



AVELINO LEONARDO DA SILVA

REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DE POMBOS (COLUMBA LIVIA) EM  
CATIVEIRO : EFEITOS DE LESÕES TELENCEFÁLICAS.

Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual  
Campinas, para obtenção do título  
de MESTRE em Ciências Biológicas,  
área de Fisiologia e Biofísica.

*Este exemplar corresponde à redação  
final da tese defendida pelo candidato  
Avelino Leonardo da Silva e aprovada  
pela Comissão Julgadora.*

ORIENTADORA: Dra. Elenice A. de Moraes Ferrari

CAMPINAS - SÃO PAULO

-1990-

Si38r

12302/BC

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

A memória de meus pais, mestres da vida,  
JOSE e ANA;

A minha companheira de todas as horas, JACIRA, por  
suportar tantos momentos de ausência;

Aos imperadores do meu coração, MARCUS ADRIANO e  
CESAR AUGUSTO;

A minha princesa, ANALICE,

Aos meus irmãos,

dedico.

## AGRADECIMENTOS

- à Dra. Elenice A. de Moraes Ferrari, pela orientação, apoio e incentivo;
- ao Dr. Rubens Cruz (UNESP-ASSIS), pela amizade e por tudo que me tem feito;
- ao Dr. Pedro Henrique Godinho, (UNESP-ASSIS), pela amizade e ajuda na análise estatística dos dados;
- aos Drs. Ernesto José Dottaviano, Dr. Renato M.\_E. Sabbatini e Dr. Katsumasa Hoshino, pelas valiosas e enriquecidas sugestões;
- ao Prof. Rony Farto Pereira (UNESP-ASSIS), pela boa vontade na correção do texto;
- a todos os professores do Departamento de Fisiologia e Biofísica da UNICAMP, pela amizade e incentivo;
- ao Departamento de Psicologia Geral e Experimental da Faculdade de Ciências e Letras de Assis (UNESP), pelos afastamentos concedidos;
- ao CAPES (P.I.C.D.), pela concessão de bolsa;
- a todos os funcionários do Departamento de Fisiologia e Biofísica da UNICAMP, pela amizade;
- aos colegas do Curso de Pós-Graduação e em especial ao Cláudio e Suzete, pelo companheirismo;
- à Maria Elidia dos Santos, pelos serviços de digitação;
- à funcionária Ivete de Jesus Roque, pelas preparações histológicas;
- à Vera Lúcia Sales e Vanderley Anóbile, pela ajuda na tabulação dos dados;
- a todos que colaboraram direta ou indiretamente na realização deste trabalho.

Ao meu querido irmão Antonio  
que partiu muito cedo,

in memoriam

## INDICE

PROLOGO .....	1
INTRODUÇÃO	
Organização do sistema nervoso em aves.....	16
Sistemas telencefálicos e a organização do comportamento em aves.....	25
PROPOSIÇÃO DO TRABALHO.....	36
METODO	
Sujeitos.....	37
Equipamento.....	39
Procedimento.....	39
RESULTADOS.....	62
DISCUSSÃO.....	72
RESUMO.....	86
ABSTRACT.....	88
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	90
APENDICE .....	104

## PROLOGO

Pode-se considerar que o estudo do comportamento animal tenha começado com as primeiras tentativas do homem primitivo em predizer e/ou tirar conclusões sobre a vida das criaturas que o cercavam.

Desde os primórdios da história o homem já parecia ter um interesse prático em conhecer os animais que caçava. As pinturas dos homens das cavernas, que representavam sobretudo animais e flechas que apontavam em direção a seus órgãos vitais, poderiam bem ter sido um dos primeiros cursos, com esquema na lousa, sobre o modo de agir desses organismos. Tais esquemas, talvez, fossem articulados por algum ancião da tribo, o qual ensinava a seus companheiros, como caçar e como prever o que o animal faria em situações de ataque e de defesa. Daí, o interesse em conhecer seus costumes, locais de aglomeração e das reações defensivas dos mesmos (Tavolga, 1973). Esse interesse deve ter levado posteriormente, segundo autores como Morgan (1973), ao início da domesticação de animais que os abasteciam de leite e carne e a uma maior observação do comportamento de seus cães e gado, com a finalidade de torná-los úteis em sua vida

diária.

Descrições mais sistemáticas do comportamento animal vão aparecer em tratados sobre a natureza, elaborados pelos filósofos gregos. Aristóteles (384- 322 a.C. ), em sua *Historia animalium*, já discutia a locomoção, o acasalamento, a conduta dos pais e muitos outros aspectos relacionados com o territorialismo e a hierarquia de organização de alguns animais. Ele se fundamentava em parte sobre as observações pessoais, mas, sobretudo, em particularidades históricas de fontes diversas, às quais acrescentava suas próprias idéias e concepções. Aristóteles tentou entender a natureza da conduta animal, que supunha ser a força de modificação da forma física do organismo (apud Heinroth, 1977). Na Idade Antiga, Sêneca (4-66 d.C) registra a enorme superioridade do homem sobre os animais, mercê de sua capacidade de raciocínio e comunicação, creditando a estes últimos uma conduta regida por instintos (apud Calderon, 1970). Porfirio (232-304 d.C), discípulo de Plotino, da escola de Alexandria, admitiu naquela época certo grau de raciocínio e comunicação entre os animais, sujeito e modulado às características de sua organização neural específica (apud Calderon, 1970). Na Idade Média, verificou-se a difusão de fábulas e historietas sobre os animais, as quais salientavam as suas atividades anímicas. Nesse sentido, é importante dizer que o maior filósofo da época Santo Tomás de Aquino (1224-1275), concedeu um grande papel ao instinto

na manifestação da conduta animal (apud Beach, 1965).

De acordo com Cunha (1983), o filósofo René Descartes (1596-1650), ao fazer considerações sobre o mecanismo natural do reflexo como uma explicação do comportamento animal, foi o inspirador inicial dos atuais conceitos sobre o estudo do comportamento. René Descartes foi o primeiro a fazer uma nítida distinção entre corpo e mente. Para ele, a principal sede da atividade mental estava na cabeça e não poderia ocupar nenhum espaço físico. O corpo, por outro lado, era uma substância extensa, claramente objetiva, mecânica na sua ação e explicável segundo as leis da natureza inanimada (Keller, 1974). Descartes classificava ainda os comportamentos em automáticos, que não dependeriam do espírito, e comportamentos que envolveriam uma ação controladora da alma (mente e alma eram sinônimos para Descartes).

Dessa maneira, separando radicalmente o espírito e o corpo como duas entidades distintas, Descartes encaminhou uma ciência do comportamento dividida em dois ramos: um psicológico e outro biológico. O ramo psicológico concentrou seu interesse no homem e na medida em que se interessou pelos animais, o fez com uma forma de esclarecer problemas humanos, que por alguma razão não podia estudar diretamente no homem. Já o ramo biológico concentrou-se nos estudos de fisiologia e também nas descrições bionômicas do comportamento animal. Ainda de acordo com Cunha (1983), ambos os ramos caminharam lado a lado ao longo de sua



história.

Um inspirador dos estudos biológicos do comportamento animal, bem como da psicologia comparada, foi, sem dúvida alguma, Charles Darwin (1809-1882), por meio de seus estudos sobre a evolução orgânica. Uma das preocupações de Darwin era a evolução morfológica e estrutural do homem, através da qual tentava, igualmente, explicar a evolução mental (apud Cunha, 1983). Para ele, a evolução era um processo contínuo, e sustentava que as diferenças comportamentais entre o homem e os outros animais eram puramente quantitativas. Segundo ele, todos possuem as mesmas emoções, os mesmos instintos, as mesmas capacidades de memória, mas em graus diferentes. Ao escrever seus livros, sobretudo *A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais* (1872), Darwin fez uma das primeiras tentativas de comparação do comportamento do homem e de outros animais, estabelecendo os pontos comuns entre eles. Para alguns estudiosos, a doutrina evolucionista de continuidade das espécies significou que os processos mentais de seres humanos poderiam ser duplicados, em graus diferentes, em formas inferiores. Como nessa mesma época, os seguidores da Psicologia tendiam mais para uma corrente introspeccionista, interessando-se sobretudo pelos conceitos de espírito e de consciência e fundamentando suas interpretações e opiniões em sentimentos e impressões subjetivas, a tradição darwiniana afastaria a psicologia de sua antiga e exclusiva preocupação com a mente do homem.

Coube entretanto a Romanes (1882) romper com essa

tradição, ao tentar fazer de sua psicologia comparativa uma psicologia subjetiva da mente animal. Como seu problema era descobrir consciência em criaturas que não falam, decidiu usar a observação do comportamento animal como base para suas inferências a respeito de seus estados subjetivos.

Um pouco mais tarde, Lloyd Morgan (1894) oferece uma grande contribuição ao estudo do comportamento animal, ao enunciar seu princípio de parcimônia, por meio do qual tentou limitar o antropomorfismo indisciplinado de alguns de seus colegas darwinianos. Conhecido como o cânone de Lloyd Morgan, tal princípio dizia que o comportamento animal nunca deveria ser interpretado através de um processo mental mais elevado, quando um processo mais simples fosse o suficiente. Sua justificativa para esse princípio era a própria teoria da evolução. Como a mente evoluiu do mais baixo para o mais alto, a suposição de um processo mental mais elevado supõe que todos os outros estejam abaixo dele na escala evolutiva. Por essa razão, o estudo adequado da mente dos animais deveria supor uma complexidade crescente, a partir das formas inferiores para as mais elevadas, e não apenas supor os processos mentais do homem para todos os animais (Herrnstein & Boring, 1971).

Contribuição importante ao estudo do comportamento animal foi dada, ainda, pelos fisiologistas, notadamente aqueles que estudavam os mecanismos do sistema nervoso e suas suas ligações com o comportamento.

Neste sentido Pavlov (1927), fisiologista russo,

desenvolveu uma teoria de reflexo condicionado - dando uma contribuição muito grande à Psicologia, muito mais pela luz que lançou sobre o comportamento do que pelas conjecturas sobre a função cerebral. Pavlov desenvolveu a teoria dos reflexos condicionados a partir de suas famosas experiências com cães. Inicialmente, interessado nas funções digestivas investigou com precisão a secreção de saliva que ocorria mediante fornecimento de um pedaço de carne. Depois de bem conhecido esse mecanismo, Pavlov passou a investigar as relações entre eventos ambientais e o reflexo de salivação, passando a associar a carne, estímulo incondicionado, a um estímulo ambiental neutro em relação à salivação, representado pelo som de uma campainha, por exemplo. Depois de repetir muitas vezes essas mesmas associações, observou que a resposta de salivação passava a anteceder a apresentação da carne, ocorrendo mediante o simples toque da campainha. Em suma, o cão passou a dar a mesma resposta a um estímulo associado ao primeiro, que era o estímulo biologicamente efetivo para a salivação e, portanto, o estímulo reforçador. O estímulo que adquiriu a função mediante a associação com o estímulo incondicionado passou a ser identificado como estímulo condicionado, e a nova relação estímulo condicionado e salivação foi conceituada como reflexo condicionado. Por meio da elaboração desse conceito, Pavlov chegou à uma teoria fundamental para o conhecimento do comportamento aprendido, no animal e no homem, inclusive em seus níveis superiores de organização.

De acordo com Keller & Schoenfeld (1966), experimentos como estes levaram Pavlov a formular um novo princípio: "Se acontecer de um estímulo casual qualquer acompanhar uma ou várias vezes um outro que elicie reflexos inatos bem definidos, o primeiro começará ele próprio a produzir os efeitos daqueles reflexos inatos. Chamamos estas duas espécies de reflexos, e os estímulos pelos quais são eliciados, de incondicionados (inatos) e condicionados (adquiridos) respectivamente". Esse princípio foi posteriormente reformulado por Skinner (1938), de modo a ressaltar a importância do estímulo reforçador e salientar o fato de o novo reflexo se formar pela combinação de elementos de ambos os reflexos que já estavam presentes no repertório do organismo. O ponto de partida do pensamento de Skinner encontra-se na teoria pavloviana dos reflexos condicionados, à qual ele acrescentou o conceito de condicionamento operante. O comportamento respondente, denominação utilizada por Skinner para os reflexos pavlovianos, estariam associado à fisiologia do organismo e sua ação se faria sobre as respostas inatas que seriam condicionadas, de modo a se repetirem diante de outros estímulos. Já o condicionamento operante seria dado como uma relação entre ações do organismo e os seus efeitos ou consequências no meio que o cerca. No condicionamento respondente, o organismo aprende a repetir um comportamento, normalmente inato, diante de novo estímulo, e ocorre a preparação para o reforçamento, enquanto que no

condicionamento operante, um mecanismo de aprendizagem de uma nova classe de comportamento, o organismo age no meio ambiente produzindo consequências que atuam como reforçamento. A distinção entre os dois tipos de condicionamento teve grande importância histórica, pois contribuiu enormemente para o crescimento da ciência do comportamento.

O início do século XX foi o marco da formação de várias correntes dentro da Psicologia. Uma delas, chamada behaviorismo, tem sua fundação atribuída a John Watson (1878-1958), o qual rejeitava a idéia da hereditariedade do comportamento e afirmava que todos os comportamentos complexos dos adultos seriam resultados do treinamento a partir de respostas básicas não aprendidas (apud Kerbauy, 1973). Com Watson, iniciou-se uma verdadeira ciência do comportamento, o qual até então era encarado de uma maneira científica, porém sem referências a um sistema nervoso e seus mecanismos (Pessotti, 1976). Watson dá, então, uma ênfase especial ao sistema nervoso, apesar de seu interesse primordial ser o comportamento e a adaptação do organismo ao seu ambiente. A grande contribuição do behaviorismo foi enfatizar o comportamento como objeto de estudo da Psicologia, que seria um ramo das ciências naturais, com uma abordagem objetiva e experimental.

Além das diferentes idéias dentro da Psicologia, dois ramos da ciência do comportamento começaram a emergir, tendo as suas origens em diferentes posições teóricas. De um

lado, nos Estados Unidos, a pesquisa comportamental, sob as influências do behaviorismo watsoniano, teve uma abordagem ambientalista, com ênfase especial no método objetivo e nos processos de aprendizagem. As pesquisas que acolheram as idéias do behaviorismo se valeram mais do método experimental, cuja preocupação final é o trabalho em laboratório para descobrir a regularidade e as leis científicas do comportamento. Nesse sentido, o cientista do comportamento procuraria analisar no laboratório as relações entre eventos comportamentais e os outros eventos do ambiente físico. Uma das características do trabalho experimental seria o controle de variáveis, de modo a eliminar as influências, sobre o objeto de estudo, de variáveis estranhas ao problema e garantir a ação das variáveis investigadas. Foi a partir dessa abordagem que surgiu um novo sistema que foi expresso nas idéias e método de trabalho do condicionamento operante que ficou conhecida como teoria do reforço. Atualmente o nome empregado para designar esse novo sistema é análise experimental do comportamento ou análise do comportamento (Kerbauy, 1983). O sistema, um conjunto de dados e princípios sobre o comportamento aprendido, foi iniciado por Skinner em 1938 e está, hoje, desenvolvido e ampliado por contribuição de vários pesquisadores (ver, por exemplo, Honig & Staddon, 1977).

Por outro lado, na Europa, sob a influência das idéias darwinianas, desenvolveu-se uma abordagem ao estudo

do comportamento animal conhecida como Etologia, que dava ênfase ao estudo das funções e evolução de padrões de comportamento inatos ou espécie-específicos. É interessante notar que, segundo um dicionário da época, o Oxford English Dictionary, um etólogo, no século dezessete, era um ator ou mímico que representava personagens humanos no palco (Jaynes, 1969). Já no século dezoito, esse conceito havia mudado, pois definia-se o etólogo como alguém que estudava etologia ou ciência da ética. Em 1843, John Stuart Mill, ao sistematizar o uso do vocábulo em questão, define a etologia como a ciência que corresponderia ao ato de educar no sentido mais amplo, inclusive a formação do caráter coletivo ou individual. Em 1854, apesar da etologia ser uma ciência relativamente nova, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire fazia uso deste termo para descrever as interrelações entre estrutura, comportamento e modo de vida, considerados uma trindade biológica no estudo do comportamento animal. Em 1859, seu filho, Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, usa o termo etologia como estudo das características dos animais em seu habitat natural. Em 1875 Alfred Giard procurou dar nova ênfase à pesquisa etológica, relegando grande importância à anatomia e à fisiologia propriamente ditas (apud Ewer, 1968). Assim, em 1898, Charles D. Whitman, a partir de seus estudos com pombos, chegou à proposição da existência de movimentos endógenos, estereotipados que eram característicos de cada espécie animal. Ao estudar pombos, verificou que certos movimentos endógenos, estereotipados (como o ato de ingerir

água por sorveduras, que é uma ação exclusiva dos pombos entre as aves) eram tão característicos e definidores de uma espécie, gênero, família, como o são também as estruturas corporais. Seus meticolosos estudos comparativos de várias espécies de pombos só foram publicados em 1919, após sua morte. A afirmação de que esses comportamentos chamados instintos deveriam se desenvolver ligados a estrutura morfológicas é considerada como o início inspirador da Etologia. Contudo, a contribuição decisiva no estudo desses comportamentos instintivos ou específicos da espécie, chegou somente em 1910, com os estudos de Oscar Heinroth, zoólogo alemão e profundo conhecedor da teoria de Darwin. Heinroth escolheu cuidadosamente várias espécies de patos e gansos, das quais comparou a anatomia, os movimentos, as vocalizações e seus significados, bem como a reprodução e os hábitos sociais de toda uma família. Ao publicar seu trabalho em 1911, Heinroth empregou pela primeira vez o termo etologia no seu sentido moderno, para significar o estudo de padrões do comportamento inato resultantes da evolução. Seus trabalhos basearam-se no método indutivo e comparativo, tendo dado um destaque importante para a observação na pesquisa etológica. Nessa mesma época, Wallace Craig (1918), analisando mais profundamente os comportamentos instintivos que Whitman observara em pombos, distinguiu neles dois componentes: um, que era essencialmente fixo, denominado ato consumatório e caracteristicamente inato, e outro, denominado comportamento



apetitivo, que poderia fornecer o estado de prontidão do organismo para o desempenho do ato consumatório específico. Assim, as publicações de Whitman, Craig e Heinroth marcaram o início do campo unificado da Etologia, que também sofreu grande influência de Uexkull (1921) com suas investigações das interrelações entre os organismos e seu meio ambiente.

A moderna Etologia, no entanto, teve seu início propriamente dito no ano de 1930, como um ramo da Zoologia, na Europa, em reação à psicologia animal que tentava incorporar fenômenos subjetivos como fatores causais na explicação do comportamento. Seu surgimento se deu a partir de uma série de publicações feitas por Konrad Z. Lorenz, apresentando uma teoria embasada principalmente no conceito da hereditariedade do comportamento. Lorenz, auxiliado pela riqueza de suas observações, tinha como núcleo de suas investigações o padrão do comportamento inato. Ao analisar cuidadosamente o comportamento exibido pelas aves, as quais tinham como sujeitos, verificou que as sequências ou cadeias de ação unitária para a realização de ações motoras inatas (que são instintivas) precisam ser aprendidas separadamente. Ainda em 1935, Lorenz descreveu o comportamento de aves domésticas, como patos e gansos, dispensando a atenção especial ao relacionamento social dos mesmos. Baseando-se na análise comportamental de Craig, elaborou sua teoria de energia ação-específica. Propôs que a facilidade com que um dado estímulo elicia ou desencadeia o comportamento correspondente, através do mecanismo inato de liberação, depende do período de tempo que passou desde a última resposta dada pelo animal (Hess, 1965). Dessa

maneira, a energia ação-específica, isto é, a energia para uma ação particular, estaria continuamente sendo produzida no sistema nervoso central do animal. Porém, ela seria mantida sob controle por algum mecanismo inibitório até que o estímulo apropriado liberasse essa energia para o músculo, determinando uma reação.

Nikolas Tinbergen (1942) levou a cabo seus estudos sobre liberadores de comportamentos inatos, posteriormente ampliados, mediante o esquema de comportamento de Craig-Lorenz. Postulou, em 1950, a remoção de uma inibição central quando um padrão de comportamento é desencadeado e demonstrou, baseado em seus estudos de comportamento do peixe esgana-gata, que os padrões comportamentais podem por si próprios ter função desencadeante, como Lorenz havia sugerido. Em 1951, Tinbergen publica o *Estudo do Instinto*, considerado o primeiro livro didático de etologia. Associando-se a Baerends, em 1956, demonstrou que a maior parte dos comportamentos em organismos superiores intactos é idêntica aos eventos neurofisiológicos que ocorrem em organismos inferiores.

De acordo com Ewer (1968), Tinbergen propõe, em 1963, a etologia como "o estudo biológico do comportamento" e sugere que dessa formulação definiria o objeto e o método de estudo, que através de pergunta como causa imediata, função, evolução e história ontogenética. Como a etologia derivou seus métodos e objetos da zoologia, é fácil diferenciar estudos de causação, de desenvolvimento, de valor de sobrevivência e estudos comparativos. Estes estudos

sem dúvida, são ligados tanto por um interesse na evolução da espécie de um animal quanto do seu comportamento. Uma característica muito importante na aplicação dos métodos utilizados na zoologia ao estudo do comportamento é a classificação feita por Tinbergen, em 1951, dos problemas sobre comportamento em quatro categorias diferentes. Ele argumenta que, quando queremos saber por que este animal se comporta dessa maneira, podemos estar perguntando quatro coisas diferentes: 1) o que fez com que ele se comportasse dessa maneira neste momento ou qual a causa imediata deste comportamento?; 2) como este indivíduo se desenvolveu de modo a se transformar num animal que responde dessa maneira?, ou melhor, estaríamos perguntando sobre desenvolvimento e aprendizagem?; 3) qual a utilidade disto para o animal? Em outras palavras, qual é o valor de sobrevivência do comportamento?; 4) por que este tipo de animal envolve este problema de sobrevivência desta forma particular? Neste caso, o problema de sobrevivência refere-se às origens evolucionárias da espécie particular à qual o animal pertence. A classificação em quatro tipos de problemas simplifica vários aspectos do estudo do comportamento e evita muita confusão, principalmente entre causas próximas e longínquas e entre aspectos de aprendizagem (desenvolvimento) e de motivação (causação) (Blurton Jones, 1972).

Os etologistas têm acentuado o interesse no estudo dos animais em seu ambiente e suas atenções se voltam para

os comportamentos que caracterizam uma espécie particular. A atividade e o entusiasmo de muitos deles têm estimulado o interesse através de pesquisas aplicadas sobre uma grande diversidade de animais e sobre suas adaptações comportamentais.

No momento atual, graças aos esforços pioneiros de pesquisadores como Karl von-Frishi, Konrad Lorenz e Niklas Tinbergen, a Etologia é reconhecida internacionalmente como uma verdadeira ciência.

## INTRODUÇÃO

### Organização do sistema nervoso em aves

No que diz respeito à topografia externa, o sistema nervoso das aves se assemelha mais de perto ao dos répteis atuais, semelhança esta que é particularmente interessante no tocante às estruturas superiores e à distribuição de nervos craniais (Cohen & Karten, 1974). No embrião jovem de qualquer vertebrado, o sistema nervoso central se apresenta como um simples tubo, cujas paredes são formadas de células nervosas e cujo interior é preenchido por um líquido. Poucas semanas depois da fecundação, o tubo neural sofre um processo de constricção no sentido antero-posterior, o qual dá origem a dilatações que constituem as vesículas encefálicas primordiais denominadas: prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo. Seis semanas após a fecundação, o prosencéfalo já se apresenta completamente subdividido. O prosencéfalo dá origem a duas vesículas, denominadas telencéfalo e diencéfalo. O telencéfalo compreende uma porção mediana que se fecha anteriormente e da qual se evaginam duas porções laterais, que constituem as vesículas telencefálicas laterais. As vesículas telencefálicas laterais

crescem muito e formarão os hemisférios cerebrais. A outra porção do prosencéfalo, que é o diencéfalo, inclui o tálamo e o hipotálamo. O mesencéfalo não se modifica e o rombencéfalo origina outras duas divisões: o metencéfalo, que, ao se desenvolver, originará a ponte e o cerebelo, e o mielencéfalo, que dará origem à medula oblonga. Originária da porção mais caudal do tubo neural, encontra-se a medula espinhal. Em relação ao seu eixo ântero-posterior, emergem filamentos nervosos radiculares que se unem de cada lado para formar as denominadas raízes ventrais ou anteriores e raízes dorsais ou posteriores, respectivamente. As raízes dorsais, caracterizadas pela presença de um gânglio, são aferentes ou sensitivas e conduzem impulsos desde a periferia até a medula espinhal. Com função eferente, as raízes ventrais se originam nas células motoras da medula e conduzem impulsos até os efetores.

