tentativas 4, 6 e 8 é menor do que o tempo de permanência na tentativa 2.

A apresentação intermitente do estímulo levou à habituação e, paralelamente, fez com que aquele local se destacasse dos demais pela presença da estimulação.

Observamos o processo de habituação em todos os Testes, após a detecção do novo estímulo encontros subseqüentes fizeram com que o tempo de permanência no local fosse menor do que o tempo de permanência anterior; o processo foi observado entre as tentativas em cada sessão e entre as sessões (por ex.: Ades & Rodrigues, 1975; Xavier *et al.*, 1990; 1991).

No Experimento 2 temos apresentação de um estímulo no Teste 1 e habituação a ele, nessa fase o estímulo foi trocado de local; o tempo que os animais exploraram

sucessivas novidades decresce, como observado em Xavier *et al.* (1991); os autores sugerem que há uma “transferência de habituação” ao longo dos testes. A ausência de aumento no tempo de permanência dos animais nos locais relevantes no Teste 2 e no Teste 3 do Experimento 2 é similar à ausência de resposta observada por Xavier *et al.* (1991). Os autores também propõem que haveria uma generalização sobre a aparição de mudanças no ambiente, a expectativa gerada pelos animais seria a mudança de estímulos e não as características físicas do ambiente. Importante ressaltar que em ambos os trabalhos a apresentação desses estímulos não causa nenhuma consequência para os animais que, por isso, reduzem sua resposta exploratória.

Em resumo, os resultados deste estudo indicam que ratos direcionam sua atenção para locais específicos do ambiente passando a detectar estímulos sub-liminares mais prontamente, ainda que esses estímulos sejam de modalidade diferente daquele que gerou o direcionamento atencional. Esse direcionamento beneficia a detecção de estímulos nesse local. A detecção da mudança de local pelo grupo bilateral sugere que esses animais estão utilizando informações provenientes das vibrissas incorporadas em seu mapa espacial. Novos estímulos visuais ou tácteis geram resposta exploratória, e após algumas apresentações, habituação, o que indica que foram incorporados ao mapa cognitivo formado pelo animal.

Esse paradigma experimental permite investigar processos atencionais em ratos.

Bibliografia

Ades C (1997). O Morcego, Outros Bichos e a Questão do Comportamento Animal. *Psicologia USP* 8(2): 129-157.

Ades C & Rodrigues MAC (1975). Effect of Previous Exposure on Response Decrement Induced by an Olfactory Stimulus. *Psychological Reports* 37: 271-277.

Allport A (1991). Visual Attention. *Foundations of Cognitive Sciences* cap 16: 631-682.

Annet M (1972). The Distribution of Manual Asymetry. *British Journal of Psychology* 63:343-358.

Bindra D & Moscovitch (1965). Attention, Discrimination Learning, and Observing Responses. *Psychon. Science* 3: 223-224

Brecht M, Preilowski B & Merzenich MM (1997). Functional Architecture of the Mystacial Vibrissae. *Behavioural Brain Research* 84: 81-97.

Broadshaw JL (1991). Animal Assymetry and Human Heredity: Dextrality, Tool Use and Language in Evolution - 10 Years After Walker (1980). *British Journal of Psychology* 82:39-59.

Carvell GE & Simons DJ (1990). Biometric Analyses of Vibrissal Tactile Discrimination in the Rat. *The Journal of Neuroscience* 10(8): 2638-2648.

Deutsch JA & Deutsch D (1963). Attention: Some Theoretical Considerations. *Psychological Review* 70(1):80-90.

Diego VH (2002). Preferência manual de micos-leões-de-cara-dourado e micos-leões-pretos: influências da postura e da tarefa. Tese de Doutorado, São Paulo, Universidade de São Paulo. 106p.

Fanselow EE & Nicolelis MAL (1999). Behavioral Modulation of Tactile Responses in the Rat Somatosensory System. *The Journal of Neuroscience* 19(17):7603-7616.

Fantucci I (2001). Contribuição do alerta, da atenção, da intenção e da expectativa temporal para o desempenho de humanos em tarefas de tempo de reação. Tese de Doutorado, São Paulo, Universidade de São Paulo. 130 p.

Frankin WE & Lima SL (2001). Laterality in Avian Vigilance: Do Sparrows Have a Favorite Eye? *Animal Behaviour* 62:879-885.