Segundo Ten Cate (1965), a medula espinhal das aves tem sido pouco investigada como órgão de transmissão. Os feixes sensitivos ascendentes são pouco desenvolvidos e poucas fibras dorsais chegam até a medula oblonga. Entretanto, a medula espinhal das aves contém outros feixes ascendentes grandes que a percorrem ventrolateralmente, conduzindo sensações de dor e temperatura e provavelmente sensações musculares. Estes feixes atingem o tegmento e o tecto óptico do mesencéfalo. As aves possuem ainda feixes descendentes bem desenvolvidos, que têm origem na porção ventral do tecto óptico e nos núcleos vestibulares. As conexões da medula espinhal com o cerebelo, com a área vestibular e com o sistema óptico nos fornecem subsídios para entendermos o excelente equilíbrio de que são possuidores as aves. (Ariens-Kappers, 1947).

Em continuidade direta com a medula espinhal encontra-se a medula oblonga ou bulbo que se estende até o mesencéfalo. Nas aves, o bulbo é bem desenvolvido e contém sistemas reflexos organizados que mantêm em funcionamento várias funções vegetativas para ajustes homeostáticos, bem como ajustes componentes de comportamentos. Em posição dorsal, observa-se um cerebelo bem desenvolvido e que se divide em uma porção central denominada vermis e dois lóbulos laterais. O cerebelo desempenha papel relevante na organização motora, tanto do cerne motor dos comportamentos como dos ajustes reflexos motores. Os efeitos das lesões patológicas ou experimentais e da estimulação elétrica revelam que o cerebelo promove ajustes finos da integração neural, sem os quais as manifestações motoras dos comportamentos se tornam desagregadas (Timo-Iaria, 1985).

Ainda, segundo Timo-Iaria (1985), nas aves, os impulsos do córtex cerebelar se projetam nos núcleos intracerebelares e são estes que emitem a maioria dos impulsos para o tronco cerebral, medula espinhal e outras regiões centrais. Experimentos realizados por Raymond (1958) com a estimulação do córtex cerebelar parecem estabelecer uma certa correlação entre pontos deste córtex e os movimentos de diferentes partes do corpo. Estimulação de certas áreas do córtex cerebelar causa, em pássaros, movimentos bem definidos do bico, língua e membrana nictitante, bem como movimentos oculares e vocalização.

Interpondo-se entre a medula oblonga e o cérebro está o mesencéfalo. Sua porção dorsal encontra-se constituída pelo tecto óptico, que nas aves consiste de duas eminências laterais bem desenvolvidas, denominadas lobos ópticos. Experimentos já realizados

por Flourens, em 1824, os quais consistiam de destruição dos lobos ópticos, confirmaram uma cegueira total em pombos. Distúrbios motores seguidos às lesões dos lobos ópticos em aves também foram descritos por Groebbels (1929), bem como rotação do pescoço e movimentos circulares na marcha, causados pela extirpação do lobo óptico direito. Através de estimulação elétrica das porções anteriores dos lobos produziram-se movimentos de partes definidas do corpo, tais como movimento de pescoço e de asas (Popa & Popa, 1933).

A parte ventral do mesencéfalo encontra-se constituída pelo tegmento que contém importante núcleos, entre os quais os núcleos dos nervos oculomotores, o troclear e o núcleo rubro. De acordo com Ariens-Kappers (1947), este último núcleo é bem desenvolvido e talvez desempenhe, assim como nos mamíferos, um papel importantíssimo na regulação do tônus muscular.

O cérebro, que é a porção mais cranial do sistema nervoso central, compõe-se de duas partes: o diencéfalo, também denominado cérebro intermediário e o telencéfalo. O diencéfalo é constituído principalmente do tálamo e do hipotálamo. Assim como nos mamíferos, os núcleos talâmicos das aves são os principais pontos de conexão entre o córtex cerebral e os sistemas sensoriais de todo o corpo. Vários feixes de fibras aferentes, tais como as fibras dos nervos óptico, auditivo, espino-talâmico e trigêmeo, que vêm da periferia, bem como as projeções do cerebelo, têm seus terminais nas células dos núcleos talâmicos.

Conforme citação de Ten Cate (1965), em experimentos realizados por Thauer & Peters, em 1938, com ablação do tálamo, pombos mostraram algum grau de perda de motricidade e sensibilidade



e de reação aos alimentos. Pela estimulação elétrica do tálamo, observaram-se efeitos musculares-somáticos, em diferentes partes do corpo. Por sua vez, o hipotálamo, constituído por vários núcleos, apresenta conexões com o sistema olfatório, com o tálamo e com o telencéfalo. O hipotálamo recebe impulsos de várias partes do corpo, através de feixes ascendentes procedentes da medula oblonga e da medula espinhal. Nas aves, o hipotálamo desempenha um papel importante na regulação da temperatura corporal (Rogers, 1919). Como é bem conhecida a sua estreita ligação com a hipófise, aceita-se a atuação do mesmo no mecanismo de liberação e controle hormonal nas aves (Wingstrand, 1951).

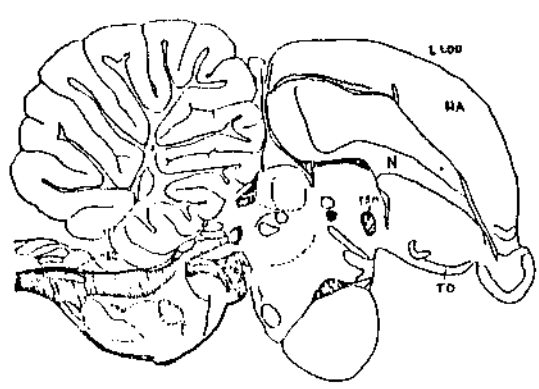
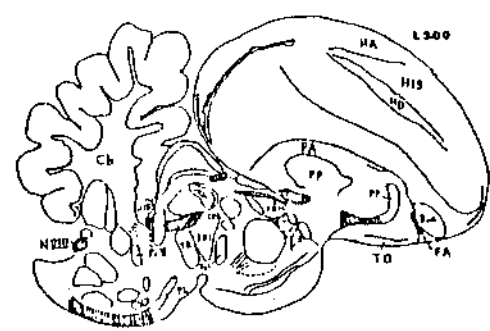
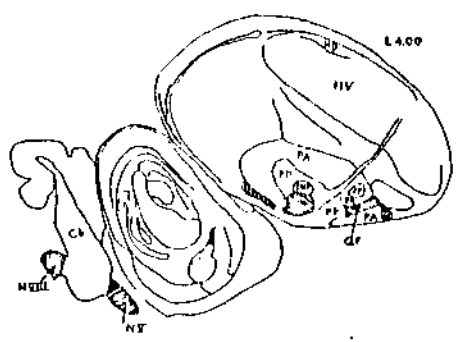
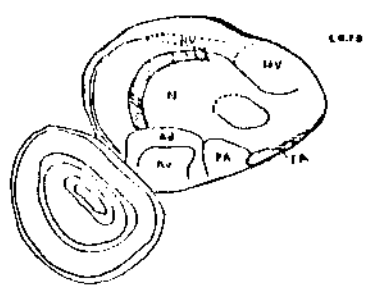
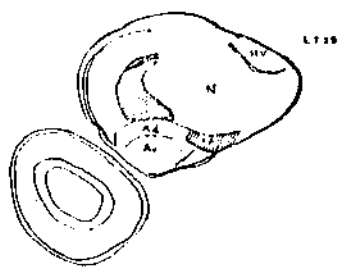
Já o telencéfalo compreende os dois hemisférios cerebrais. Nas aves, assim como nos demais vertebrados, o telencéfalo desenvolve-se a partir de evaginações laterais na extremidade rostral do tubo neural. Cada evaginação fecha-se em torno de si mesma, formando o precursor tubular dos dois hemisférios cerebrais.

Em contraste com a organização laminar da camada cortical dos mamíferos, o telencéfalo do pombo é caracterizado por grandes áreas celulares, algumas aglomerações nucleares e apresenta como revestimento uma camada laminar bem fina. A substância cinzenta na parede externa, que constitui a maior porção do telencéfalo, foi subdividida com base citoarquitetônica, onde o conjunto de grupos celulares foi denominado, de uma maneira geral de estriado (Cohen & Karten, 1974). (Ver Figuras 1 e 2). Anatomicamente, de acordo com Benowitz (1980) o estriado das aves pode dividir-se em: arquiestriado, paleostriado, neostriado e hiperestriado.

O arquiestriado é uma grande e heterogênea massa nuclear,

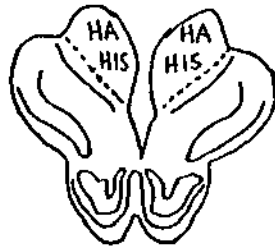
## FIGURA 1.

Representação esquemática de secções laterais do cérebro de um pombo. As diferentes estruturas são denominadas: Ad: arquiestriado dorsal; Av: arquiestriado ventral; Bas: núcleo basalis; Cb: cerebelo; FA: trato fronto-arquiestriatal; FRL: formação reticular lateral; HA: hiperestriado acessório; HD: hiperestriado dorsal; HIS: hiperestriado intercalado superior; INP: núcleo intrapeduncular; N: neostriado; NIII: nervo troclear; NV: nervo trigêmeo; NVIII: oitavo par craniano; nXII: núcleo do hipoglosso; OM: trato occipitomesencefálico; PA: paleostriado augmentatum; PL: núcleo pontino lateral; PP: paleostriado primitivo; PrV: núcleo sensorial do trigêmeo; QF: trato quinto-frontal; Ru: núcleo rubro; SpL: núcleo espiriforme lateral; TD: tubérculo olfatório; TPC: núcleo mentar pedúnculo-pontino, porção compacta; TSM: trato septomesencefálico.

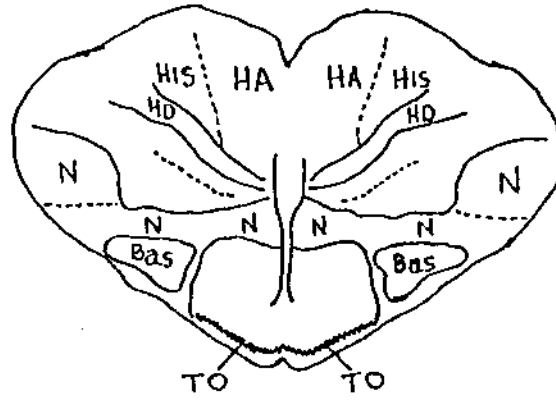


## FIGURA 2.

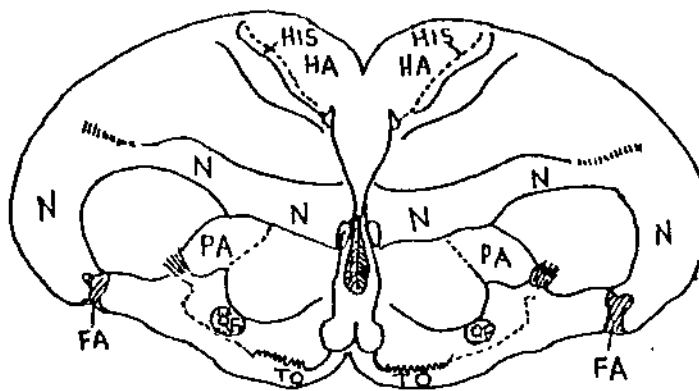
Representação esquemática do cérebro de um pombo mediante corte frontal. As diferentes estruturas celulares são denominadas: Bas: núcleo basalis; FA: trato fronto-arquiestriatal; HA: hiperestriado acessório; HD: hiperestriado dorsal; HIS: hiperestriado intercalado superior; N: neostriado; OM: trato occipitomesencefálico; PA: paleostriado augmentatum; PP: paleostriado primitivo; QF: trato quinto-frontal; TD: tubérculo olfatório.



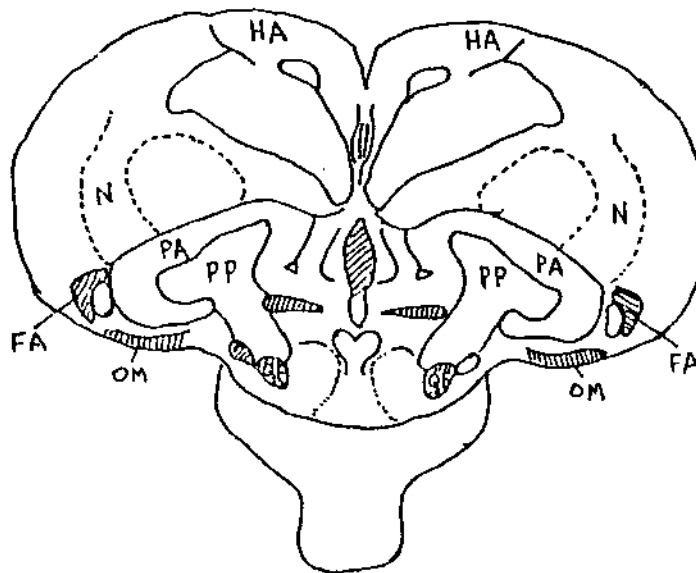
A14.50



A12.25



A 9.75



A 8.00

situada na porção ventro-látero-caudal do telencéfalo das aves. Investigações mais recentes sugerem que essa grande e complexa massa nuclear é homóloga à amígdala dos mamíferos. Para tal comparação se apresentam várias razões: a) sua relação aparentemente grande com a comissura anterior; b) sua contribuição a um trato considerado equivalente à estria terminal dos mamíferos; c) sua evidente conexão com o hipotálamo e d) várias observações comportamentais com lesões arquiestriatais no que diz respeito à domesticação, postura de ovos, comportamentos ofensivos, comportamento motivacional e outros fenômenos semelhantes (Phillips, 1964).

Porém, estudos de Zeier & Karten (1971) sugerem, ainda, uma divisão do arquiestriado em quatro regiões: anterior, intermediária, posterior e medial. Os mesmos estudos indicam que as regiões posterior e medial são claramente límbicas, uma vez que apresentam projeções para o hipotálamo lateral e medial através do trato occipitomesencefálico (porção hipotalâmica). Em contraste, as divisões anterior e intermediária não apresentam nenhuma projeção para estruturas límbicas. Suas fibras dão origem ao componente não hipotalâmico do trato occipitomesencefálico, um feixe constituído de grossas fibras e se distribuem ao tálamo, tecto óptico, tegmento, formação reticular lateral, núcleos pontinos e para uma porção rostral da medula espinhal (Cohen & Karten, 1974). Dessa maneira, segundo Zeier & Karten (1971), as regiões anterior e intermediária não seriam consideradas límbicas, pois parecem estar associadas principalmente ao sistema sensoriomotor somático.

O complexo paleostriatal do pombo encontra-se na parede basolateral do telencéfalo e é constituído de três concentrações

celulares: o paleostriado *augmentatum* (P.A.), o paleostriado primitivo (P.P.) e o núcleo intrapeduncular (I.N.P.) (Karten & Dubbeldan, 1973).

Estudos recentes (Jurio & Vogt, 1967; Karten, 1968, 1969; Karten & Hodós, 1970; Nauta & Karten, 1970; Zeier & Karten, 1971) têm sugerido que o complexo paleostriatal apresenta, no seu interior, núcleos equivalentes aos gânglios da base dos mamíferos (núcleo caudado-putamen e globo pálido).

Estudos neuroanatômicos comparados (Ariens-Kappers, Hubers & Crosby, 1967; Karten e Dubbeldan 1973) e recentes observações histoquímicas (Jurio & Vogt, 1967; Karten & Dubbeldan, 1973); Parent & Olivier, 1970) vêm reforçar ainda mais a idéia da analogia destes aglomerados celulares aos gânglios basais dos mamíferos.

Baseando-se ainda nas características citológicas, Ariens & Kappers, Hubers & Crosby (1967), consideraram o paleostriado primitivo comparável ao globo pálido dos mamíferos. Tal consideração se deve ao fato do paleostriado primitivo apresentar-se constituído de células ovóides extremamente grandes, cuja organização citoarquitetural é extraordinariamente semelhante àquela do globo pálido (Brauth, Ferguson & Kitt, 1977).

O paleostriado primitivo, juntamente com o núcleo intrapeduncular, recebe projeções de grupos celulares do paleostriado *augmentatum* e de neurônios do núcleo anterior da ansa lenticularis, que corresponderia ao núcleo subtalâmico dos mamíferos (Brauth, Ferguson e Kitt, 1977).

Já o paleostriado *augmentatum* poderia ser considerado como a única região do cérebro da aves que corresponderia ao complexo

caudado-putamen dos mamíferos (Ariens-Kappers, Hubers & Crosby, 1967; Karten, 1969). Tem sido mostrado também que vários núcleos telencefálicos apresentam conexões com o paleostriado *augmentatum* de uma maneira muito semelhante àquela que ocorre em mamíferos. Além disso, por meio do método de fluorescência de Falck & Hillarp, demonstrou-se que o paleostriado *augmentatum* apresenta uma reação positiva para a acetilcolinesterase e dopamina, e que o limite de distribuição destas substâncias coincide com o limite morfológico dorsal do mesmo (Juorio & Vogt, 1967). Da mesma maneira, em mamíferos, a dopamina telencefálica encontra-se quase que totalmente restrita ao caudado e putamen, o que sugere ainda mais sua homologia com o paleostriado *augmentatum* (Fuxe, 1965). Foi observado ainda que o paleostriado *augmentatum* recebe projeções de uma população bem distinta de neurônios telencefálicos das áreas têmporo-parieto-occipitais e de áreas corticais laterais do neostriado (Brauth, Ferguson & Kitt, 1977).

A regiões mais dorsais do estriado das aves têm sido classicamente designadas como neostriado, hiperestriado dorsal, hiperestriado intercalado superior e hiperestriado acessório. O hiperestriado dorsal, intercalado superior e o acessório constituem o *wulst* ou elevação sagital. O hiperestriado acessório está imediatamente subjacente à fina e superficial camada cortical. O hiperestriado intercalado fica entre o acessório e a camada mais profunda do *wulst*, denominada hiperestriado dorsal. Imediatamente abaixo do *wulst* está o hiperestriado ventral e as outras lâminas colocadas de uma maneira bastante ordenada. A proeminente elevação ântero-dorsal do telencéfalo das aves, ou *wulst*, constitui-se em



sua maior parte de uma área de projeção visual relacionada com o córtex estriatal dos mamíferos (Pettigrew & Konoshi, 1976 ; Karten et alii, 1973; Revzin, 1969). Para essa área ascendem projeções originárias do complexo nuclear situado na porção dorsal látero-anterior do tálamo, uma região que é comparável ao núcleo geniculado lateral dos mamíferos. Projeções do wulst visual descem junto à parede da face medial dos hemisférios cerebrais, com componentes do trato septo-mesencefálico, terminando em uma grande variedade de núcleos visuais do tronco cerebral. Como os equivalentes do wulst não visual nos mamíferos são desconhecidos, é bem possível a existência tanto de componentes límbicos como componentes somato-motores (Karten et alii., 1973). Aferentes para estas últimas regiões têm origem nos núcleos caudal e medial do tálamo (Powell & Cowan, 1961; Karten, 1965; 1965; Hunt & Webster, 1972). Projeções descendentes do wulst não visual também passam pela parede da face medial dos hemisférios, formando no tronco cerebral a divisão medial do trato piramidal das aves (Karten et alii., 1973). Logo abaixo do wulst encontramos estruturas paliais derivadas de núcleos do complexo basal. Alguns núcleos desse complexo recebem projeções sensoriais específicas do tálamo, enquanto outros emitem projeções para outras áreas do telencéfalo. Colocada entre as áreas sensorial e motora, encontra-se uma região complexa constituída pelo neostriado e hiperestriado ventral, cujas conexões são todas intrínsecas ao telencéfalo. Essas duas áreas não recebem aferências e nem projetam eferências para centros cerebrais mais baixos. Por outro lado, eferentes do neostriado e hiperestriado ventral chegam a duas regiões do telencéfalo, o

arquistriado e hiperestriado ventral, que vão dar origem às maiores vias extratelencefálicas: trato occipitomesencefálico e trato occipitomesencefálico parte hipotalâmica.

## SISTEMAS TELECEFALICOS E A ORGANIZAÇÃO DO COMPORTAMENTO EM AVES

No estudo das bases neurais do comportamento, utiliza-se uma variedade muito grande de métodos, sendo um deles o de lesões do sistema nervoso. Os efeitos dessas lesões nos permitem, por meio das manifestações comportamentais do animal, fazer inferências a respeito do mecanismo e da organização de seu sistema neural (Timo-Iaria, 1985). Uma das técnicas utilizadas para lesão do tecido nervoso é a técnica de ablação que permite a remoção de regiões mais superficiais, como o córtex, ou ainda a extirpação de grandes extensões do tecido nervoso, com a remoção de estruturas neurais mais profundas.

Segundo historiadores das ciências neurais, como Walker (1957), o pioneirismo da ablação foi creditado a Du Verney, que em 1697 extirpou, para estudos, o cérebro e o cerebelo de um pássaro. Em 1809, Luigi Rolando (1773-1831) empregou a mesma técnica para investigar, também em pássaros, o papel dos hemisférios cerebrais. (Veja Walker, 1957). Entretanto, a despeito do uso de aves em geral, por mais de um século o pombo tem sido o sujeito favorito nos experimentos que envolvem a ablação de várias partes do cérebro (Rogers, 1919). A preferência pelo uso de pombos nesses experimentos

encontra suporte no fato de que os mesmos, além de muito mansos, prestam-se facilmente à manipulação. Além disso, apresentam uma vida muito longa, favorecendo sua utilização no laboratório durante vários anos e permitindo a obtenção de dados sobre manutenção de comportamentos (Kerbauy, 1970).

No século XIX, Pierre Flourens tornou-se famoso ao publicar, em 1824, os resultados de seus estudos de estruturas cerebrais em relação ao comportamento, pois, ao remover os lobos cerebrais de um pombo, verificou através da observação natural que o mesmo perdia sua capacidade de espontaneidade. Observou-se ainda que, com a remoção dos lobos cerebrais, tal pombo não podia voar e nem mover-se espontaneamente, permanecendo imóvel até sua morte por inanição (Jaynes), 1969).

Vários estudos envolvendo ampla destruição de cérebro de aves (Rogers, 1922; Tuge & Shima, 1959), têm mostrado alguma redução na atividade espontânea acompanhada, em alguns casos, por anormalidades como diminuição ou mesmo desaparecimento de uma ou mais reações como, por exemplo, comportamento sexual, alimentação, defesa e uma variedade de posturas e movimentos (Ruskin & Goodman, 1971).

Em 1919, Rogers estudou os mecanismos de regulação da temperatura em pombos, usando o método de descerebração através de uma secção dos feixes prosencefálicos entre o estriado e o tálamo. Pombos descerebrados que aparentemente não apresentavam lesão talâmica mantiveram temperatura corporal normal, que varia entre 40 a 42 graus centígrados, tomada na cloaca, não obstante a temperatura externa variar entre 5 a 38 graus centígrados. Verificou-se

curiosamente, a ausência de atividade muscular e ausência de respiração rápida e forçada, que seriam fatores de compensação térmica, em situação normal, os quais tendem a manter constante a temperatura corporal nos extremos de frio e calor. Por outro lado, pombos descerebrados, com lesão talâmica simultânea, eram conduzidos a uma situação tal que perdiam a capacidade de manter ou regular a temperatura corporal e apresentavam ainda uma ausência de movimentos espontâneos.

Com a finalidade de examinar a questão da compensação funcional para atividades nervosas superiores, Tuge & Yueh (1962) fizeram a destruição, através de sucção, dos hemisférios cerebrais de pombos jovens (1 a 7 dias). Os autores concluíram que a recuperação da compensação funcional, com referência ao comportamento de esquiva e diferenciação de respostas, foi possível quando a descerebração foi executada em idade muito tenra, ou seja, em estágios iniciais de vida pós-natal. Não observaram, entretanto, nenhuma regeneração morfológica das partes danificadas do cérebro.

Da mesma maneira trabalhando com pombos, Akerman, Fabricius, Larson & Steen (1962) mostraram que a destruição de estruturas telencefálicas por meio de radiação iônica favoreceu o estudo do comportamento do animal. Através de energia protônica, produziram lesões nos pedúnculos cerebrais e na área septal ao nível do limite com a comissura anterior, sem entretanto produzirem danos aparentes em estruturas diencefálicas. Pela observação do comportamento de um grupo de pombos em que foram destruídas todas as conexões do paleostriado ântero-ventral, verificaram que o comer espontâneo, beber e voar, bem como as reações de fuga e todo o comportamento

social desapareceram durante os primeiros quatro dias após a irradiação. Porém, permaneceram intactos os reflexos de piscar, reflexo pupilar e de deglutição, bem como o controle muscular e o visual, permitindo, portanto, aos sujeitos permanecerem em pé ou mesmo andar. Similarmente observaram essas mesmas mudanças comportamentais em outro grupo de pombos, cujas lesões isolaram de maneira incompleta o telencéfalo e atingiram as porções mais rostrais dos pedúnculos, as quais corresponderiam ao paleostriado frontal. Ainda, num outro grupo, no qual somente as porções mais anteriores dos pedúnculos foram transeccionadas, não se observou nenhuma alteração comportamental. Os resultados dos experimentos indicaram que o telencéfalo das aves estaria relacionado com o reconhecimento de estímulos que desencadeiam alguns tipos de comportamentos espécie-específico, tal como comer, beber, fuga e comportamento social e as estruturas subtelencefálicas parecem ser capazes de controlar não somente todos os reflexos importantes, incluindo padrões motores básicos para andar e voar, mas também o controle visual básico do comportamento associado com a locomoção.

Tuge & Shima (1959) verificaram que a ablação completa de áreas corticais superficiais e de grandes porções do hiperestriado e neostriado não teve efeito sobre a organização de comportamentos de fuga e esquiva em pombos. Entretanto, sujeitos em que as lesões invadiram o paleostriado, tornaram-se incapazes de organizar tais comportamentos. Finalmente, em dois pombos com ablações extensas de regiões hiperestriatais não foi possível observar discriminação de cor, apesar de extenso condicionamento.

Da mesma maneira, Zeigler (1963), trabalhando com lesões

em cérebros de pombos, verificou que lesões de regiões hiperestriatais, bem como lesões do paleostriado, produzem deficits notáveis na aprendizagem de discriminação visual, estando a severidade do deficit diretamente relacionada à extensão da lesão. Por outro lado, sujeitos cujas lesões envolveram fundamentalmente o neostriado e o arquiestriado, não mostraram tais deficits.

Com o objetivo de examinar os efeitos da hemisferectomia no pombo, Akerman et alii. (1962) e Ten Cate (1965), verificaram que inicialmente a mesma resulta em um estado semelhante ao do sono. Após um curto período de recuperação, o animal, quando forçado a andar, exibiu equilíbrio normal, orientando-se pelo tato e pela visão, e conseguiu até voar sem colidir com obstáculos se arremesando ao ar. O comer e o beber ficaram diminuídos, embora o reflexo de deglutição do alimento colocado na porção posterior do bico ainda permanecesse.

Adamo & Bennett (1967) estudando o reflexo de orientação da cabeça a um estímulo sonoro e, para examinar a função hiperestriatal na habituação desta resposta, fizeram lesões nas três camadas superiores do hiperestriado do telencéfalo de pintainhos. Como orientação da cabeça, os autores definiram a direção em que o pintainho voltava sua cabeça imediatamente à apresentação do estímulo, descartando-se as reações comportamentais de medo ou alerta, que poderiam também indicar ao observador, que o sujeito ouvia o som. Através da observação e registro dessas respostas obtiveram resultados demonstrando que as lesões hiperestriatais afetaram significativamente o nível de respostas corretas de

orientação de cabeça com ocorrência de diminuição das mesmas. Desta maneira, os dados obtidos pelos pesquisadores indicaram que o hiperestriado, especialmente o acessório, em pintainhos, desempenha um papel funcional na habituação de respostas de orientação da cabeça à estimulação sonora e na localização do som no espaço.

Tem-se verificado também que o prosencéfalo do pombo é um ponto focal para a investigação de controle e regulação de uma variedade de comportamentos: por exemplo, lesões no prosencéfalo basal têm registrado alterações no beber (Anand & Dua, 1955), no comer (Brobeck, 1960) e na atividade locomotora geral (Gladfelter & Brobeck, 1962), muitas vezes acompanhadas por anormalidade em uma ou mais reações, como comportamento sexual, comportamento de fuga e esquiva e mesmo na postura e movimentos.

Em 1963, Zeigler observou que a ablação restrita a regiões dorsais do prosencéfalo de pombos, precisamente o hiperestriado, produz uma reação relativamente transitória na atividade locomotora, acompanhada por uma diminuição de respostas motoras à estimulação visual e auditiva.

Ruskin & Goodman (1971) verificaram que pequenas lesões basais no prosencéfalo do pombo produzem um declínio significativo na atividade locomotora, não obstante o sujeito manter habilidade para exibir posturas e movimentos necessários para tal comportamento. Por outro lado, tais lesões não têm efeito aparente sobre o comer e o beber ou sobre posturas normais e movimentos. No entanto, alterações no comer foram demonstradas em pássaros com lesões basais e anteriores do cérebro (Zeigler, Green & Karten, 1969), bem como alterações no beber (Metcalii, 1962).

Zeier (1971), estudando os efeitos de lesões relativamente pequena no arquiestriado de pombos, no que tange a mudanças comportamentais grosseiras observou que lesões no arquiestriado límbico tornaram o animal mais dócil e mais fácil de ser manipulado. Por outro lado, lesões no arquiestriado somato-motor tornaram-no mais esquivo e aumentou a taxa de respostas de bicos o disco em esquemas de reforçamento em intervalo variável. Os animais com lesões no arquiestriado límbico lateral mostraram mudanças comportamentais extraordinárias, tendo alguns deles se mostrado sonolentos, deixando de ingerir alimentos e deixando de bicar o disco. Contudo, recomeçaram a bicar o disco após 2 a 3 dias e se restabeleceram completamente após uma semana. Após lesões no arquiestriado somato-motor, os animais tinham dificuldades para comer, pois aparentemente apresentavam uma deficiência motora que impedia reter o alimento no bico. Isto levou o autor a sugerir que o arquiestriado límbico provavelmente desempenhe as funções da amígdala dos mamíferos, enquanto o arquiestriado somato-motor parece estar envolvido com a integração sensório-motora.

Ainda, alguns dados indicam que as áreas dorso-medial, póstero-lateral e frontal do telencéfalo de aves contribuem para diferentes manifestações do comportamento discriminativo, ou seja, quando o comportamento pode mostrar especificidade em relação aos estímulos. Com a finalidade de estudar estes aspectos, Benowitz & Lee-Teng (1973) fizeram ablação das áreas citadas em pintainhos e observaram falhas significantes no desempenho de reversão de padrões simples de discriminação, necessitando-se de uma reaprendizagem, com um número de sessões maior do que na aquisição original.



Similarmente ao que ocorre em mamíferos, lesões gerais no paleostriado de pombos também provocam distúrbios comportamentais no que se refere a movimentos. Rieke, em 1979, ao injetar ácido cáínico no complexo paleostriatal de pombos, observou distúrbios que incluíram episódios de rotação rápida no sentido do lado da injeção, movimentos involuntários, tais como agitar ou movimentar rapidamente a cabeça e ainda distúrbios de postura. Através da análise histológica, foi observado também que os pombos que apresentaram rotação rápida no sentido do lado da injeção, apresentavam extensos danos no paleostriado primitivo e no núcleo intrapeduncular, os quais corresponderiam em analogia ao globo pálido dos mamíferos, conforme têm registrado vários trabalhos que abordam esse aspecto (Ariens-Kappers, Hubers & Crosby, 1967; Junorio & Vogt, 1967; Parent & Olivier, 1970; Karten & Dubbeldan, 1973).

Com a finalidade de estudar a analogia, em termos comportamentais, entre algumas estruturas neurais do pombo e os gânglios basais dos mamíferos, Rieke (1982) produziu lesões cáínicas e eletrolíticas unilaterais em núcleos restritos do diencéfalo e mesencéfalo de pombos adultos. Os sujeitos demonstraram distúrbios comportamentais semelhantes àqueles induzidos em mamíferos depois de lesões da substância nigra. O distúrbio mais evidente foi um persistente girar em direção oposta ao lado da lesão. Os sujeitos também demonstraram problemas posturais e movimentos arrítmicos da cabeça ou tremor do corpo todo. As semelhanças nos distúrbios dos movimentos reforçam, em termos comportamentais, a sugestão de analogia entre a substância nigra dos mamíferos e os núcleos espiriforme lateral (SpL) e segmenti-

pedúnculo-pontino parte compacta (TPc) que se apresentaram lesados.

Verifica-se desse modo, que a maioria dos trabalhos desenvolvidos com pombos em estudo e pesquisa de comportamentos tem sido feita utilizando-se de lesões localizadas do telencéfalo. Um dos poucos trabalhos com lesões amplas é relatado por Brunelli, Magni, Moruzzi & Musumeci (1972). Com a finalidade de investigar a influência do tronco cerebral no sono e vigília de aves, destruíram totalmente o telencéfalo dos pombos que serviam como sujeitos em seus experimentos (pombos destelencefalados). Nos experimentos foram utilizados três grupos de sujeitos: pombos destelencefalados agudos (observações feitas nas primeiras horas e dias após a cirurgia), pombos destelencefalados crônicos (observações feitas algumas semanas após a cirurgia) e pombos normais. Foi verificada uma alteração no ciclo de sono e vigília. Os pombos destelencefalados agudos permaneciam em um estado parecido com o sono por longos períodos de tempo, entremeados por pequenos períodos de vigília; poucas horas após a cirurgia, o que era indicativo de que o tálamo e o hipotálamo não haviam sido danificados (quando estas estruturas são danificadas, animais não recuperam espontaneamente o comportamento de vigília). Interessante é notar que nos dias que se seguiram à cirurgia, os períodos de vigília tornaram-se mais frequentes e aumentaram em duração, ao mesmo tempo em que o animal se tornava gradualmente independente para o consumo de água e comida. Os pombos destelencefalados crônicos apresentavam ainda longos períodos de sono ou sonolência, que podiam ser interrompidos por estimulações elétricas na Formação Reticular

pontina ou mesencefálica. Como esse efeito é também observado em mamíferos, Brunelli et alii (1972) sugeriram que as propriedades do sistema reticular ativador ascendente seriam semelhantes em pombos e mamíferos.

A mesma preparação experimental usada por Brunelli et alii (1972), do pombo talâmico ou destelencefalado, tem sido também utilizada para a investigação das bases neurais da aprendizagem. Souza (1986), trabalhando com pombos destelencefalados, analisou a aprendizagem e a retenção da resposta de bicar o disco com reforçamento alimentar. Num primeiro experimento foi analisada a aprendizagem de pombos que sofreram ablação do telencéfalo antes de qualquer treino experimental. Um segundo experimento analisou os efeitos da lesão massiva do telencéfalo sobre a manutenção da resposta aprendida. Os resultados indicaram que pombos destelencefalados mantem a capacidade de aprendizagem operante, sugerindo que o telencéfalo não seria essencial para essa aprendizagem. Contudo, a maior variabilidade na frequência de respostas dos animais lesionados indicariam uma função moduladora do telencéfalo nesse tipo de comportamento.

No mesmo sentido, Toledo (1989) estudou o papel funcional do telencéfalo de pombos na retenção da aprendizagem de habituação. Analisando a habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros, expôs pombos a sessões que consistiam em apresentações de sons, com 1 s de duração, a cada 30 s. Inicialmente os pombos eram testados com um estímulo A (1000Hz, 110 dB) e, após a habituação a esse estímulo, eram testados com o estímulo B (500 Hz, 110 dB). O reteste era feito 10 dias após a cirurgia de ablação do telencéfalo.

Os dados obtidos mostraram uma aceleração da habituação ao estímulo A após a lesão, sugerindo um efeito facilitatório da lesão telencefálica. Ao mesmo tempo observou-se a manutenção do processamento diferencial dos dois estímulos, indicada pela recuperação da resposta quando da apresentação do estímulo B.

Pode-se assim, dizer que a partir dos trabalhos pioneiros de Rolando e Flourens, numerosos investigadores têm utilizado lesões cerebrais para explorar o significado funcional de várias estruturas do sistema nervoso central de aves (Benowitz, 1980). Ao mesmo tempo observa-se que desde a década de 70, a influência da abordagem biológica do comportamento veio enfatizar um maior interesse pelo conhecimento do repertório espécie-específico do pombo. Além disso a tendência em se estudar o repertório comportamental do pombo correlacionado com lesões de estruturas neurais, ganhou nova dimensão na atualidade com vistas às investigações da plasticidade funcional do sistema nervoso. Sob tais perspectivas, atuam para proposições de reorganização do sistema nervoso após lesões, com surgimento de novas vias de controle que muito provavelmente garantiriam novos mecanismos de circuitos e um desempenho adequado do animal.

## PROPOSIÇÃO DO TRABALHO

Técnicas de lesão que causam danos amplos e massivos em estruturas neurais dificultam o estabelecimento de correlações fiéis entre os resultados comportamentais obtidos e as diversas vias e sistemas neurais danificados. Além disso, como a própria complexidade do sistema nervoso central coloca problemas para a previsibilidade do comportamento, os estudos de neurofisiologia do comportamento devem utilizar uma metodologia eficiente para a descrição e análise precisas do comportamento. Nesse sentido, o método de observação direta do comportamento, que caracteriza a investigação neuro-etológica mostra-se especialmente vantajoso, na medida em que permite um registro objetivo e a quantificação do comportamento.

Embora estudos com lesões mais amplas não tenham sido tão frequentes quanto aqueles com lesões restritas e localizadas, esse tipo de preparação apresenta vantagens e interesse no sentido de análise da organização hierárquica do comportamento. Por outro lado, tais preparações favorecem discussões da organização neural do comportamento, baseadas na perspectiva de uma reorganização neural e recuperação de função (Finger, 1978; Le Vere, 1980; Finger & Almlí, 1985; Kolb & Whishaw, 1989). Desse modo, com o objetivo de fornecer subsídios para o estudo das lesões entre o sistema nervoso e a organização de comportamentos, o presente trabalho pretendeu analisar, por meio da observação direta, o repertório comportamental de pombos em cativeiro e descrever as alterações na ocorrência de comportamentos após a lesão massiva de estruturas telencefálicas.

## MÉTODO

### SUJEITOS

Foram utilizados pombos, derivação não controlada da espécie *Columba livia*, adultos, de ambos os sexos, pesando entre 300 a 400 gramas, mantidos em cativeiro no biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da UNICAMP. Os sujeitos permaneceram em gaiolas individuais, próximas umas das outras, com água e alimentação à vontade. As gaiolas, confeccionadas com fios de arame, permitiram o contato visual, auditivo e mesmo social entre os sujeitos. No mínimo duas semanas antes do início do experimento, os pombos já haviam sido alojados nessas condições, para que os mesmos se adaptassem ao ambiente e a um ciclo claro-escuro de 14 por 10 h., respectivamente.

A dieta apresentou, como conteúdo, ração especial para aves, marca Purina, à qual se misturou quinera, areia, sementes de girassol e casca moída de ovo. Como complemento dietético foi administrada uma solução polivitamínica (vitaminas A, B, E e D), marca Vitagold, em diluição em água, na razão de 0,5:1000 ml. Devido à pequena capacidade de sobrevivência dos animais lesados, a análise mais completa dos dados foi possível de ser efetuada em apenas

quatro animais, que faziam parte do grupo experimental. Além dos 4 pombos analisados foram utilizados outros 12 sujeitos que não sobreviveram pelo período completo do experimento, pombos estes que morreram alguns dias após a cirurgia. Utilizamos-nos também de outros 4 sujeitos que constituíram o grupo controle.

#### Grupo Controle

Este grupo foi constituído por quatro sujeitos que não foram submetidos à cirurgia e nem sofreram qualquer tipo de lesão telencefálica. A análise dos comportamentos deste grupo teve como objetivo o recolhimento de dados para uma descrição do comportamento de pombos normais e uma posterior comparação desse repertório com aquele apresentado por sujeitos que sofreram lesão por ablação de estruturas telencefálicas.

#### Grupo Experimental

Este grupo foi constituído também por quatro sujeitos, escolhidos aleatoriamente e submetidos à cirurgia de lesão. A cirurgia constou de lesão bastante extensa, com a retirada de grandes áreas telencefálicas. O comportamento desses pombos foi analisado para se descrever os efeitos dessas lesões telencefálicas massivas na ocorrência de comportamentos específicos da espécie.

É interessante notar que, dada a extensão da lesão usada, não foi planejada a utilização de um grupo com lesão fictícia.

Contudo, a análise dos possíveis efeitos dos traumatismos da restrição cirúrgica, anestesia, trepanação e sutura sobre o comportamento, podem ser analisados pelos dados apresentados no Apêndice 2, referentes a um grupo de pombos com lesão sham, feito posteriormente.

### Equipamento

Para a fixação do sujeito durante a cirurgia, foi utilizado um aparelho estereotáxico (DAVID KOPF mod. 1204) com o adaptador de REUZIN para pombos, e seguindo o Atlas de KARTEN & HODDS (1967). Um motor odontológico de alta rotação (marca Atlante) foi usado para perfuração da calota craniana. Para ablação do tecido nervoso foi utilizada uma bomba de vácuo (marca Speediva, W. Edwards & Company - London Ltda.) na qual foi adaptada uma pipeta. Um lupa de braços móveis foi usada para melhor observação do nível da lesão. A pesagem diária de cada pombo foi feita com o uso de uma balança do tipo comercial (marca Filizola). Foram utilizados ainda, um termômetro para a tomada da temperatura retal, material cirúrgico e água deionizada. Como elementos de assepsia foram utilizados os seguintes fármacos: mertiolate, pomada antibiótica (Nebacetin) e xilocaína tópica. Dois gravadores de áudio para fita cassete (marca Philips) permitiram o registro ditado dos comportamentos emitidos pelos sujeitos e a marcação simultânea de intervalação temporal a cada cinco segundos.

### Procedimento



## Cirurgia de Lesão Telencefálica por Ablação

Inicialmente fazia-se esterilização completa do material cirúrgico e a preparação dos pombos. Cada sujeito era pesado e submetido à tomada de temperatura retal, sendo que, em seguida, eram cortadas as penas da cabeça bem rente ao escalpo e lateralmente para a exposição dos orifícios auriculares. Na cirurgia de ablação foi utilizada a técnica descrita por Brunelli, Magni, Moruzzi e Musumeci (1972). Após ser anestesiado com éter, o sujeito foi colocado e fixado no aparelho estereotáxico (DAVID KOPH, mod. 1204). Mediante uma pequena incisão mediana de aproximadamente 2 cm de comprimento no escalpo, expunha-se o crânio e através da broca de alta rotação eram feitas duas perfurações dorso-látero-mediais. Em seguida, após o rompimento da dura-mater, a ablação das áreas telencefálicas era feita através de sucção com uma pipeta que era movimentada nas direções rostral e lateral. Eram evitados movimentos no sentido caudal para resguardar possíveis danos ao cerebelo. Considerava-se concluída a cirurgia quando, pela observação das porções rostrais do tecto óptico através da lupa, as cavidades eram limpas de uma maneira lenta e cuidadosa com algodão seco.

Finalmente, após a sutura da incisão, era feita uma assepsia da área manipulada, com mertiolate e aplicação de antibiótico local (Nebacetin pomada).

## Situação Experimental e Registro do Comportamento

O trabalho de observação foi realizado em uma sala de 4,0 m

por 3,0 m, separada em dois compartimentos. Entre um compartimento e outro havia uma parede que continha um espelho de 0,50 m por 0,50 m, de maneira que o observador não era visualizado pelo sujeito. Num dos compartimentos ficavam as gaiolas onde os sujeitos alojados para o experimento foram colocados pelo menos 15 dias antes para o período de adaptação ambiental. Tais gaiolas foram colocadas uma sobre a outra, formando duas colunas de maneira que cada dois sujeitos mantinha o contato visual e até físico com o outro da mesma fileira. No outro compartimento ficava o observador, munido dos gravadores para o registro das sessões, a uma distância de pelo menos 1,5 m. dos sujeitos alvos. No compartimento de alojamento dos pombos havia conjuntos de lâmpadas fluorescentes, que eram controladas num ciclo liga-desliga por meio de um temporizador. O ciclo de claro era iniciado uma hora antes de se dar início aos trabalhos do dia. O observador sentava-se diante do espelho e fazia as gravações dos comportamentos à medida que o sujeito os emitia, sempre acompanhado de um outro gravador que utilizava uma fita com intervalação de tempo. Desta maneira, não tendo a tarefa de manipular um cronômetro, tornava-se mais fácil a concentração visual do animal durante o período de observação.

O planejamento experimental envolveu a análise descritiva do comportamento dos dois grupos de pombos, por meio da observação direta. Para uma amostragem mais ampla do repertório comportamental dos pombos foram realizadas três sessões de observações diárias, em três horários diferentes. O grupo controle foi observado e teve o comportamento registrado durante 15 dias consecutivos com 3 sessões diárias nos horários de 7:30 h. - 12:30 h. e 17:30 h..

comportamento dos pombos do grupo experimental foi observado e registrado em duas fases:

#### 1. Fase de observação pós-operatória

Constou de três sessões de observação diária durante 15 dias consecutivos, nos seguintes horários: 7:30 h. - 12:30 h. e 17:30 h., as quais se iniciaram no dia imediatamente posterior à cirurgia de lesão. Enquanto não reaparecia o comportamento alimentar, a dieta (cerca de 20 g.) era administrada diretamente na cavidade oral dos sujeitos.

#### 2. Fase de observação durante o seguimento pós-operatório.

Constou de observações em dois dias por semana, durante quatro semanas, a partir do final da fase pós e com três sessões diárias nos horários de 7:30 h. - 12:30 h. e 17:30 h. Nas duas fases, procurou-se observar e acompanhar a recuperação do repertório comportamental dos pombos submetidos à cirurgia de lesão.

### OBSERVAÇÃO E REGISTRO DO COMPORTAMENTO

Para o registro dos comportamentos, usou-se o método de observação direta e sistemática, utilizando para isso um catálogo de itens comportamentais de pombos, previamente desenvolvido (Ferrari e Perez, 1979). As observações foram realizadas durante o período de luz e cada sessão constituiu-se da observação de cada pombo por 5 minutos. Os itens comportamentais foram ditados, conforme descrito

anteriormente, a um gravador de áudio de fita cassete, à medida que os sujeitos os emitiam e na mesma sequência observada. A marcação do tempo com intervalação de 5 segundos foi feita mediante um segundo gravador, que ditava a sequência de intervalo, tornando assim possível a gravação simultânea. Posteriormente, cada fita foi transcrita em folhas de papel, mantendo-se a mesma sequência dos itens comportamentais.

O registro sistemático conteve as seguintes informações:

1. a postura inicial do sujeito em observação;
2. o ato comportamental emitido;
3. a informação temporal da ocorrência do ato comportamental.