Goode B, Stauffenberg B, Spengler F & Dinse HR (2000). Tactile Coactivation-Induced Changes in Spatial Discrimination Performance. *The Journal of Neuroscience* 20(4): 1597-1604.

Gray JA (1982). *The neuropsychology of anxiety : an enquiry into the function of the septo-hippocampal system*. Oxford: Clarendon.

Graziano MSA & Gross CG (1993). A Bimodal Map of Space: Somatosensory Receptive Fields in the Macaque Putamen with Corresponding visual Receptive Fields. *Experimental Brain Research* 97:96-109.

Guic-Robles E, Valdivieso C & Guajardo G (1989). Rats Can Learn a Roughness Discrimination Using Only Their Vibrissal System. *Behavioral Brain Research* 31:285-289.

Kennett S, Taylor-Clarke M & Haggard P (2001). Noninformative Vision Improves the Spatial Resolution of Touch in Humans. *Current Biology* 11:1188-1191

Krupa DJ, Mattel MS, Brisben AJ, Oliveira LM & Nicolelis MAL (2001). Behavioral Properties of the Trigeminal Somatosensory System in Rats Performing Whisker-dependent Tactile Discriminations. *The Journal of Neuroscience* 21(15): 5752-5763.

Lubow RE (1973). Latent Inhibition. *Psychological Bulletin* 79(6):389-407.

MacNeilage PF, Stddert-Kennedy MG & Lindblom B (1987). Primate Handedness Reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences* 10: 247-303.

Mirsky AF & Duncan CC (1986). Etiology and Expression of Schizophrenia: Neurobiological and Psychosocial Factors. *Annual Review of Psychology* 37:291-319

Moore CI, Nelson SB & Sur M (1999). Dynamics of Neuronal Processing in Rat Somatosensory Cortex. *TINS* 22(11):513-520.

Myhrer T (1988). Exploratory Behavior and Reaction to Novelty in Rats With Hippocampal Perforant Path Systems Disrupted. *Behavioral Neuroscience* 102 (3):356-362.

Nahas TR (2001). Mecanismos atencionais: uma revisão e proposta de nova abordagem experimental em ratos. Tese de Mestrado, São Paulo, Universidade de São Paulo. 216p.

O'Keefe J & Nadel L (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press.

Pereira MG (1998). Efeitos da Variação e da Frequência Espacial e do Contraste de uma Pista Visual Periférica sobre o Tempo de Reação a um Estímulo Visual. Tese de Mestrado, São Paulo, Universidade de São Paulo. AAA

Posner MI (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 32(1):3-25.

Sherman GF, Garbanati JA, Rosen GD, Yutzey DA & Denenberg VH (1980). Brain and Behavioral Asymmetries for Spatial Preference in Rats. *Brain Research* 192:61-67.

Sheth BR, Moore CI & Sur M (1998). Temporal Modulation of Spatial Borders in Rat Barrel Cortex. *Journal of Neurophysiology* 79:464-470

Shuler MG, Krupa DJ & Nicolelis MAL (2001). Bilateral Integration of Whisker Information in the Primary Somatosensory Cortex of Rats. *The Journal of Neuroscience* 21(14): 5251-5261.

Stein C, Bueno OFA & Xavier GF (1999). Rats Do React to Stimulus Omission. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 27: 2423-2430.

Stein & Xavier, em preparação. Spatial Attention in Rats.

Thinus-Blanc C, Bouzouba L, Chaix K, Chapuis N, Durup M & Poucet B (1987). A Study of Spatial Parameters Encoded During Exploration in Hamsters. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* vol. 13(4): 418-427.

Treisman AM & Gelade G (1980). A Feature Integration Theory of Attention. *Cognitive Psychology* 12: 97-136.

Xavier GF, Stein C & Bueno OFA (1990). Rats with Dorsal Hippocampal Lesions Do React to New Stimuli but Not to Spatial Changes of Known Stimuli. *Behavioral and Neural Biology* 54: 172-183.

Xavier GF, Saito MIP & Stein C (1991). Habituation of Exploratory Activity to New Stimuli, to the Absence of a Previously Presented Stimulus and to New Contexts, in Rats. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 43b (2): 157-175.

Warren JM (1980). Handedness and Laterality in Humans and Other Animals. *Psychological Psychology* 8(3):351-358.

Woolsey TA & Van Der Loos H (1970). The Structural Organization of Layer IV in the Somatosensory Region (SI) of Mouse Cerebral Cortex. *Brain Research* 17: 205-242.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)