Como postura, foi descrita a posição estática do corpo ou partes do corpo do animal no espaço, estivesse ele emitindo ou não algum ato, e indicando a posição da cabeça, a posição do tronco e membros. Como ato comportamental, foram descritos os movimentos de uma ou várias partes do corpo do animal, podendo ser emitidos com orientação a determinados alvos presentes no ambiente.

Em face do procedimento de análise, as unidades descritivas foram classificadas em categorias ou grupos com uma mesma função ou comuns a uma mesma região do corpo. Desta forma, convencionou-se, segundo o catálogo, registrar o comportamento de acordo com os itens comportamentais componentes das categorias que vem descritas a seguir:

**categoria 1: MOVIMENTOS DE PARTES ISOLADAS DO CORPO**

Nesta categoria foram incluídos todos os comportamentos que resultam em mudanças de localização espacial e/ou extensão de partes

do corpo do animal. Os mesmos foram subdivididos, levando-se em consideração movimentos de asas, bico, pescoço, cabeça, cauda, perna e penas, descritos a seguir:

a. movimentos de asa

- . abaixar a asa (AXA) - estando com a asa levantada, deslocá-la no sentido cabeça-pé e ântero-posterior ou pôstero-anterior, deixando-a em contato com a superfície lateral do corpo.
- . abduzir asa (ABD) - estando a asa em contato com a superfície lateral do corpo, deslocá-la lateralmente na direção da cabeça, deixando-a fora do contato com o tronco.
- . aduzir asa (ADA) - com a asa abduzida, deslocá-la na direção dos pés, deixando-a em contato com a superfície lateral do corpo.
- . bater asa (BAS) - estender asas, abduzindo e aduzindo-as alternada e sucessivamente.
- . balançar asa (BLA) - realizar movimentos repetidos de levantar e baixar uma das asas, deslocando-a sucessivamente para frente e para trás, num mesmo ponto.
- . estender asa (ESA) - estando as asas abduzidas ou aduzidas e move-las de modo a abrir a plumagem aumentando o ângulo entre suas partes, conferindo desta maneira aumento na extensão das mesmas.
- . flexionar asa (FLA) - com as asas aduzidas ou abduzidas, deslocar as suas partes axiais em direção do corpo com diminuição do ângulo entre as duas partes das mesmas.
- . levantar asa (LEA) - estando a asa em contato com superfície lateral do corpo deslocá-la em torno do seu eixo, no sentido pé-

cabeça e ântero-posterior ou pósterio-anterior, deixando-a fora de contato com a superfície lateral do corpo.

- . **semi-rotar asa (SEA)** - deslocar asa em torno do seu eixo em menos de 360 graus centígrados.

#### b. movimentos de bico

- . **abrir bico (ABB)** - estando as partes superior e inferior do bico em contato, deslocar a mandíbula e o maxilar no sentido cabeça-pé, de maneira que a mandíbula e maxilar superior fiquem separados, aumentando o ângulo entre si.

- . **bícar (BIC)** - estando o sujeito em pé ou agachado próximo a objetos ou a outros sujeitos, aproximar e encostar o bico fechado ou semi-aberto no objeto, deslizando-o sobre a região de contato e afastá-lo.

- . **bocejar (BOC)** - flexionar dorsalmente o pescoço, abrir o bico e oscilar, fechar olhos e fechar o bico sucessivamente.

- . **encostar bico (ENB)** - com o bico fora do contato com parte do corpo ou objeto, o sujeito deslocar o numa direção de maneira que o bico encosta no objeto ou em parte do corpo.

- . **fechar bico (FEB)** - com o bico aberto, o sujeito desloca a mandíbula no sentido pé-cabeça tendo como produto final o contato da mandíbula com o maxilar.

#### c. movimentos de pescoço

- . **encolher pescoço (END)** - estando o sujeito com o pescoço estendido ou na posição natural, mover pescoço no sentido cabeça-pés e na direção do tronco, provocando assim diminuição do comprimento do pescoço e conseqüentemente a diminuição da distância cabeça-tronco.

. **estender pescoço (ESD)** - com o pescoço encolhido ou na posição natural, o sujeito move o pescoço no sentido pé-cabeça, aumentando assim o comprimento do pescoço e a distância tronco-cabeça.

**d. movimentos de cabeça**

. **balançar cabeça (BAC)** - o sujeito estende o pescoço, pisca e inclina a cabeça para a frente e para trás.

. **estremecer cabeça (EMC)** - movimento rápido da cabeça em várias direções.

. **inclinar ventralmente a cabeça (INV)** - com eixos longitudinais da cabeça e do tronco formando ângulo de 180 graus entre si, o animal flexiona o pescoço no sentido cabeça-pé e para frente, diminuindo a distância entre a cabeça e a parte superior ventral do corpo.

. **inclinar a cabeça dorsalmente (IND)** - estando o pombo com a cabeça na sua posição natural, flexiona o pescoço no sentido pé-cabeça e para trás com diminuição da distância entre a cabeça e parte superior dorsal do corpo.

. **inclinar cabeça lateralmente (INL)** - estando os eixos longitudinais da cabeça e do tronco formando ângulo de 180 graus entre si, o animal flexiona lateralmente o pescoço com diminuição da distância entre a cabeça e parte superior do tronco, e com permanência do bico para frente.

. **oscilar cabeça (OSC)** - semi-rotando a cabeça de um lado para outro alternada e sucessivamente provocando alterações na posição da cabeça para um lado e para outro.

. **semi-rotar cabeça (SEC)** - deslocar a cabeça em torno do seu

eixo longitudinal em menos de 300 graus.

- . sacudir cabeça (SAC) - o animal oscila a cabeça e balança-a rápida e sucessivamente provocando alterações nas posições da mesma para um lado e para outro, para frente e para trás, e.

#### movimentos de cauda

- . abaixar cauda (ABC) - estando com a cauda levantada ou em alinhamento com o tronco, o animal desloca-a em direção dos pés provocando a aproximação da cauda aos mesmos e afastando-a da região inferior do tronco.
- . Levantar cauda (LEC): estando a cauda em contato com a superfície da região dorsal inferior do tronco, a mesma é deslocada no sentido pé-cabeça, ficando fora de contato com a superfície inferior do tronco.
- . sacudir cauda (SAU) - deslocar a cauda lateralmente e de modo alternado, sucessiva e rapidamente.
- . balançar cauda (BAU) - estando com a cauda levantada, abaixada ou alinhada com o tronco, o animal apresenta deslocamento da mesma no eixo vertical, repetidamente.

#### f. movimentos de pernas

- . agachar (ABA) - o animal em pé, flexiona as pernas aproximando o corpo e ficando o mesmo em contato com a superfície de apoio.
- . apoiar-se numa perna (APA) - com os pés em contato com a superfície de apoio, o animal flexiona uma das pernas de maneira que fique com o pé e a perna foram de contato com a superfície de apoio.
- . bater pé (BAP) - com perna flexionada, mover a perna de modo a aumentar o ângulo entre suas partes, provocando afastamento,



da parte dorsal dos pés da região ventral do corpo.

- . **estender perna (ESP)** - o animal desloca a parte axial das pernas em direção ao tronco de modo que o membro posterior fica sob a plumagem da região ventral do corpo ou dorso do pé.
- . **flexionar perna (FLP)** - flexionar perna, semi-rotá-la e estende-la sucessivamente.
- . **pisotear (PST)** - estando com os pés em contato com a superfície apoio, o animal desloca de modo súbito uma perna no sentido pé-cabeça e vice-versa alternada e sucessivamente. Como resultado o pé fica em contato com a superfície de apoio.
- . **sacudir perna (SAP)** - com os pés em contato com a superfície de apoio, o animal flexiona uma perna e estende-a.
- g. **movimentos de penas**
  - . **ericar penas (ERI)** - estando as penas em contato com a superfície corpo, as mesmas são levantadas ficando suas extremidades separadas entre si e da superfície do corpo.
  - . **separar penas (SEP)** - com as penas em contato, o animal desloca-as em sentido contrário separando-as entre si.

## categoria 2) MOVIMENTOS DE VARIAS PARTES DO CORPO

Esta categoria incluiu movimentos conjuntos e simultâneos de diversas partes do corpo, que resultam em movimentação global do corpo sem deslocamento no espaço. Os comportamentos desta categoria são os seguintes: apoiar-se, balançar corpo, desencostar, empinar-se, encolher-se, encostar, equilibrar-se, inclinar-se, oscilar corpo e sacudir-se.

- . **balançar corpo (BAL)** - com os pés em contato com a superfície

de apoio, o animal move o tronco para frente e para trás alternada e sucessivamente, sem se deslocar no espaço. O sujeito permanece no mesmo lugar.

. **desencostar (DES)** - O sujeito encontra-se encostado em objeto ou outro sujeito. Em seguida desloca parte do corpo ou move-se para longe do objeto ou do outro sujeito ficando fora do contato dos mesmos.

. **empinar-se (EPQ)** - o sujeito estende o pescoço, inclina-se no sentido ântero-posterior, aumentando o ângulo entre tronco e pé de apoio e abaixa a cauda. Como consequência ocorre o aumento do ângulo entre cabeça e pé mantendo a cauda em contato com a superfície de apoio.

. **encolher-se (ENC)** - sujeito em pé ou agachado, desloca o tronco no sentido cabeça-pé com diminuição da distância entre superfície de apoio do corpo.

. **encostar (ENT)** - o corpo do sujeito ou parte dele está em contato com objeto ou outro sujeito. Desloca parte do corpo ou move-se em direção do objeto ou a outro sujeito, ficando em contato com objeto ou outro sujeito.

. **Inclinar-se (INC)** - os pés estão em contato com superfície de apoio e o corpo perpendicular ao plano horizontal. O animal desloca o corpo ateralmente ou para frente ou ainda para trás, permanecendo no mesmo lugar. Como consequência ocorre a diminuição do ângulo interno entre o corpo e a superfície de apoio.

. **oscilar corpo (OSO)** - o animal mantém os pés em contato com a superfície de apoio. Em seguida semi-rota o corpo em torno de

seu eixo longitudinal no sentido da direita-esquerda e vice-versa, alternada e sucessivamente.

. **sacudir-se (SAS)** - o animal mantém os pés em contato com a superfície de apoio. Oscila e balança lateralmente o corpo, simultânea, rápida e repetidamente com eriçamento das penas.

. **equilibrar-se (EQU)** - os pés do animal estão no poleiro ou em contato com a borda da cuba de alimento ou de água. Permanecendo na mesma superfície de apoio inicial, o animal pisoteia, balança repetidamente o corpo e bate asas simultaneamente.

### categoria 3 - DESLOCAMENTO NO ESPAÇO

Todos os comportamentos desta categoria resultam em mudanças espaciais do sujeito. São os seguintes: andar, andar em ré, andar no poleiro, cair, circular, correr, descer, levantar-se, parar, pular, subir, virar-se, esvoaçar e agachar-se.

. **andar (AND)** - com os pés em contato com a superfície de apoio, o animal desloca os membros inferiores alternada e sucessivamente, encostando ora um, ora outro pé, em diferentes pontos da superfície de apoio. De maneira concomitante balança alternadamente o pescoço. Como consequência ocorre mudança de posição do corpo para diferente lugar do espaço.

. **andar em ré (ANR)** - com os pés em contato com a superfície de apoio o animal desloca os membros inferiores alternada e sucessivamente, encostando ora um, ora outro pé em diferentes pontos da superfície de apoio. Ocorre mudança de posição do corpo para trás da posição inicial.

- . andar no poleiro (ANP) - Estando o animal em pé ou agachado, desloca lateralmente os membros inferiores, encosta ora um, ora outro pé em pontos diferentes da superfície de apoio, flexiona os dedos em torno do ponto de apoio e solta-os alternada e sucessivamente. Por meio de deslocamento lateral do corpo ocorre uma mudança de posição no espaço.
- . cair (CAI) - com os pés no poleiro ou parede, o animal balança o corpo, pisoteia e bate asas. Os pés ficam fora da superfície de apoio inicial e ocorre deslocamento abrupto do corpo para a superfície de apoio inferior.
- . circular (CIR) - em pé, com o tronco inclinado, cauda levantada, asas em contato com o corpo e penas do papo eriçadas, o animal balança cabeça, flexiona o pescoço e anda em torno de um eixo longitudinal. O deslocamento do corpo no espaço se dá no sentido circular.
- . correr (COR) - em pé, o animal desloca alternada e sucessivamente os membros inferiores na seguinte sequência: a) encosta um pé na superfície; b) dois pés fora da superfície de apoio; c) encosta outro em ponto diferente da superfície de apoio. Como resultado tem-se uma mudança de posição com deslocamento do corpo no espaço.
- . descer (DES) - com os pés em contato com uma superfície em plano superior do piso, o animal estende uma das pernas, encosta o pé na superfície do piso inferior, alternadamente para cada um dos pés. Ocorre deslocamento do corpo para um plano inferior.
- . levantar-se (LEV) - o animal mantém as pernas flexionadas e

os pés em contato com a superfície de apoio. Estende pernas, aumentando a distância entre a parte ventral do corpo e a superfície de apoio mantendo o tronco paralelo à mesma.

. **parar (PAR)** - com movimento do corpo ou parte deste, o animal interrompe o movimento em curso ou fica sem se mover. Há ausência de movimentos do corpo ou parte deste.

. **pular (PUL)** - os pés estão em contato com a superfície de apoio. Ocorre flexão das pernas para depois estendê-las abrupta e simultaneamente. O animal encosta os pés na superfície de apoio inferior, deslocando o corpo para um plano imediatamente abaixo.

. **subir (SUB)** - com os pés em contato com superfície de apoio o animal pula em direção a um plano acima da superfície inicial, deslocando o corpo para um plano superior.

. **virar-se (VIR)** - com rotação do corpo e pisotear simultâneo ocorre o deslocamento circular do corpo, em sentido lateral, e ao ponto inicial.

#### categoria 4: ALIMENTAÇÃO

Nesta categoria foram incluídos comportamentos relacionados com atividade de apreensão e ingestão de alimentos: beber, comer e deglutir.

. **beber (BEB)** - o animal estende o pescoço, inclina a cabeça e aproxima o bico da superfície líquida. Em seguida introduz o bico no líquido, inclina dorsalmente a cabeça e deglute ingerindo o líquido.

. **comer (COM)** - o animal estende o pescoço, inclina ventralmente a cabeça e aproxima o bico do alimento. Encosta o bico aberto no alimento, prende-o e afasta a cabeça, deglutindo e ingerindo

o alimento.

- . **deglutir (DEG)** - com a comida ou o líquido na cavidade oral, estando o bico fechado, o animal abre-o e fecha-o repetidamente movimentando a musculatura do papo e pescoço. Ocorre deslocamento do conteúdo da cavidade oral para o interior do trato digestivo.

#### **categoria 5: COMPORTAMENTO DE INTERAÇÃO :**

Esta categoria foi constituída de comportamentos que resultavam no contato físico e social dos sujeitos iniciando seqüências de interação envolvidas em comportamento sexual, defesa de território e agonistas. Os itens comportamentais que constituem esta categoria também foram subdivididos levando-se em consideração a interação entre macho-macho, macho-fêmea e comportamentos agonistas. Na interação macho-macho, foram considerados os comportamentos de defesa de território: bicar outro, golpear com asa, golpear com bico, lutar e colocar-se em postura ereta de luta. Na interação macho-fêmea, os itens comportamentais são os seguintes: aproximar-se de outro, entrar embaixo do outro, locomover-se atrás do outro, montar, colocar-se em postura agachada de corte e avançar. Como comportamentos agonistas, constam os seguintes itens: afastar-se, avançar, bicar outro, entrar embaixo do outro, golpear com asa e lutar.

##### **defesa de território (macho-macho)**

- . **bicar outro (BIO)** - o animal (S1) pode se encontrar de pé ou agachado e próximo de um outro (S2). S1 aproxima o bico de parte do corpo de S2, encosta o bico fechado ou aberto no S2, desliza bico pela superfície de contato e afasta cabeça da mesma. S2

fecha os olhos enquanto é bicado na região orbitária.

. **golpear com asa (GDA)** - o animal encontra-se com o corpo empinado. Levanta uma das asas, flexiona-a, estende-a e abaixa-a simultaneamente a outra. Em seguida flexiona a outra asa, abduz-a e estende-a em direção a outro sujeito. O corpo sofre uma rotação e inclinação.

#### cortejamento (macho-fêmea)

. **aproximar-se do outro (APO)** - dois sujeitos andam ou correm ou voam um em direção ao outro diminuindo a distância entre si.

. **entrar embaixo do outro (EBO)** - um sujeito S1 com tronco inclinado anda agachado até outro sujeito S2 e introduz cabeça entre as penas de parte de seu pescoço.

. **locomover-se atrás do outro (LOT)** - um sujeito S2 se afasta do outro sujeito S1. O sujeito S1 anda ou corre seguindo o trajeto de S2, com diminuição da distância entre ambos ou com manutenção da mesma.

. **montar (MON)** - a fêmea deve estar agachada com as asas abaixadas. O macho encosta sucessivamente cada pé na articulação da asa com o tronco da fêmea. Em seguida empurra e abaixa a cauda da fêmea para o lado, empina o corpo, pressiona a região urogenital da mesma e simultaneamente bate as asas. Depois desce e pula para o piso.

. **postura agachada de corte (PAC)** - o macho e a fêmea se encontram próximos. Flexionam pernas, inclinam ventralmente o tronco, encolhem o pescoço, encostam papo na superfície de apoio e ericam as penas do papo. Balançam repetidamente a cabeça e vocalizando batem uma das asas de modo contínuo.

- . avançar (AVA) - um sujeito S1 circula tendo um outro sujeito S2 no seu campo visual. Inclina o tronco abaixando a cabeça e estendendo-a, abduzindo asas e estendendo-as. Infla o pescoço, eriça penas e anda rapidamente na direção de S2.

#### agonistas

- . afastar-se (AFA) - dois sujeitos próximos ou um deles andando. Andam ou correm ou voam em sentidos opostos aumentando a distância entre eles.
- . avançar (AVA) - (Já descrito em cortejamento)
- . bicar outro (BIO) - (Já descrito em defesa de território)
- . entrar embaixo do outro (EBD) - (descrito em cortejamento)
- . lutar (LUT) - os sujeitos estão próximos e em interação. Golpeiam com as asas, prendem parte do corpo do outro com o bico e vocalizam.
- . golpear com asa (GDA) - (Já descrito em defesa de território)
- . postura ereta (PER) - sujeito em pé, estende totalmente o pescoço, eriça penas do pescoço, rota cabeça e/ou inclina a mesma lateralmente e vocaliza.

#### categoria 6: CUIDADOS COM O CORPO

Incluíram-se nesta categoria os comportamentos que resultavam na



limpeza do próprio corpo. Como itens comportamentais da categoria, incluem-se: coçar-se e limpar-se.

- . coçar (CO) - o sujeito aproxima seu pé do corpo e desliza o pé repetida e rapidamente sobre a região de contato (cabeça e pescoço).
- . limpar (LIP) - o sujeito estende o pescoço e semi-rota a cabeça simultaneamente. Encosta o bico em algum ponto da superfície do corpo e bica-o sucessivamente sacudindo a cabeça. Oscila cabeça e desliza o bico na superfície das penas ericando-as em seguida.

#### categoria 7: COMPORTAMENTOS DE MANUTENÇÃO :

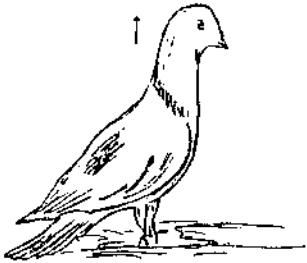
Os comportamentos desta categoria foram relacionados com a atividade reflexa neurovegetativa dos sujeitos. São os seguintes: bocejar, defecar, espirrar, espreguiçar-se, estremecer, tossir, tremer e vomitar.

- . bocejar (BOC) - o animal inclina dorsalmente a cabeça, abre totalmente o bico, oscila a cabeça, fecha os olhos e fecha o bico simultaneamente. Em seguida inclina ventralmente a cabeça.
- . defecar (DEF) - o animal elimina os excrementos pela cloaca, levanta a cauda e fica em fé. Como resultado tem-se a passagem de excrementos pela cloaca.
- . espirrar (ESI) - o animal sacode a cabeça, expira o ar através do bico (e narinas) de modo súbito. Como produto temos um ruído produzido pela passagem do ar pela siringe.
- . espreguiçar (ESG) - o animal levanta as asas aduzidas, estende completamente perna e asa de uma em uma, inclina cabeça simultaneamente e de um único lado do corpo. Levanta asas

FIGURA 3.

Representações esquemáticas de alguns itens  
comportamentais conforme descrições do catálogo  
utilizado para o registro do comportamento.

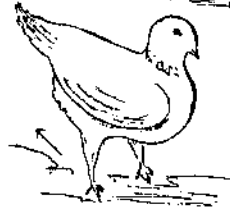
ALERTA



ABDUZIR ASAS



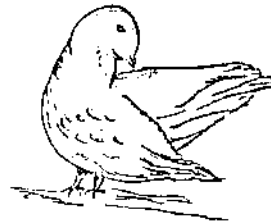
ANDAR EM RE



COMER



LIMPAR



BATER ASAS



EXPLORAR



aduzidas e estende parcialmente uma das asas.

- . estremecer (EME) - o sujeito move rápida e simultaneamente o corpo em várias direções por um breve período de tempo.
- . tossir (TOS) - o sujeito abre o bico, balança a cabeça e expela subitamente ar pela cavidade oral. Como resultado há ruído produzido pela passagem do ar pela siringe.
- . tremer (TRE) - mover o corpo em várias direções, de modo rápido contínuo, sem deslocar o corpo no espaço. Ocorre simultaneamente o ericar das penas.
- . vomitar (VOM) - o animal estende o pescoço e simultaneamente inclina o corpo para frente, abduz asas, fecha olhos, abre o bico e expela material pela cavidade oral. Como produto temos a passagem de material pela cavidade oral.

#### categoria 8: EXPLORAÇÃO

Os comportamentos constantes desta categoria se relacionavam com inspeção do ambiente físico que resultam na orientação e suposta obtenção de informações visuais, táteis, olfativas dos estímulos ambientais. Pertencem a esta categoria os seguintes itens comportamentais: alerta, ciscar, explorar e bicar parede.

- . alerta (ALE) - o sujeito estende totalmente o pescoço. Em seguida, ou rota cabeça e inclina-a lateralmente de modo alternado e sucessivo e pisca ou permanece parado.
- . ciscar (CIS) - estendendo uma das pernas, o animal desliza um pé sobre a superfície de apoio, repetidamente e ao mesmo tempo sacode o corpo, inclina ventralmente a cabeça e bica repetidamente uma região.
- . explorar (EXP) - o animal semi-rota repetidamente a cabeça,

de um lado para outro; estende e encolhe o pescoço repetidamente. Inclina a cabeça em várias direções

categoria 9: VOCALIZAÇÃO

O comportamento aqui relacionado teve como produto a emissão de sons. No catálogo, o comportamento foi definido como vocalizar. Com o movimentar da musculatura do papo, ericar penas do pescoço e estufar papo, o sujeito emite sons.

categoria 10: POSTURAS

- . agachado (AGA) - pernas flexionadas e pés em contato com superfície de apoio.
- . agachado para corte (AGC) - pernas semi-flexionadas, tronco inclinado para frente, pescoço encolhido, papo encostado na superfície de apoio e penas do papo ericadas.
- . dormir (DDR) - o sujeito pode estar em pé, agachado, encolhido ou com flexão de uma perna. Permanece parado e com olhos fechados. Respira lenta e regularmente. Ocorre ausência completa de movimentos.
- . em pé (EMP) - pernas estendidas e pés em contato com superfície de apoio.
- . encolhido (ENL) - pescoço encolhido, pernas semi-flexionadas e corpo de tamanho menor que o natural.
- . encostado (ENT) - parte superior do corpo em contato com objeto ou com outro sujeito.
- . parado (PAR) - em pé, agachado ou encolhido. Ocorre ausência de movimentos do corpo.

## TESTE DE FIDEDIGNIDADE DO REGISTRO DE COMPORTAMENTOS

A fidedignidade do registro de comportamentos foi testada sistematicamente antes de ser iniciada a coleta de dados do presente estudo (Sabbatini, 1977; Toledo, 1989). Foram feitos testes de avaliações do grau de acordo entre observadores, usando-se três observadores diferentes. Cada teste de acordo consistia na gravação simultânea em fita de áudio do comportamento de um mesmo sujeito por dois observadores independentes, durante todo o período da sessão experimental. Contou-se como acordo a concordância nos registros dos dois observadores, considerando a sequência de comportamentos registrados, nos intervalos de 5 segundos. Como desacordo foi considerado a ocorrência de um determinado item num registro e de um item diferente no outro registro. Quando um dos registros assinalava a ocorrência de um determinado item que não aparecia na sequência comportamental para o mesmo intervalo de tempo, no registro do outro observador, era computada uma omissão. O índice de acordo foi calculado considerando-se o valor relativo do número de acordos, em função do total de registros (acordos + desacordos + omissões). Considerou-se que um índice de 70% de acordo entre os observadores seria aceitável como satisfatório nas condições experimentais. Por isso, foram realizadas sessões de treino e de teste de acordo até que tal critério fosse satisfeito. Somente após atingir o índice de acordo desejável entre o experimentador e observadores - controle é que a coleta de dados foi iniciada. Durante a coleta dos dados o experimentador e um outro observador treinado nas mesmas condições discutiam os dados registrados e a definição de cada comportamento.

observado.

## ANALISE ESTATISTICA DOS DADOS

Para fins de avaliação da significância estatística dos dados foram realizadas comparações entre grupos utilizando-se o teste U de Mann-Whitney ( Siegel, 1956 ). Este teste foi escolhido por tratar-se de uma poderosa prova de estatística não paramétrica, adequada às características de distribuições de registros de dados comportamentais. As comparações foram feitas entre os animais operados e normais, considerando-se as distribuições dos valores de ocorrência para cada categoria comportamental, em cada fase de observação.

## ANALISE HISTOLOGICA

Os pombos que passaram por todas as sessões de observação foram sacrificados e, após decaptação, os crânios foram conservados em solução de formol a 10%, por um período mínimo de uma semana. Em seguida o cérebro foi retirado para processamento histológico. A extensão das lesões foi determinada macroscopicamente, a partir do cérebro perfundido. Posteriormente foram feitos cortes seriados de:

30  $\mu$  e preparadas lâminas de acordo com a técnica de Nissl.



## RESULTADOS

Para a análise dos dados levou-se em consideração o número de comportamentos registrados nos intervalos de tempo de cada sessão de observação. Os comportamentos foram agrupados por sessão, a cada horário e por dia de observação, considerando o total das três sessões nos diferentes horários. Os dados referentes aos itens de comportamento registrados possibilitaram então a análise do comportamento em termos das categorias ou classes comportamentais, dadas pela somatória das ocorrências dos itens componentes de cada categoria. A partir dos totais para cada sujeito, foram computados os dados de grupos, nas diferentes fases de observação. Os dados agrupados em categorias comportamentais foram submetidos a uma análise individual e a uma análise geral.

As mudanças ocorridas no repertório comportamental de pombos em função das lesões telencefálicas podem ser analisadas mais especificamente pela comparação de registros individuais de pombos normais e pombos lesionados. Essa análise é possibilitada por curvas individuais de frequência acumulada, calculada em relação à sequência de dias de observações de cada fase. As mudanças no número de registros de cada categoria comportamental durante os dias consecutivos de observação podem ser observadas nas curvas de frequência acumulada de cada pombo operado em comparação com cada

pombo não operado.

A Figura 4 refere-se aos comportamentos da categoria MOVIMENTOS DE PARTES ISOLADAS DO CORPO. O grupo controle, apesar das diferenças individuais entre os sujeitos, mostra um padrão bastante homogêneo entre as curvas. Quando comparados ao grupo controle, os pombos operados mostram um maior número de ocorrências comportamentais nesta categoria, principalmente nos quinze dias POS cirurgia. Já na fase SEG há uma diminuição no número de movimentos isolados, com valores mais próximos dos níveis de atividade do grupo controle, com exceção do #13 que mostra ainda ocorrência elevada.

-----  
 Inserir Figura 4 aproximadamente aqui  
 -----

Na Figura 5 são apresentadas curvas de frequências acumuladas a cada dia de observação dos comportamentos componentes da categoria MOVIMENTOS DE VÁRIAS PARTES DO CORPO. Os pombos normais apresentam um padrão homogêneo na ocorrência dessa classe de comportamentos. O pombo #26 é o que apresenta maior número de ocorrência, com elevação nos dias 4, 10 e 15, e com fases estacionárias entre os dias 5 e 9, e entre os dias 11 e 14, denotando ausência de registros desses comportamentos nesses dias. Já os pombos #9, #14 e #24, do grupo experimental, apresentam um padrão mais caracteristicamente definido por fases estacionárias, indicando ausência desses comportamentos na fase POS. O único pombo experimental a apresentar maior variação de frequência foi o #13, com ocorrências mais elevadas nos dias 8, 12 e 15. Na fase SEG um padrão de curvas com pequena inclinação para todos os pombos indica baixa ocorrência comportamental.

FIGURA 4

Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG, referentes à categoria MOVIMENTO DE PARTES ISOLADAS DO CORPO.

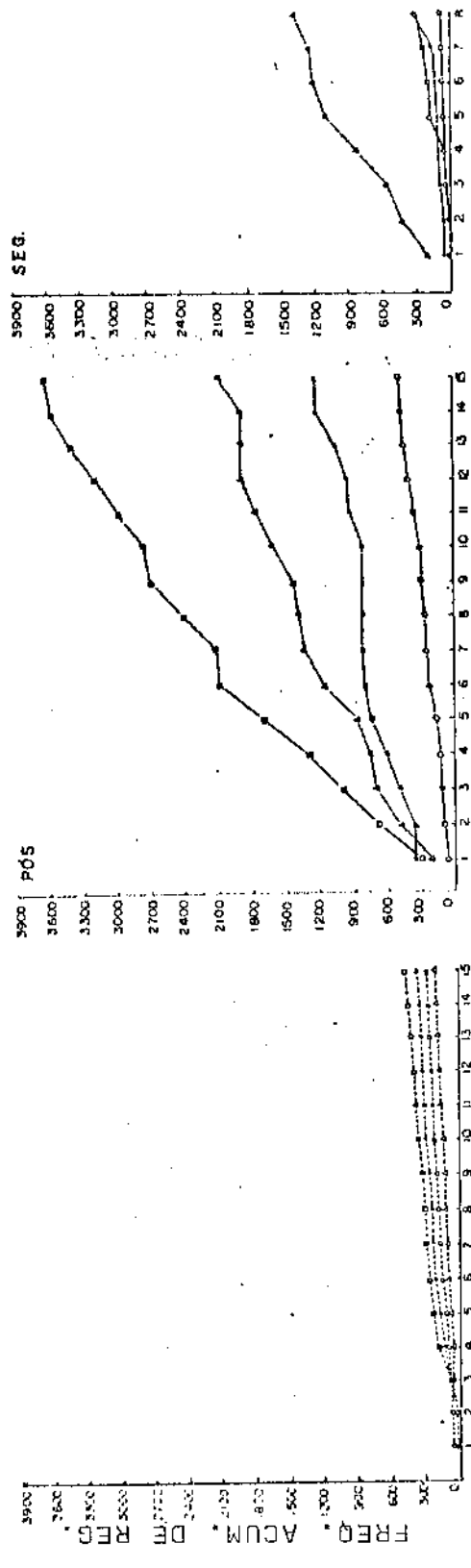
MOVIMENTOS DE PARTES ISOLADAS DO CORPO

EXPERIMENTAL

CONTROLE

EXPERIMENTAL

CONTROLE



DIAS DE OBSERVAÇÃO

-----  
Inserir Figura 5 aproximadamente aqui  
-----

Os comportamentos englobados na classe DESLOCAMENTO E NO ESPAÇO, com frequência acumulada apresentada pela Figura 6, ocorreram mais frequentemente na fase POS, para os pombos operados, do que para os pombos normais. Os pombos controles tem uma distribuição bastante regular durante o período de observação. Para os pombos operados #9, # 13 e # 14 há tendências ascendentes, sendo que o # 24 tem inclinação próxima zero. Tendências ascendentes são mantidas na fase SEG para os pombos # 9 e # 13.

-----  
Inserir Figura 6 aproximadamente aqui  
-----

Na Figura 7 estão representados os registros cumulativos, por dia de observação, da ocorrência de comportamentos de ALIMENTAÇÃO. Observa-se tendência ascendente nas curvas do grupo controle, o que denota ingestão de alimentos nos horários de observação. Somente o pombo #26 apresenta uma curva de menor aceleração quase se constituindo num longo período estacionário. Para o grupo experimental, a fase POS é caracterizada por curvas de inclinação próxima a zero, com exceção do # 14 que apresenta maior aceleração positiva a partir do sexto dia da lesão. Na fase SEG uma recuperação do comportamento alimentar para os pombos # 9 e # 13 é indicada por curvas com aceleração positiva, enquanto que os pombos # 14 e # 24 ainda apresentam curvas com inclinação próxima a zero.

-----

FIGURA 5.

Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG, referentes à categoria MOVIMENTO DE VARIAS PARTES DO CORPO.

MOVIMENTOS DE VÁRIAS PARTES DO CORPO

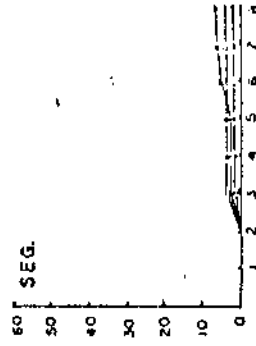
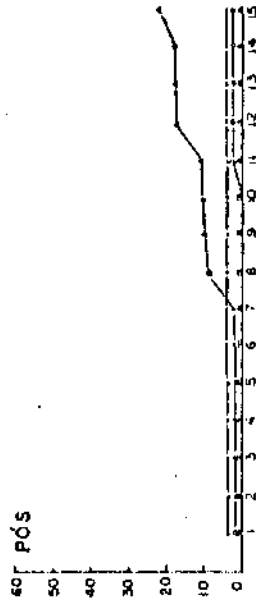
Legenda  
 -●-●-●- 25  
 -○-○-○- 26  
 -△-△-△- 27  
 -□-□-□- 28

Legenda  
 -●-●-●- 9  
 -○-○-○- 13  
 -△-△-△- 14  
 -□-□-□- 20

CONTROLE



EXPERIMENTAL



DIAS DE OBSERVAÇÃO

FIGURA 6.

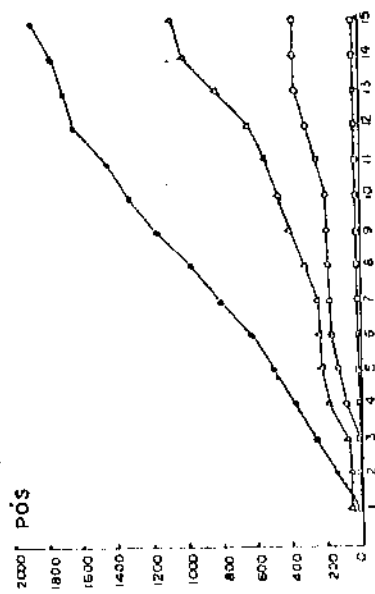
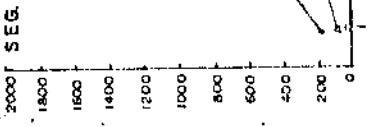
Curvas de frequência acumulada das ocorrências  
comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo  
experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria  
DESLOCAMENTO NO ESPAÇO.



DESLOCAMENTO NO ESPAÇO

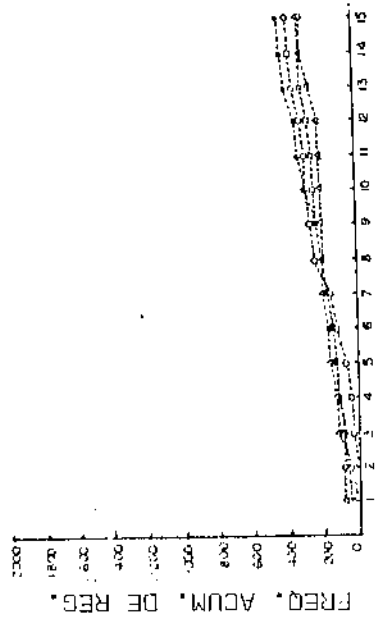
Legenda #9  
 ○ — 2715  
 △ — 2714  
 □ — 2724

EXPERIMENTAL



CONTROLE

Legenda  
 ○ — 2725  
 △ — 2726  
 □ — 2727  
 E — 2728



DIAS DE OBSERVAÇÃO

Inserir Figura 7 aproximadamente aqui

-----

A análise da distribuição dos comportamentos de INTERAÇÃO será feita por meio dos registros cumulativos apresentados na Figura 8. Os sujeitos do grupo controle apresentam curvas com graus de inclinação variados, indicando padrões de distribuição individual mais diferenciados. Os pombos experimentais não apresentam registros desses comportamentos, tanto na fase POS quanto na fase SEG.

-----

Inserir Figura 8 aproximadamente aqui

-----

Em relação à categoria CUIDADOS COM O CORPO, mostrada na Figura 9, verifica-se uma certa homogeneidade no padrão de curvas de frequência acumulada, com aceleração positiva, para os pombos normais. Na fase POS, comparativamente aos dados do grupo controle, os pombos experimentais apresentam uma baixa frequência, com curvas próximas com pequena aceleração até o dia 9, porém mantendo-se com inclinação próxima a zero. O mesmo padrão se mantém na fase SEG.

-----

Inserir Figura 9 aproximadamente aqui

-----

Na Figura 10 são mostradas as curvas acumuladas das ocorrências de comportamentos da categoria MANUTENÇÃO. Os valores de ocorrência dessa categoria são altos em comparação com a faixa de variação de outras categorias, tanto para os pombos operados quanto para os não operados. Para o grupo controle verificam-se curvas com inclinação positiva, com maiores períodos estacionários para os

FIGURA 7.

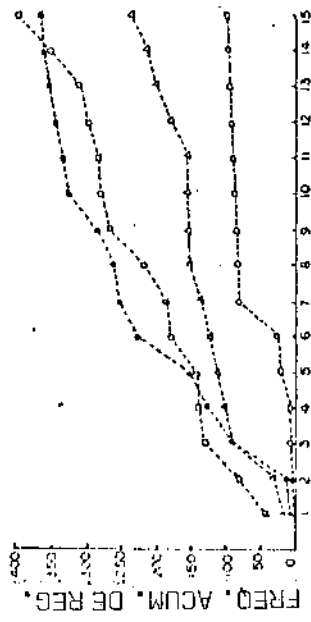
Curvas de frequência acumulada das ocorrências  
comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo  
experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria  
ALIMENTAÇÃO.

ALIMENTAÇÃO

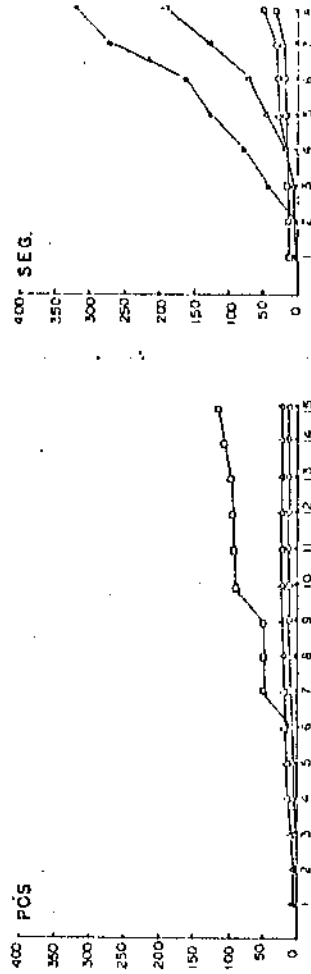
Legenda  
 ●---● #25  
 ○---○ #24  
 ▲---▲ #13  
 □---□ #14

Legenda  
 ●---● #29  
 ○---○ #15  
 □---□ #14  
 ○---○ #13

CONTROLE



EXPERIMENTAL



DIAS DE OBSERVAÇÃO

FIGURA 8

Curvas de frequência acumulada das ocorrências  
comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo  
experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria  
COMPORTAMENTO DE INTERAÇÃO.

COMPORTEMENTOS DE INTERAÇÃO

Legendas:  
 — 2, 7, 9  
 ▲ 1, 3, 13  
 □ 14  
 ■ 15, 24

Legendas:  
 ○ 2, 7, 9  
 ● 1, 3, 13  
 □ 14  
 ■ 15, 24

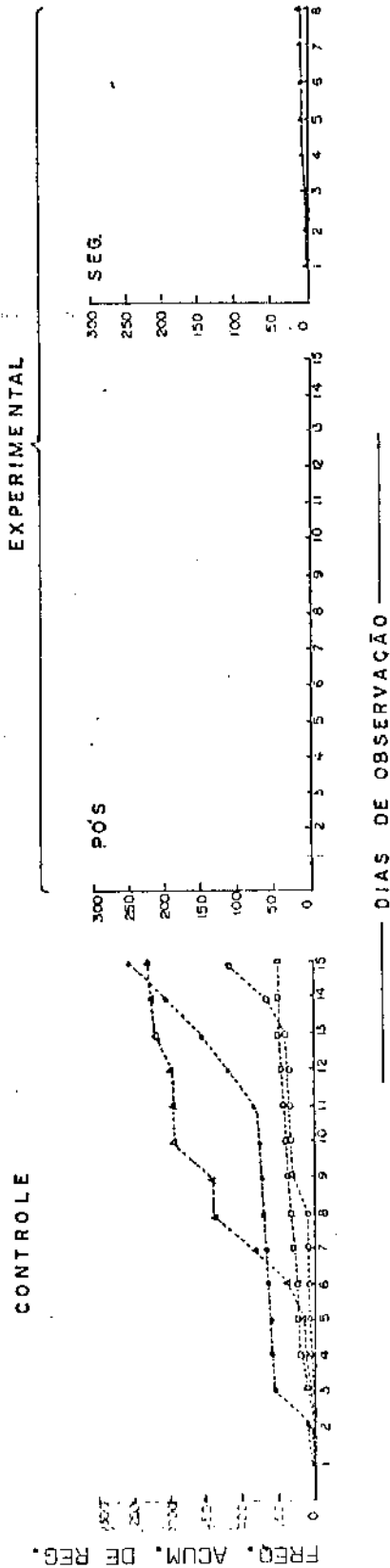


FIGURA 9

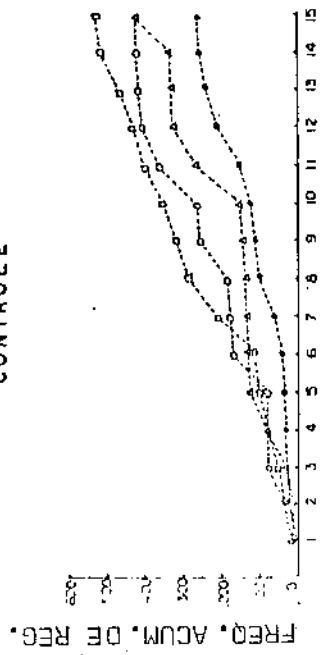
Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria CUIDADOS COM O CORPO.

CUIDADOS COM O CORPO

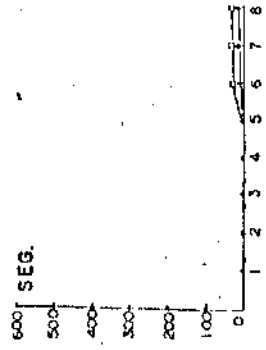
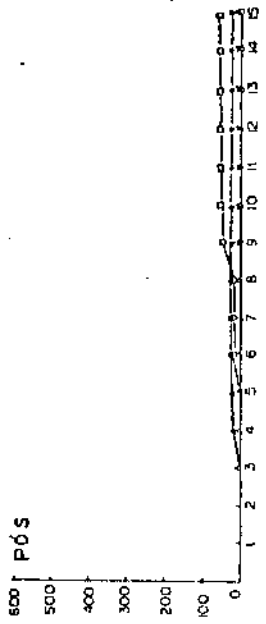
legenda  
 ●---● 25  
 ○---○ 26  
 △---△ 27  
 □---□ 28

legenda  
 ●---● 25  
 ○---○ 26  
 △---△ 27  
 □---□ 28

CONTROLE



EXPERIMENTAL



DIAS DE OBSERVAÇÃO



pombos # 25 e # 27. Na fase POS, para os pombos experimentais # 13 e # 24 ocorrem acelerações positivas entremeadas com períodos de frequência nula. O pombo # 14 apresenta comportamentos dessa categoria a partir do dia 8, verificando-se aumentos nos dias 9, 10 e 14. O pombo # 9 não apresenta registros desses comportamentos. Na fase SEG, o pombo # 14 apresenta curva com aceleração positiva a partir do dia 2, o que parece indicar recuperação dos mesmos em relação à fase POS. O pombo # 9 já apresenta esses comportamentos nos primeiros dias de SEG.

-----  
Inserir Figura 10 aproximadamente aqui  
-----

Para os comportamentos de EXPLORAÇÃO, com registros cumulativos mostrados na Figura 11, observa-se um padrão homogêneo e ascendente das curvas, tanto para o grupo controle quanto para o grupo experimental. Na fase POS as frequências de comportamentos exploratórios dos pombos experimentais # 14 e # 24 correspondem aproximadamente à frequência do pombo controle # 25, enquanto que aquelas do experimental # 13 correspondem à do controle # 27. Para o pombo # 9 verifica-se um aumento na ocorrência de exploração durante SEG, em comparação com a fase POS.

-----  
Inserir Figura 11 aproximadamente aqui  
-----

A ocorrência de VOCALIZAÇÃO, apresentada na Figura 12, tem uma distribuição mais irregular do que as outras categorias, quando se comparam as diferentes condições de registro. No grupo controle,

FIGURA 10

Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria COMPORTAMENTOS DE MANUTENÇÃO.

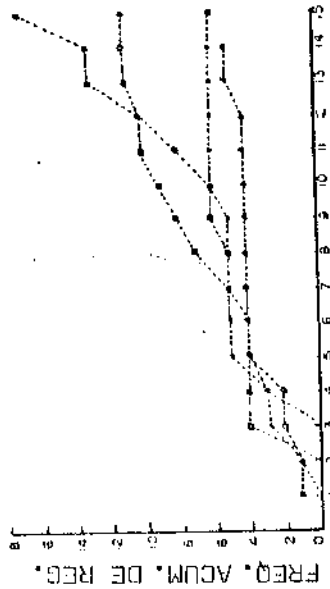
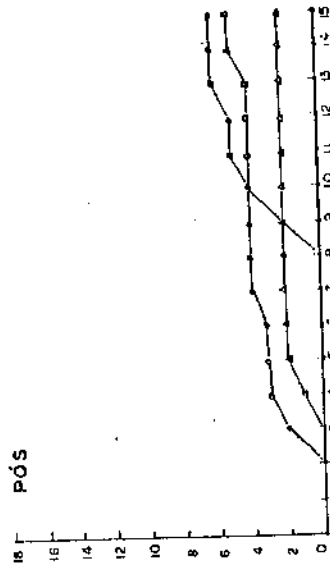
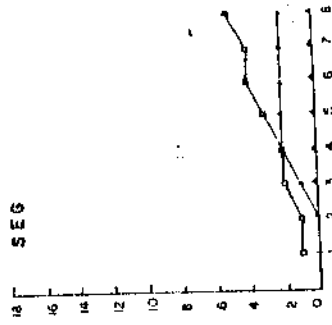
COMPORTAMENTOS DE MANUTENÇÃO

EXPERIMENTAL

EXPERIMENTAL

CONTROLE

○-----○ #25  
 ○-----○ #26  
 △-----△ #27  
 □-----□ #28



DIAS DE OBSERVAÇÃO

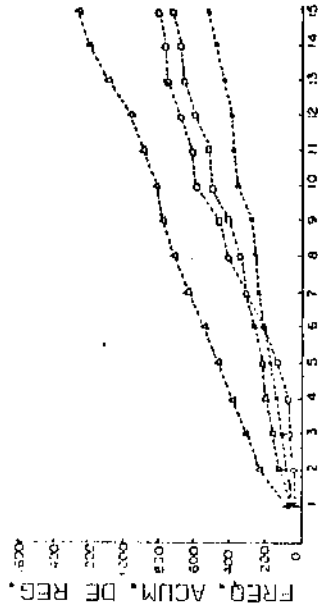
FIGURA 11

Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria EXPLORAÇÃO.

EXPLORAÇÃO

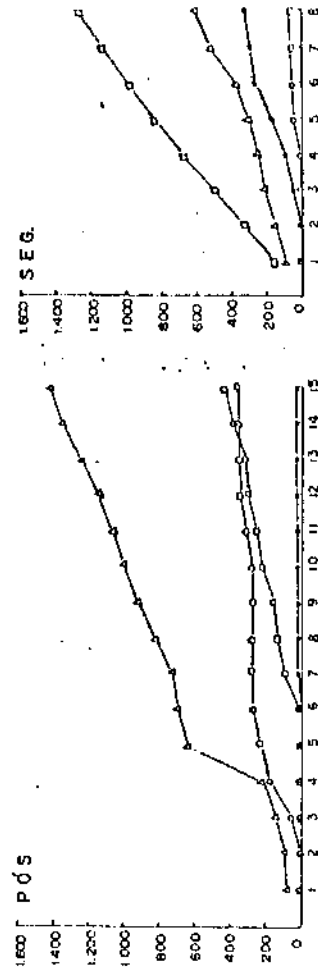
LEGENDA  
 ○ ..... 25  
 □ ..... 26  
 △ ..... 27  
 ▽ ..... 28

CONTROLE



EXPERIMENTAL

LEGENDA  
 ○ ..... 29  
 △ ..... 30  
 □ ..... 31  
 ▽ ..... 32



DIAS DE OBSERVAÇÃO

somente o pombo # 28 é que apresenta uma distribuição regular durante o período de observação, ao mesmo tempo em que não ocorre registro de vocalização para o # 26. Nas observações dos animais operados verifica-se ausência total de registro de vocalização na fase POS e uma única curva acumulada nos dias de observação SEG, que ocorre com uma clara aceleração positiva para o pombo # 9.

-----  
 Inserir Figura 12 aproximadamente aqui  
 -----

De um modo geral, a análise comparativa do comportamento de pombos com lesões telencefálicas com o comportamento de pombos normais indica que ocorrem diferenças na ocorrência de várias categorias, sugerindo uma alteração do nível de atividade após a lesão. Comparações estatísticas realizadas para análise entre os dois grupos de sujeitos, considerando-se CONTROLE e fase POS(EXP), com o teste U de Mann-Whitney, indicaram diferenças estatisticamente significantes ao nível de 5% ( $p < 0,05$ ) para os valores de ocorrência das categorias INTERAÇÃO, CUIDADOS COM O CORPO, MANUTENÇÃO e VOCALIZAÇÃO. As comparações referentes às categorias MOVIMENTOS DE PARTES ISOLADAS e ALIMENTAÇÃO, contudo, indicaram apenas tendências para diferenças significativas ( $p = 0,058$ ). Nas comparações entre CONTROLE E EXPERIMENTAL-SEG observou-se diferença significativa para INTERAÇÃO e CUIDADOS COM O CORPO ( $p < 0,05$ ) e tendência para diferença significativa para MOVIMENTOS DE PARTES DO CORPO e MANUTENÇÃO ( $p = 0,058$ ). (Ver Tabela 1).

-----  
 Inserir aproximadamente aqui Tabelas 1  
 -----

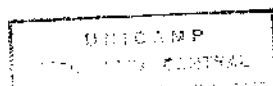


FIGURA 12

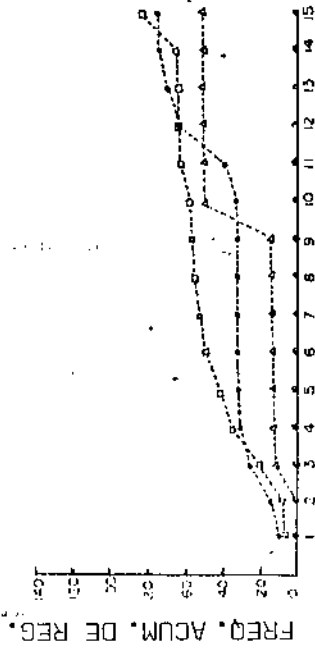
Curvas de frequência acumulada das ocorrências comportamentais dos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG., referentes à categoria VOCALIZAÇÃO.

VOCALIZAÇÃO

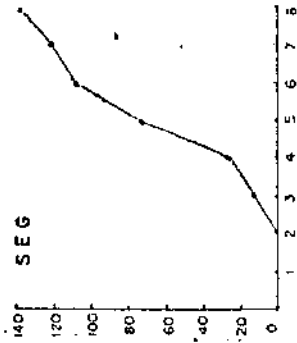
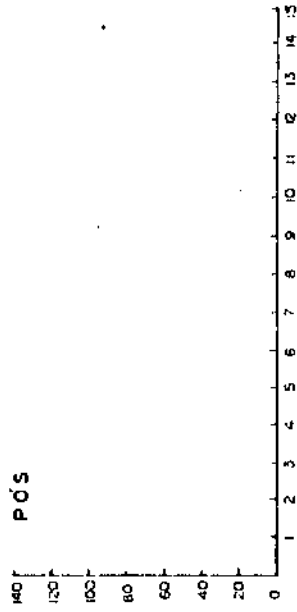
Legenda  
 ●---● 77 25  
 ○---○ 77 26  
 ▲---▲ 77 27  
 □---□ 77 28

Legenda  
 ●---● 77 9  
 ○---○ 77 13  
 □---□ 77 14  
 ○---○ 77 24

CONTROLE



EXPERIMENTAL



DIAS DE OBSERVAÇÃO

FREQ. ACUM. DE REG.



TABELA 1

Probabilidade dos valores do teste U de Mann-Whitney obtidos para comparações entre Grupo Controle e Grupos Experimental, ao nível de  $\alpha = 5\%$ .

Comparações	Categorias Comportamentais								
	Mov.Isol. Corpo	Mov.Par. Corpo	Desloc.	Alim.	Inter.	Cuid. Corpo	Manut.	Expl.	Voc.
CG x Fase Pós	0,058*	0,200	1,114	0,058*	0,028**	0,028**	0,028**	0,342	0,028**
CG x Fase Seg	0,342	0,058*	1,114	0,886	0,028**	0,028**	0,058*	0,686	0,342

\* Tendência de significância

\*\* Diferença significativa ( $p < 0,05$ )

-----

A análise geral consistiu na comparação do grupo controle (GC) com o grupo experimental (GE) quanto à ocorrência das classes de comportamentos nas diferentes condições de observação, fase POS operatória e fase de seguimento pós-operatório (SEG). A Tabela 2 mostra os valores totais de comportamentos registrados e as médias das ocorrências de comportamentos de cada categoria, calculadas para o GC e o GE em função do número de dias de observação. Foi feita uma comparação considerando-se os dados do GC como padrão, atribuindo-se a estes o valor de 100% para fins de análise da diferença relativa entre os valores médios de emissão de comportamentos dos pombos controles e experimentais. O objetivo foi verificar não apenas quanto o GE foi diferente do GC, mas também indicar o valor relativo dessa diferença. Os valores positivos das diferenças indicam que os pombos experimentais apresentaram uma diferença percentual à maior nas fase POS e SEG. Os valores negativos demonstram que os pombos experimentais apresentaram uma diferença percentual à menor, com diminuição na ocorrência de comportamentos. Os dados indicam que durante a fase POS os pombos operados apresentaram, de um modo geral, uma diminuição na ocorrência de comportamentos, considerando as categorias de Movimentos de Partes do Corpo, Alimentação, Interação, Cuidados com o Corpo, Manutenção, Exploração e Vocalização. Por outro lado, houve diferenças indicativas de aumento de 532% para a categoria Movimentos de Partes Isoladas do Corpo e 108,6% para Deslocamento no Espaço. Na fase SEG observam-se valores positivos nas diferenças percentuais de cinco categorias de comportamentos, indicando aumento na ocorrência de comportamentos:

durante o período de acompanhamento dos pombos. Esses dados indicam assim uma recuperação dos comportamentos referentes a Alimentação, Exploração e Vocalização no decorrer do tempo após a lesão.

-----  
 Incluir Tabela 2 aproximadamente aqui  
 -----

A Figura 13 apresenta histogramas da distribuição relativa do comportamento dos pombos experimentais, para as diferentes categorias, nas fases POS e SEG. Pela disposição dos valores positivos e negativos das diferenças percentuais observa-se graficamente a variação do comportamento dos pombos lesionados em relação aos pombos não lesionados.

-----  
 Incluir Figura 13 aproximadamente aqui  
 -----

A Figura 14 mostra a distribuição das médias dos números de registros de comportamentos para os pombos GC e GE, calculadas em relação ao número de dias de observação da fase POS e SEG. As mesmas tendências evidenciadas pela análise das diferenças relativas são indicadas pelos valores médios diários. Observa-se que no período imediatamente após a cirurgia, de um modo geral, os pombos experimentais apresentaram menores valores de ocorrência média da maior parte de categorias comportamentais, com exceção de Movimentos de Partes Isoladas do Corpo e Deslocamento. Na fase SEG a distribuição de comportamento do GE apresenta valores numa faixa de variação que se aproxima mais dos valores do GC, com exceção de Cuidados com o Corpo e Interação.

TABELA 2  
 NÚMERO TOTAL DE MÉDIAS DE COMPORTAMENTOS EM CADA CATEGORIA, CALCULADO EM RELAÇÃO AO TOTAL DE DIAS DE CERRIA-  
 ÇÕES, PARA OS GRUPOS CONTROLE E EXPERIMENTAL, AS DIFERENÇAS PERCENTUAIS ( $\Delta\%$ ) TEM COMO REFERÊNCIA A MÉDIA  
 DO GC

CATEGORIAS DE COMPORTAMENTO	NÚMERO DE REGISTROS DE COMPORTAMENTOS											
	GRUPO CONTROLE				GRUPO EXPERIMENTAL							
	T	$\bar{x}$	E.P.	(n=15)	T	$\bar{x}$	E.P.	$\Delta\%$	T	$\bar{x}$	E.P.	$\Delta\%$
Mov. Isol. Corpo	1552	25,9	3,9	7368	122,8	13,3	+374,1	2013	62,9	7,7	+142,9	
Mov. Part. Corpo	82	1,4	0,6	30	0,5	0,2	- 64,3	10	0,3	0,2	- 78,6	
Deslocamento	1594	26,6	2,6	3330	55,5	4,9	+108,6	1260	39,4	5,4	+ 48,1	
Alimentação	1057	17,6	2,9	147	2,5	1,0	- 85,8	607	18,9	5,3	+ 7,4	
Interação	710	11,8	2,2	0	0	0	-100,0	0	0	0	-100,0	
Cuidados	1592	26,5	4,3	114	1,9	0,5	- 92,8	73	2,3	0,9	- 91,3	
Manutenção	49	0,8	0,2	13	0,2	0,1	- 75,0	8	0,2	0,1	- 75,0	
Exploração	3261	54,4	4,6	1991	33,2	3,8	- 38,9	2423	75,7	4,2	+ 39,2	
Vocalização	213	3,6	0,8	0	0	0	-100,0	38	4,3	1,4	+ 19,4	

FIGURA 13

Valores médios ( $\pm$  erro padrão) de ocorrências comportamentais registrados em cada categoria comportamental durante as sessões de observação para os sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG..

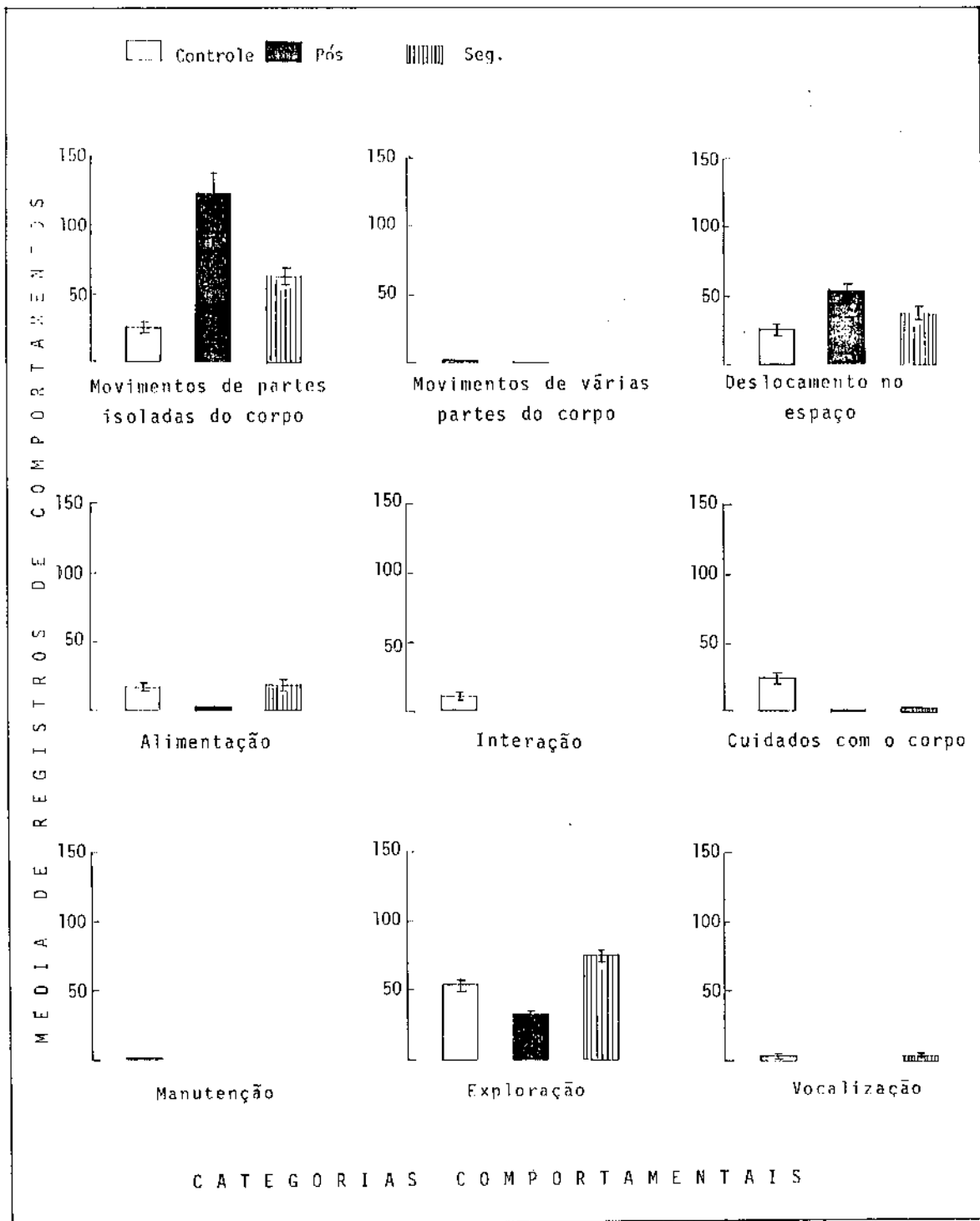


FIGURA 14

Percentagem de variação média das categorias comportamentais nos sujeitos do grupo controle e do grupo experimental nas fases POS e SEG..

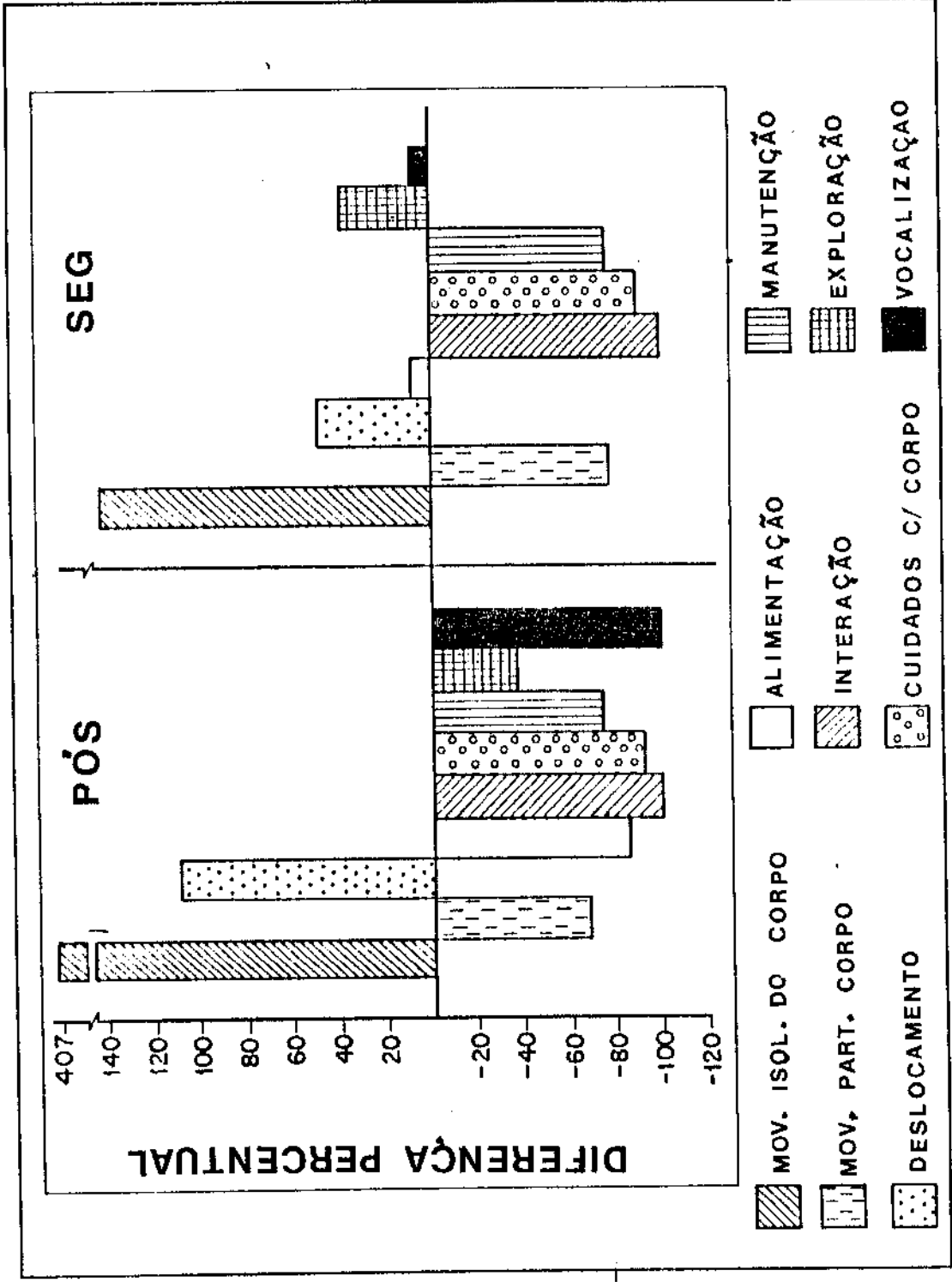
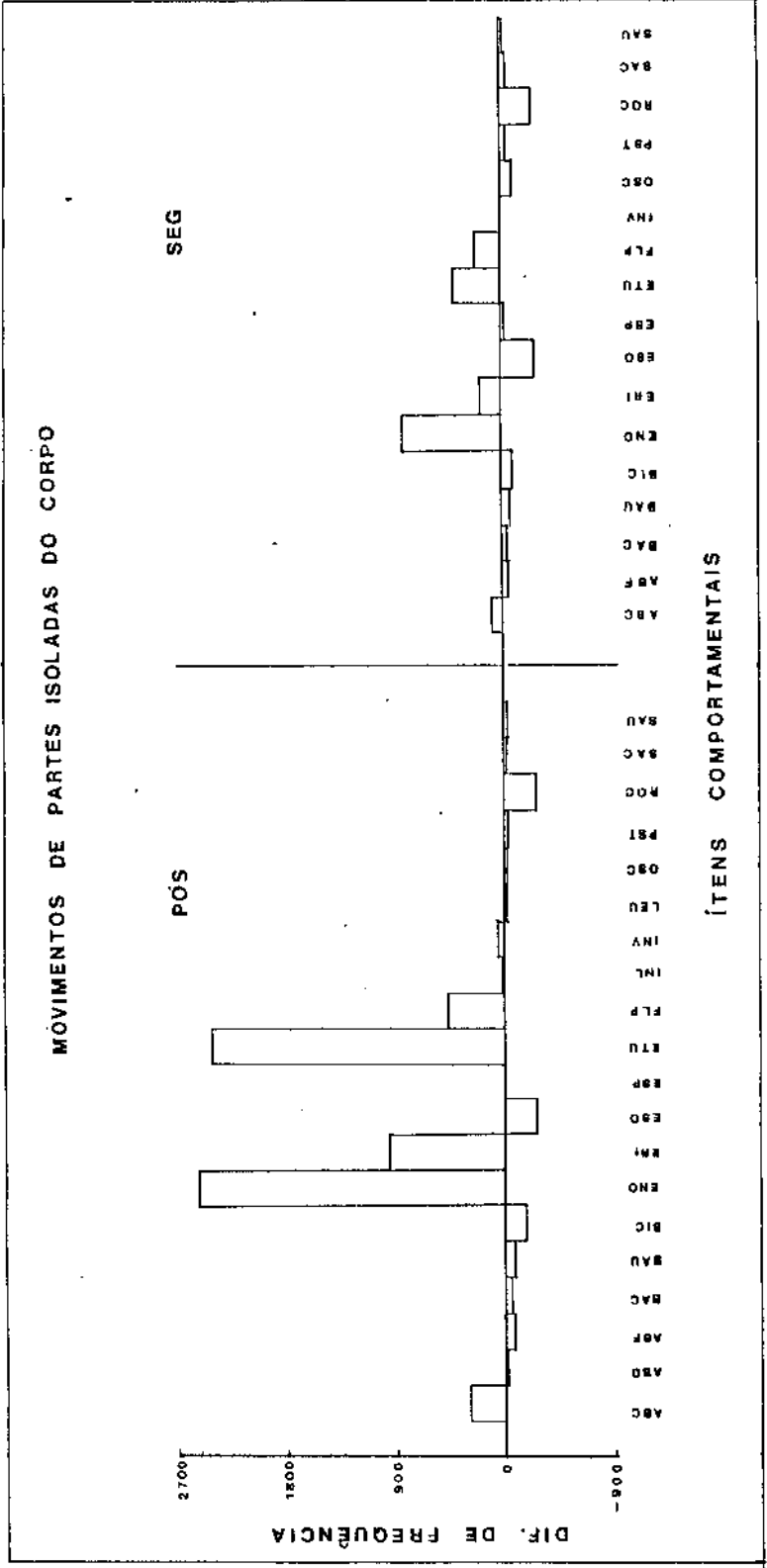




FIGURA 19

Diferença de frequência (E-C) entre os sujeitos do Grupo Controle e do Grupo Experimental, nas fases POS e SEG., de itens comportamentais componentes da categoria MOVIMENTOS DE PARTES ISOLADAS DO CORPO.



A Figura 15 mostra a distribuição diferencial dos itens comportamentais que compõem a categoria Movimentos de Partes Isoladas do Corpo nas fases POS e SEG. Os dados para o registro no histograma foram obtidos pela diferença entre o grupo controle (E-C). A análise das diferenças de frequência mostra na fase POS ocorrência elevada de itens com longa duração, tais como: ENO, ERI, ETU e FLP, enquanto que na fase SEG tais itens comportamentais aparecem com uma frequência menor.

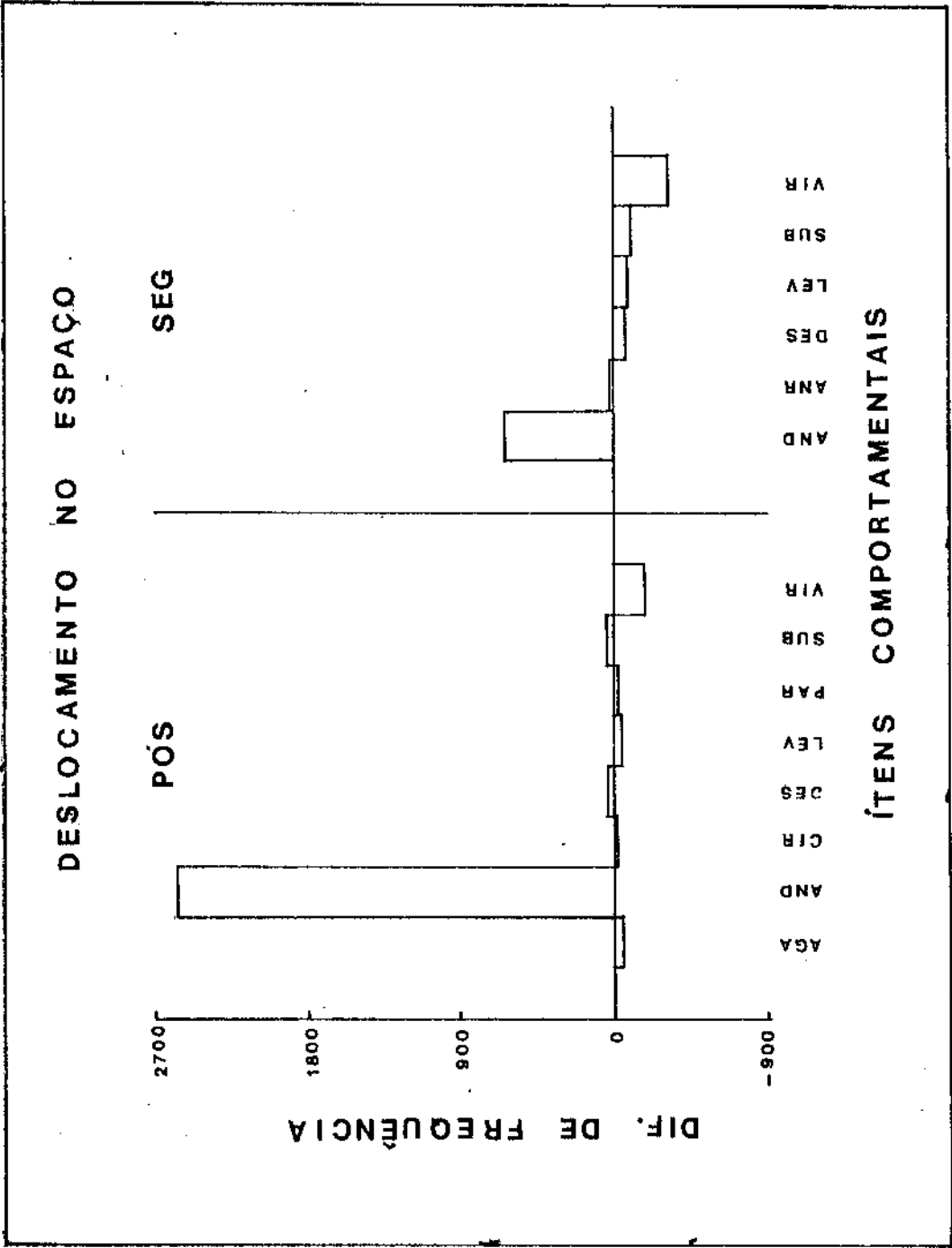
Verificamos pela Figura 16 a distribuição de frequência dos itens comportamentais da categoria Deslocamento no Espaço. A diferença (E-C) de frequência dos itens componentes desta categoria mostra uma ocorrência comparativamente muito alta do item Andar, na fase POS, em relação aos outros itens registrados. Já na fase SEG observa-se uma diminuição na ocorrência desse comportamento, bem como de outros itens componentes da categoria.

-----  
 Incluir Figura 16 aproximadamente aqui  
 -----

As Figuras 17 e 18 representam esquematicamente as lesões observadas macroscopicamente nos cérebros dos pombos experimentais. As extensões das lesões foram consideradas representativas para todos os pombos. Na Figura 17 observa-se, em A, o esquema de um cérebro de pombo com tecidos laterais remanescentes, mostrando-se a porção anterior (B) e a porção posterior (C) do telencéfalo, onde foram identificadas as mais extensas destruições do tecido. A Figura 18 mostra esquemas de cortes frontais do cérebro normal de pombos (A), construídos a partir do atlas estereotáxico de Karten e Hodon

FIGURA 16

Diferença de frequência (E-C) entre os sujeitos do Grupo Controle e do Grupo Experimental nas fases POS e SEG., de itens comportamentais componentes da categoria DESLOCAMENTO NO ESPAÇO.

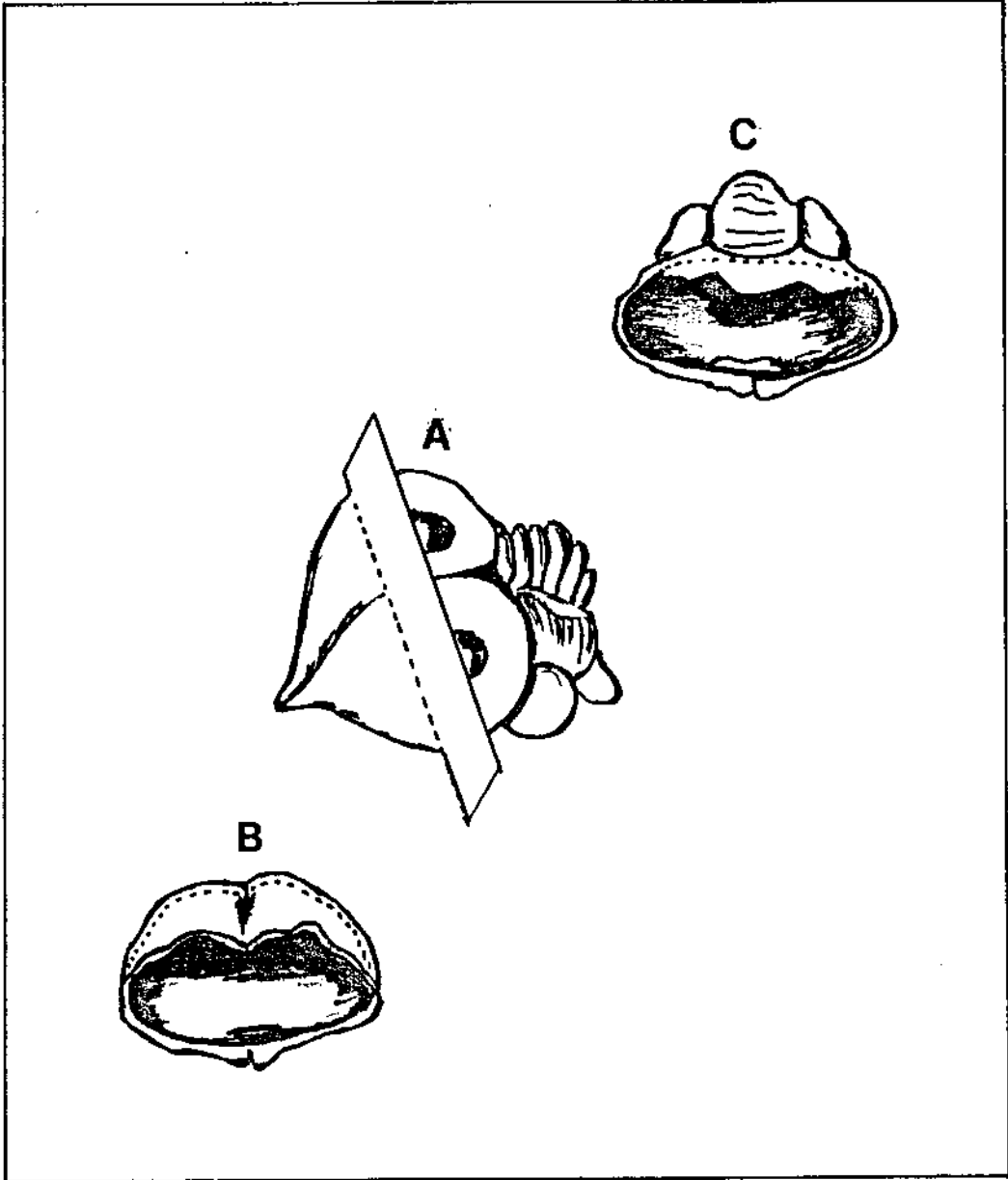


(1967). As áreas escurecidas em (B) representam as extensões da lesão telencefálica.

-----  
Incluir Figuras 17 e 18 aproximadamente aqui  
-----

FIGURA 17

ESQUEMA do cérebro de pombo mediante uma secção pelo plano frontal, mostrando a profundidade da lesão na porção anterior (B) na porção posterior (C) do telencéfalo.



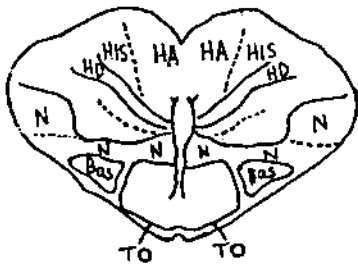


## FIGURA 18

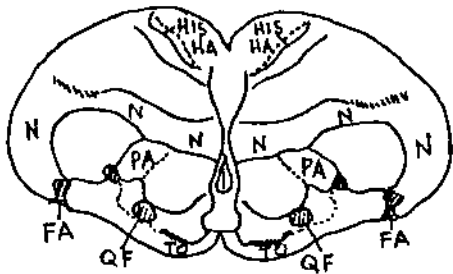
Corte frontal do cérebro do pombo indicando as estruturas neurais que sofreram ablação mediante a cirurgia de lesão. As áreas escurecidas representam a extensão da lesão. As diferentes estruturas celulares são denominadas: Bas: núcleo basal; FA: trato fronto arquiestriatal; HA: hiperestriado acessório; AD: hiperestriado dorsal; HIS: hiperestriado intercalado superior; N: neostriado; OM: trato occipitomesencefálico; PA: paleostriado augmentatum; PP: paleostriado primitivo; QF: trato quinto-frontal; TO: tubérculo olfatório.



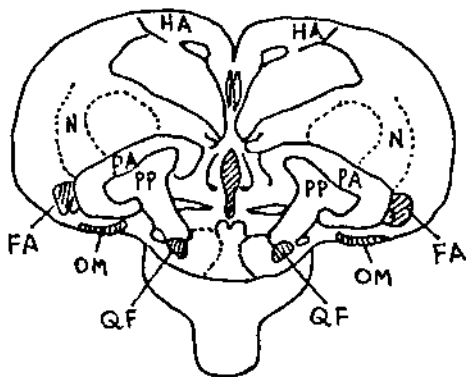
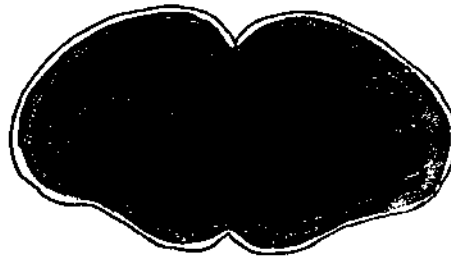
A14.50



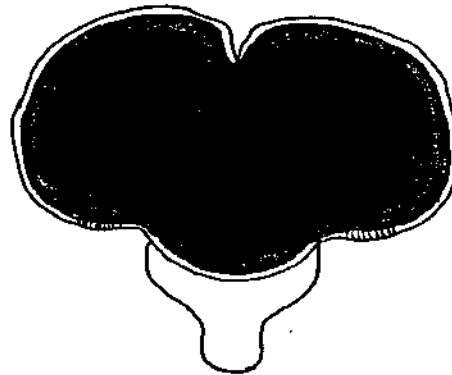
A12.25



A 9.75



A 8.00



## DISCUSSÃO

Os dados do presente estudo indicam que, quando comparados com pombos normais, os pombos que sofreram lesões em estruturas telencefálicas apresentaram alterações no repertório comportamental. Essas alterações caracterizaram-se, no período PDB-cirúrgico, pela diminuição na ocorrência de comportamentos com diferentes características funcionais tais como Alimentação, Interação, Cuidados com o Corpo, Manutenção, Exploração e Vocalização, ao mesmo tempo em que houve um aumento acentuado das reações de Movimentos de Partes Isoladas do Corpo e de Deslocamento Espacial. Contudo, verificou-se que, durante o período de Seguimento, comportamentos como os de Alimentação, Exploração e Vocalização apresentaram uma recuperação na frequência de ocorrência, indicando um caráter transitório das mudanças observadas logo após a cirurgia. Esse tipo de dado parece sugerir que os danos causados pela ablação do telencéfalo se traduziriam numa diminuição de comportamentos e, assim, fundamentar uma interpretação de que os sistemas telencefálicos atuariam nos mecanismos de organização do repertório comportamental do pombo. Ao mesmo tempo, o caráter transitório de algumas dessas mudanças parece indicar a importância da atuação de outros sistemas neurais, que não os telencefálicos, na organização

dessas funções comportamentais. Neste sentido, esses dados estão diretamente relacionados com o fenômeno de recuperação de função, caracterizado, como afirma Le Vere (1980), pelo fato dos efeitos iniciais das lesões cerebrais serem muito mais drásticos do que aqueles observados a longo prazo.

Os relatos de recuperação do comportamento após ablação massiva do telencéfalo e os dados do presente estudo são importantes no sentido de estimular e fundamentar a discussão da plasticidade do sistema nervoso, permitindo supor que essa recuperação poderia ser atribuída a uma nova organização funcional do S.N.C.. Neste sentido é interessante lembrar que, de acordo com Cotman & Nieto-Sampiedro (1982), estímulos naturais, isto é, causados por mudanças ambientais e atividades fisiológicas do organismo, ou cirúrgicos (lesões) são capazes de induzir adaptações estruturais e funcionais do sistema nervoso, tais como alterações nas conexões já existentes, bem como substituição ou renovação de sinapses. Ainda permanecem como fatos a serem investigados os modos pelos quais essas mudanças podem ocorrer e, se as mesmas respondem pela recuperação de alguns tipos de comportamentos.

Do ponto de vista das indagações essenciais acerca da função neural, muitas são as hipóteses sobre o desaparecimento ou diminuição de comportamentos após a ablação maciça do telencéfalo em pombos. Mas como explicaríamos o reaparecimento de comportamentos no decorrer do tempo pós-lesão? Uma primeira colocação a ser feita seria sobre a função do telencéfalo na organização e controle desses comportamentos. Neste sentido, poderia ser suposto que as estruturas telencefálicas serviriam apenas para modular esses comportamentos.

cujo controle dependeria diretamente de estruturas subtelencefálicas, que permaneceriam intactas nesse tipo de lesão. Nos últimos dez anos, as pesquisas sobre a recuperação das funções cerebrais tem proporcionado um grande número de evidências que assinalam perspectivas de extraordinária plasticidade do SNC e capacidade de reabilitação. Várias tem sido as possibilidades de explicação dessas capacidades do sistema nervoso. De acordo com Finger & Stein (1981), existem evidências experimentais da presença de sinapses latentes no sistema nervoso de organismos adultos, as quais estariam sofrendo inibições de vias principais funcionalmente ativas. Em casos de traumatismos ou lesões experimentais essas vias inibitórias seriam removidas de modo que, em curto intervalo de tempo após a lesão, as sinapses tornar-se-iam funcionais e compensariam a função comportamental. No mesmo sentido, observações mais recentes (Cotman & Nieto-Sampiedro, 1982; Rosenzweig & Leiman, 1982) apontam a plasticidade morfológica como tendo um papel fundamental na recuperação funcional após lesões. Os processos de sinaptogênese proporcionariam um rearranjo morfo-funcional permitindo novas conexões funcionais entre os sistemas neurais. De acordo com Kolb & Winshaw (1989), os estudos sobre recuperação de função podem ser divididos entre aqueles que analisam mudanças morfológicas, denominados de estudo de plasticidade, e aqueles que analisam mudanças comportamentais, denominados de estudos de recuperação. Ambos os tipos de estudos tem fundamentado a proposta de que a recuperação de função é mediada por plasticidade cerebral. Contudo, esses autores enfatizam que poucos experimentos estudaram simultaneamente mudanças comportamentais e morfológicas nos mesmos

animais.

Quando considerado sob a perspectiva geral desses trabalhos que avaliam e discutem a plasticidade neural, o presente estudo, embora tenha utilizado um procedimento bastante simples, reveste-se de um interesse especial na medida em que permitiu observar a recuperação comportamental em pombos destelencefalados. A análise realizada utilizou uma metodologia de observação direta do comportamento já descrita por outros autores como Altmann (1962; 1965); Bobbit et al. (1964; 1966; 1969) para estudos de interação de primatas, e por outros investigadores como Norton (1970), Busch & Barfield (1974), Sabbatini (1977), e Garcia-Cairasco & Sabbatini (1989), para a investigação das bases neurais do comportamento. Dados os problemas decorrentes da necessidade de uma definição uniforme do que constitui recuperação comportamental e de critérios que permitam descrever adequadamente essa recuperação, torna-se fundamental a utilização de uma análise comportamental cuidadosa que garanta a identificação precisa dos comportamentos dos sujeitos controles e experimentais e as suas possíveis semelhanças. Assim, o comportamento dos pombos foi observado, descrito e agrupado em categorias funcionais previamente definidas e validadas, de modo a permitir um registro objetivo das unidades no fluxo comportamental. O fato de se analisar categorias comportamentais foi de grande interesse pela possibilidade de se levar em consideração não apenas os aspectos topográficos, mas também os aspectos funcionais dos comportamentos.

Os dados comportamentais obtidos, quando analisados no âmbito da recuperação funcional do sistema nervoso, adquirem também

um outro valor na medida em que sugerem questões para investigações posteriores. Por exemplo, poderia ser feita uma avaliação dos efeitos da lesão em funções sensoriais como visão, audição, olfação e gustação. Contudo, a possibilidade de uma análise mais precisa dos processos de plasticidade neural no pombo destelencefalado depende de estudos neuroanatômicos que permitissem, em comparação com o cérebro de pombos normais, identificar as características morfo-funcionais dos diferentes sistemas telencefálicos e subtelencefálicos.

Além das discussões no âmbito da recuperação de função e plasticidade cerebral, a análise dos dados comportamentais de cada um dos pombos com lesão, entre aqueles que completaram integralmente as fases de observação, e a comparação com aqueles que não sofreram algum tipo de lesão, oferecem uma fundamentação adicional de evidências ( ou mesmo inferências ) quanto aos efeitos das lesões telencefálicas no comportamento de pombos e, conseqüentemente, das funções dos sistemas telencefálicos e subtelencefálicos no controle do comportamento.

Resultados relatados por vários pesquisadores ( Rogers, 1922; Tuge & Shima, 1959; Zeigler, 1963 ) indicam que em pombos com lesões telencefálicas localizadas ocorre uma diminuição na atividade geral, inclusive na atividade locomotora. Dessa forma, poderia chamar a atenção o fato de que, no presente estudo, os dados indicam um aumento na ocorrência de Movimentos de Partes Isoladas do Corpo e de Deslocamento em pombos destelencefalados, quando comparados aos controles. Mediante os dados citados, poder-se-ia esperar também uma diminuição nos itens comportamentais dessas duas categorias.

Contudo, esse aumento em movimentos isolados pode parecer funcional e interessante quando se nota que os itens componentes dessa categoria constituem, na realidade, elementos componentes de padrões comportamentais classificados nas demais categorias. Assim, por exemplo, limpar apresenta toda uma sequência de movimentos isolados como estender o pescoço, semi-rotar a cabeça, inclinar ventralmente a cabeça, aproximar o bico da superfície do corpo e encostar o bico em algum ponto do corpo. Da mesma forma, andar exige deslocamento dos membros inferiores, flexão e extensão das pernas e dos dedos do pé, e balançar alternado do pescoço e cabeça. Considerando essa organização dos padrões de comportamento, seria possível supor que o aumento de movimentos isolados em pombos submetidos à cirurgia de lesão indicasse, na realidade, o aumento na ocorrência de fragmentos de comportamentos complexos. Tal raciocínio é baseado também em análises apreciativas das observações, segundo as quais os pombos pareciam apresentar alterações indicativas de maior lentidão e dificuldade na emissão de padrões de comportamentos. Tais apreciações e avaliações só poderiam ser confirmadas por meio de uma análise quantitativa de associação de itens comportamentais, que não foi realizada neste trabalho. Porém pela análise específica dos itens comportamentais que constam dessa categoria verificou-se uma predominância de itens de longa duração, fato que poderia ser indicativo de uma diminuição da atividade global dos pombos imediatamente após a lesão. Na fase SEG a ocorrência desses itens aparece diminuída, sugerindo a recuperação dos índices de atividade geral.

Na análise da frequência dos itens componentes da



categoria Deslocamento no Espaço verifica-se uma ocorrência elevada de andar, comparativamente aos outros itens componentes dessa classe. Deve-se ressaltar que esses dados estão de acordo com as observações do estudo de Souza (1986), segundo as quais, em situação de condicionamento operante, os pombos destelencefalados, e com um período de recuperação longo, apresentavam um aumento da atividade geral, inclusive locomoção. Como esses dados contrastam, como já foi apontado, com dados de outros estudos, em que foram usadas lesões localizadas, é interessante colocar algumas outras considerações.

Zeigler (1963) observou que a ablação do tecido hiperestriat em pombos é seguida por um período de diminuição da atividade locomotora. Da mesma maneira, outros estudos indicam que pequenas lesões em áreas basais do telencéfalo produzem significativa diminuição na atividade locomotora do pombo, não obstante o mesmo exibir postura e movimentos necessários para o desempenho de tais comportamentos (Ruskin & Goodman, 1971). Tais dados sugerem que em toda a região telencefálica existem sistemas e vias relacionadas com a locomoção, com fibras prosencefálicas de passagem ou de chegada que relacionam áreas prosencefálicas dorsais e ventrais. A destruição de tais fibras, que pode ter ocorrido em nosso experimento, resultaria numa desorganização funcional dos circuitos neurais entre essas áreas.

Entretanto, o que parece mais plausível é que o complexo paleostriatal (comparado funcionalmente aos gânglios da base, em mamíferos) estaria diretamente envolvido na modulação da atividade locomotora, ao receber projeções do núcleo tegmentar pedúnculo-pontino, o qual desempenharia papel semelhante ao da

substância nigra dos mamíferos (Brauth, Ferguson & Kitt, 1977). Ainda segundo esses autores, como as projeções do núcleo tegmentar pedúnculo-pontino ao complexo paleostriatal constituem-se em grande maioria de neurônios dopaminérgicos, estes teriam uma função inibitória no mecanismo da emissão dos comportamentos de locomoção. Como o aumento da atividade locomotora pós-operatória observada em nosso estudo se deve principalmente aos pombos # 9 e # 13, que apresentaram um andar contínuo e em círculo, sempre no sentido horário, parece adequado sugerir que a ablação massiva do telencéfalo tenha destruído as vias do complexo paleostriatal com funções moduladoras da locomoção. Essa sugestão está de acordo com os dados obtidos por Rieke (1979) que observou comportamentos de girar contínuo, em pombos, após lesão de áreas paleostriatais por meio de micro injeções de ácido kaínico. Deve ser notado ainda que, segundo Timo-Iaria (1985), existe um sistema que engloba a área tegmentar-ventral do mesencéfalo e o núcleo accumbens, cuja ativação causa locomoção, mas que é inibido pela substância nigra. Em ratos, quando se aplica picrotoxina na substância nigra, o que bloqueia a liberação de GABA, ocorre locomoção estereotipada em círculos. Ao mesmo tempo, pesquisas que analisam os efeitos comportamentais da dopamina indicam ações dos neurônios dopaminérgicos na atividade locomotora (Beninger, 1983). A atividade locomotora é reduzida por meio de drogas bloqueadoras dos receptores de dopamina (Anden et alii, 1970), lesões eletrolíticas do sistema dopaminérgico ascendente (Carlsson, Lindquist, Magnusson & Waldeck, 1958), ou ainda por drogas tais como a reserpina ou -metil-p-tirosina, que depletam catecolaminas (Ungersted, 1970). Por outro lado, drogas

que aumentam a transmissão dopaminérgica, tais como a D-anfetamina, apomorfina, cocaína, L-Dopa, podem, de conformidade com a dose, aumentar a atividade locomotora (Fray et alii, 1980) ou produzir estereotipia (Lyon & Robbins, 1975).

Muitos pesquisadores têm-se preocupado com uma possível contribuição isolada de núcleos ou áreas terminais dopaminérgicas na atividade locomotora. Uma de suas sugestões é que as vias dopaminérgicas nigroestriatais estariam envolvidas na locomoção. Lesões extensas na substância nigra por 6-hidroxi-dopamina (6-OHDA) produzem depleção extensa (90%) da dopamina estriatal, resultando em severa hipocinesia (Marshall, Richardson and Teitelbaum, 1974). Como nesse estudo as lesões foram massivas, podem ter afetado também as vias dopaminérgicas não estriatais. De maneira semelhante, observa-se que pacientes parkinsonianos mostram que os mesmos sofrem uma degeneração dos neurônios dopaminérgicos nigroestriatais, corroborando a implicação desse sistema na função locomotora. Entretanto, tais dados não podem ser conclusivos, pois já se constatou déficit post-mortem de dopamina não estriatal em tecido neural de parkinsonianos (Farley, Price and Hornykiewicz, 1977). Outras vias também parecem estar implicadas na atividade locomotora, mas ainda são contraditórias, como é o caso da via dopaminérgica mesolímbica-cortical.

Lesões bilaterais por 6-OHDA na área ventro-tegmental - que é origem dessa via, têm ocasionado diferentes registros comportamentais, pois ora não causam mudanças (FINK & SMITH, 1980), ora diminuem (Koob, Stinus and Le Moal, 1981) ou ora provocam aumento na locomoção (Le Moal, Galey and Cardo, 1975). Uma

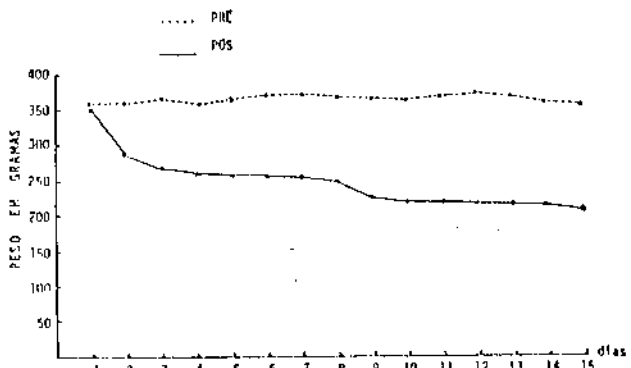
possível explicação para essas discrepâncias seria a de que, em alguns estudos, apenas parte dos neurônios dopaminérgicos da área ventro- tegmental são danificados. Esta interpretação é sustentada por verificações de que lesões extensas nessa área produzem hipoatividade, enquanto que lesões pequenas produzem hiperatividade. Por outro lado, os dados conflitivos poderiam ser explicados pelo fato de nem todas as projeções dopaminérgicas originadas na área ventro- tegmental estarem envolvidas no controle da locomoção (Beninger, 1983 ). Enquanto lesões de regiões terminais límbicas ( Iversen & Koob, 1977), núcleo accumbens e tubérculo olfatório ( Koob, Riley, Smith & Robbins, 1978 ) resultam em diminuição de atividade locomotora, lesões semelhantes na área terminal córtico- frontal produzem hiperatividade (Carter & Pycock, 1980 ). Em suma, todos esses estudos indicam que, em se tratando de lesões extensas, torna-se muito difícil encontrar uma explicação definitiva para o aumento de locomoção estereotipada observada para os pombos # 9 e # 13.

Merece também atenção neste trabalho a desorganização do comportamento alimentar nos pombos operados. Imediatamente após a cirurgia observou-se uma ausência de comportamento alimentar espontâneo, embora mantivessem reações de deglutição, observadas quando os pombos recebiam água e alimento diretamente na cavidade oral. Como consequência dessa afagia temporária ocorreu uma perda gradativa de peso (ver Figura 19). Desde os clássicos estudos de Flourens (1824), já se tem informações de que a remoção dos hemisférios cerebrais causa o desaparecimento do comportamento alimentar no pombo. Entretanto, já no trabalho de Rogers (1922),

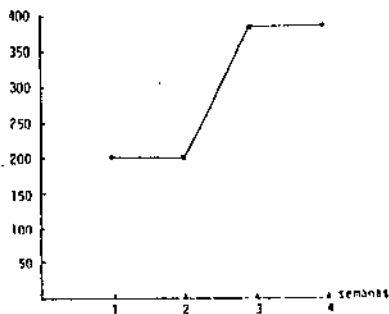
FIGURA 19

Curvas de peso dos pombos no grupo controle e no grupo experimental.

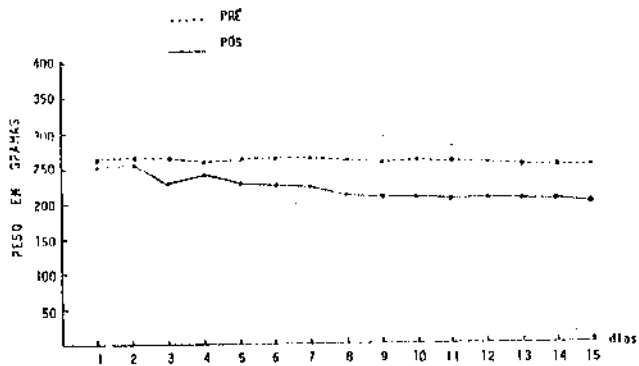
POMBO 9



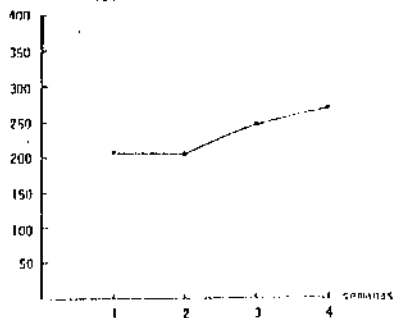
SEG



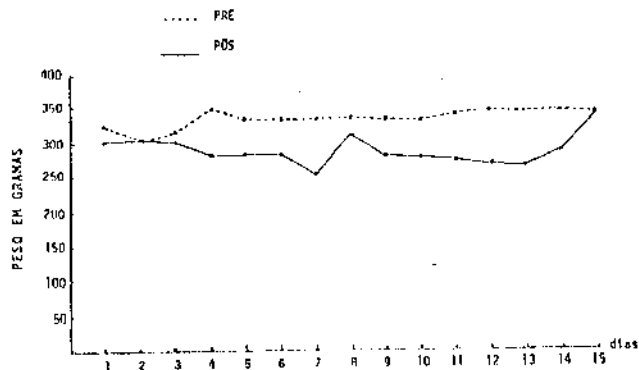
POMBO 13



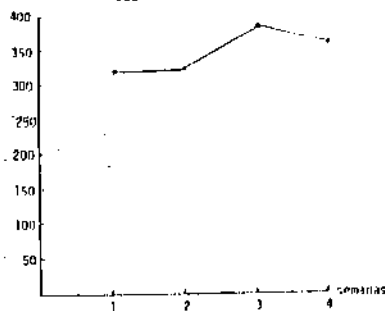
SEG



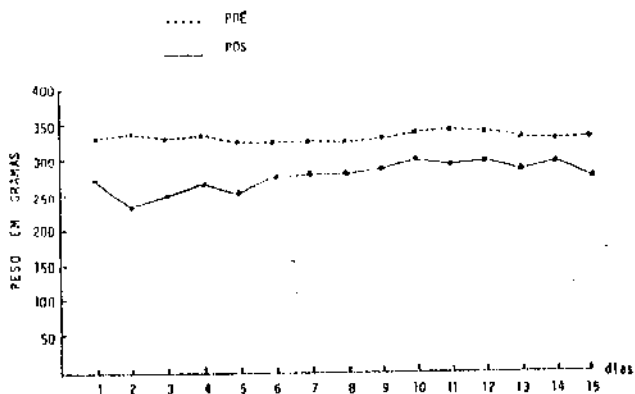
POMBO 14



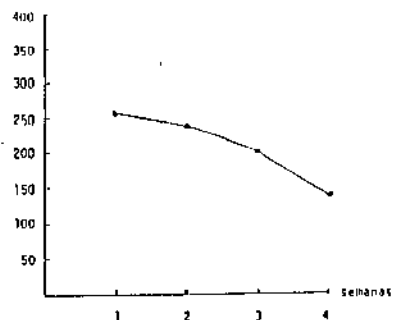
SEG



POMBO 24



SEG



foi relatada a observação de uma afagia transitória após a ablação da região basal do telencéfalo de aves. Investigadores como Phillips ( 1964 ) e Harwood & Vowles ( 1966 ), sugeriram que as regiões basais do prosencéfalo estariam envolvidas no controle neural do comportamento alimentar do pombo. Estudos anatômicos, realizados por Zeigler, Green & Karten ( 1969 ), identificaram uma rede de estruturas e vias envolvidas no controle neural da alimentação. De acordo com esses autores, haveria a ação de um circuito neural no controle da alimentação, envolvendo o núcleo sensorial do trigêmeo, o trato quinto-frontal, o núcleo basalis, o trato fronto-arquiestriatal e o núcleo dorso-lateral do arquiestriado. Ainda segundo Zeigler (1976), lesões no trato quinto-frontal provocam alterações sensoriais no processo de mandibulação, incapacitando as aves de reterem o grão no bico. Ao mesmo tempo, o autor relata interferências com o controle motor no comportamento alimentar quando ocorrem lesões no trato occipito-mesencefálico. Outra sugestão de Zeigler é de que a afagia em pombos poderia ser a consequência, ou da interrupção do circuito neural que se estende do núcleo sensorial do trigêmeo ao núcleo basalis do prosencéfalo via o trato quinto-frontal, ou da transecção de aferentes trigeminais do bico, provocando exclusivamente deficits sensoriais. Desta maneira, parte significativa do deficit alimentar poderia ser decorrente da interrupção da alça sensório-motora, da qual tal comportamento depende. Assim sendo, o pombo com lesão telencefálica teria o componente eferente motor prejudicado, inclusive indiretamente, pela ruptura da projeção sensorial, o que em parte responderia pelo comportamento alimentar deteriorado (ver MacPhail, 1982).

Uma estrutura neural classicamente relacionada com o controle do comportamento alimentar é o hipotálamo. Trabalhando com pombos, os pesquisadores Åkerman, Andersson, Fabricius e Svensson ( 1960 ) fizeram estimulação elétrica em núcleos restritos do hipotálamo e verificaram que também em aves as estruturas laterais relacionam-se com a procura de alimento, enquanto que as porções ventro-mediais participam em reações de saciedade. Comparando os dados destes investigadores com aqueles obtidos por Rogers ( 1922 ), a ablação da região basal do telencéfalo de aves poderia ter danificado áreas hipotalâmicas, o que provocaria a afagia transitória verificada. Esse tipo de cirurgia tem sido relacionada por vários autores com a ausência de comportamento alimentar ( Brunelli et alii, 1972; Thauer & Peters, 1938; Tuge & Yueh, 1962 ), embora os reflexos de deglutição continuem íntegros quando o alimento é colocado na cavidade oral.

Um outro dado verificado neste trabalho é o que se refere ao desaparecimento, após a lesão maciça do telencéfalo, dos comportamentos de interação. Fisiologicamente, sabe-se que a organização neural de comportamentos sociais complexos envolve uma integração de muitas influências motoras e sensoriais a qual possivelmente é organizada a nível telencefálico. É interessante lembrar aqui os dados de Rogers ( 1922 ) que observou, em pombos, uma série de comportamentos que integravam seqüências complexas de padrões sociais. Segundo esse autor, os pombos decorticados eram capazes de executar essas seqüências, enquanto que aqueles com o estriado destruído não o eram.

Outro fato interessante é o desaparecimento transitório



da vocalização. De acordo com os estudos de Phillips & Peek ( 1976 ), a organização e o controle da vocalização em aves estaria sob o comando externo de músculos sobre o órgão fonador, ou seja, a siringe. Por seu turno, o controle neural dos músculos da siringe estaria na dependência de uma parte do núcleo do hipoglosso, que receberia projeções de outros núcleos telencefálicos. A sugestão de que lesões amplas do telencéfalo interromperiam essas vias envolvidas no controle de vocalização em aves encontra apoio em dados de Bottjer, Miesner & Arnold ( 1984 ). Esses autores investigaram aprendizagem de vocalização em pássaros e identificaram o núcleo magnocelular do neostriado anterior, o qual apresenta conexões com outros núcleos telencefálicos e controla a produção de sons. A lesão desse núcleo em pássaros jovens causaria déficits permanentes na aprendizagem de vocalização. A recuperação de vocalização em pombos adultos destelencefalados, como mostrado no presente trabalho, parece, em comparação com esses dados, lançar questões interessantes quanto ao papel de estruturas subtelencefálicas no controle da produção de sons.

Considerando-se, os dados do presente estudo e todas as implicações discutidas, pode-se, ainda, levantar alguns pontos de interesse para uma análise do comportamento. Seria interessante, neste sentido, a identificação e a elucidação do papel de um maior número de parâmetros na determinação dos comportamentos, como por exemplo idade dos sujeitos, identificação mais precisa das diferenças sexuais, variações sazonais e ciclos biológicos circanuais. Embora as amostras de comportamento dos sujeitos tenham sido distribuídas em diferentes horários do período de luz, pode-se

dizer que seria extremamente interessante a análise de dados comportamentais que permitissem identificar a organização circadiana do comportamento em animais destelencefalados. Para isso seriam necessários registros em um maior número de horários ou, melhor ainda, registros do fluxo comportamental em ciclos de 24 horas, o que seria possível com gravações em vídeo.

Finalmente, pode-se dizer que este trabalho se caracteriza por mostrar, por meio da observação sistemática e direta do comportamento, mudanças no repertório comportamental de pombos submetidos a cirurgia de ablação massiva do telencéfalo. O mesmo se reveste de importância ao correlacionar os efeitos de lesões telencefálicas amplas à organização do repertório específico da espécie, tendo em vista que a grande maioria dos trabalhos que correlacionam essas duas variáveis no estudo do comportamento tem-se utilizado de lesões restritas e localizadas em estruturas específicas.

## RESUMO

O presente trabalho teve por objetivo investigar os efeitos que as lesões telencefálicas extensas teriam sobre o repertório comportamental de pombos (*Columba livia*) em cativeiro.

Foram utilizadas, nos experimentos, vinte pombos adultos mantidos em gaiolas individuais, com água e alimentação à vontade, num ciclo claro-escuro de 14:10, respectivamente. Devido à dificuldade de sobrevivência dos pombos com lesão, foram analisados os dados de apenas oito sujeitos, quatro pertencentes ao grupo experimental (pombos submetidos à ablação cirúrgica do telencéfalo) e quatro pertencentes ao grupo controle (pombos que não sofreram lesão neural). Os comportamentos dos sujeitos do grupo controle foram observados e registrados mediante observações de cinco minutos durante quinze dias consecutivos, com três sessões diárias, nos horários de 7:30 h., 12:30 h. e 17:30 h., e de acordo com o catálogo de itens comportamentais previamente elaborado. Os pombos do grupo experimental foram observados em duas fases: (a) fase de observação pós-operatória (POS), com observações diárias durante quinze dias consecutivos, nos horários de 7:30 h., 12:30 h. e

17:30 h., iniciada no dia imediatamente posterior à cirurgia; e (b) fase de observação durante o seguimento pós-operatório (SEG), que constou de observações em dois dias por semana, durante quatro semanas, nos mesmos horários anteriormente estipulados. Os resultados obtidos permitiram verificar, em geral, uma diminuição na frequência das ocorrências comportamentais em pombos destelencefalados, logo após a cirurgia de lesão, com exceção de comportamentos de Deslocamento e de Movimentos de Partes Isoladas do Corpo. Na fase de seguimento foi observado aumento na ocorrência de comportamentos das categorias Alimentação, Exploração e Vocalização. Esses dados são interpretados como indicativos de tendência de recuperação e reorganização desses comportamentos em função do tempo após a destelencefalação.

## ABSTRACT

This work intended to analyze the effects of massive telencephalic lesion on the behavioral repertory of captive pigeons (*Columba livia*). Twenty adult pigeons were used in the experiment. They were kept in individual cages with a light-dark cycle of 14 and 10 hours, respectively, and with free acces to water and food. It was analysed the performance of eight pigeons, distributed in two groups: the control and the experimental group were analysed. In the experimental group the subjects have been submitted to a surgical ablation of the telencephalon and in the control group the birds had intact telencephalon. The behavior was observed and recorded according to previously defined behavioral items in 5 min. observation sessions, during fifteen days at 7:30 a.m., 12:30 and 5:30 p.m.. The experimental pigeons were observed in two phases: (a) Post-surgery phase (POS): included three daily observation session during fifteen days at 7:30 a.m., 12:30 and 5:30 p.m. since the surgery was made; and (b) Post-surgery follow-up (SEG): included the same schedule for observation sessions twice a week, during four weeks after post-surgery phase. The comparative analysis of the occurrence of behavioral classes, both for the control and the experimental group, showed, in general, a decrease

in the frequency of behavioral classes in the lesioned pigeons immediately after the ablation surgery, except for Locomotion and Restrict Body Movements classes. In the Follow-up phase it was observed increases for Feeding, Exploration and Vocalization. These data indicate that although the behavioral repertory of the pigeons was severely affected after the telencephalic lesions it was observed a tendency to the reorganization and recovery of their behavior to the levels presented by the control group. These data are interpreted as suggestive of long term behavioral recovery after telencephalic lesions in the pigeon.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ADAMO, N.J. & BENNETT, T.L. Jr.(1967). The effect of hyperstriatal lesions on head orientation to a sound stimulus in chickens. *Experimental neurology*, 19: 166-175.
- AKERMAN, B., ANDERSON, B., FABRICIUS, E. & SVENSON, L.(1960). Observations on central regulation of body temperature and of food and water intake in the pigeon (*Columba livia*). *Acta Physiol. Scand.*, 50: 323-336.
- AKERMAN, B., FABRICIUS, E., LARSSON, B. & STEEN, L. (1962). Observations on pigeons with prethalamic radiolesions in the nervous pathways from the telencephalon. *Acta Physiol. Scand.*, 56 : 286-298.
- ALTMANN, S. A. (1962) Sociobiology of Rhesus Monkeys. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 102 : 338.
- ALTMANN, S. A. (1965) Sociobiology of Rhesus Monkeys II. Stochastics of social communication. *J. Theoret. Biol.*, 8:

490-552.

ANAND, B. K. & DUA, S. (1955). Feeding responses induced by electrical stimulation of the hypothalamus in the cat. *Indian J. Med. Res.*, 43: 113.

ANDEN, N.E., BUTCHER, S.G., CORRADI, H., FUXE, K. & UNGERSTEDT, U. (1970). Receptor activity and turnover of dopamine and noradrenaline after neuroleptics. *Eur. J. Pharm.*, 11: 303-314.

ARIENS-KAPPERS, C. U. (1947). *Anatomie du Systeme Nerveux*. Paris: Erven Bohn Haarlem - Masson & Co.

ARIENS-KAPPERS, C. U.; HUBERS, G.C. & CROSBY, E.C. (1967). *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including Man*. New York: Hafner Publishing Co..

BAERENDS, G.P. (1956). Aufbau des tierischen Verhaltens. *Handbuch der Zoologie*, 3: 1-32. Apud in Thorpe W.H. & Zangwill, O.L. (1961) (ed.). *Current problems in animal behaviour*. Cambridge: University Press.

BEACH, F. A. (1965). The descent of instinct. In Thomas E. McGill (Ed.): *Animal Behavior*. New York:

BENINGER, R. J. (1983). The role of dopamine in locomotor activity



and learning. *Brain Res. Rev.*, 6: 173- 176.

BENOWITZ, L. & LEE-TENG, E. (1973). Contrasting effects of three forebrain ablations on discrimination learning and reversal in chicks. *J. Comp. Physiol. Psych.*, 84: 391-397.

BENOWITZ, L. (1980). Functional organization of the avian telencephalon. In Ebelsson, S. O. E. (Ed.), *Comparative Neurology of the Avian Telencephalon*. New York: Plenum Press.

BLURTON-JONES, N. (1972). Characteristics of ethological studies of human behaviour. In N. Blurton Jones (Ed.), *Ethological Studies of Child Behaviour*. London: Cambridge University Press.

BOBBITT, R. A., JENSEN, G.D. & KUEHN, R. E. (1964). Development method: A pilot study of the mother-infant relationship in pigtail monkeys. *J. Gen. Psychol.*, 105: 207.

BOBBITT, R. A., GORDON, B. N. & JENSEN, G.D. (1966). Development and application of an observational method: Continuing reliability testing. *J. Psychol.*, 63: 83.

BOBBITT, R. A., GOUREVITCH, V. P., MULLAR, L. E. & JENSEN, G.D. (1969). Dynamics of social interactive behavior: A

computerized procedure for analysing trends, patterns and sequences. *Psychol. Bull.*, 71: 110-121.

*Psychol. Bull.*, 71: 110-121.

BOTTJER, S. W., MIESNER, E. A. & ARNOLD, A. P. (1984). Forebrain lesions disrupt development but not maintenance of song in Passerine birds. *Science*, 225: 901-903.

BRAUTH, S. E., FERGUSON, J. L. & KITT, C. A. (1977). Prosencephalic pathways related to the paleostriatum of the pigeon (*Columba livia*). *Brain Research*, 147: 205-221.

BROBECK, J. R. (1960). Regulation of feeding and drinking. In N. W. Magoun & V. E. Hall (Eds), *Handbook of Physiology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1197-1206.

BRUNELLI, M., MAGNI, F., MORUZZI, G. & MUSUMECI, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behaviour in the pigeon. *Arch. Ital. Biol.*, 285-321.

BUSH, D. E. & BARFIELD, R. J. (1974). A failure of amygdaloid lesions to alter agonistic behavior in the laboratory rat. *Physiol. Behav.*, 12: 877-892.

CALDERON, F.J.C., (1970). *Bases neurofisiologicas de la conducta*. Sevilla: Ed. Universidad de Sevilla.

- CARLSSON, A., LINDQUIST, M., MAGNUSSON, T. & WALDECK, B., (1958).  
On the presence of 3 - hydroxytyramine in brain. *Science*, 127,  
471.
- CARTER, D.J. & PYCOCK, C.J. (1980). Behavioural and biochemical  
effects of dopamine and noradrenaline depletion with in the  
medial prefrontal cortex of the rat. *Brain Res.*, 192: 163-176.
- COHEN, D. H. & KARTEN, H. J. (1974). The structural organization  
of avian brain: An overview. In I. J. Goodman & M. Schein  
(Eds.), *Birds, Brain and Behavior*. New York: Academic Press.
- COTMAN, C. W. & NIETO-SAMPIEDRO, M. (1982). Brain function, synapse  
renewal and plasticity. *Ann. Rev. Psychol.*, 33: 371-401.
- CRAIG, W. (1918). Appetites and aversions as constituents of  
instincts. *Biol. Bull.*, 34: 91-107.
- CUNHA, W. H. DE A. (1983). Introdução ao desenvolvimento histórico  
e aos princípios básicos da Etologia. *Anais do I Encontro  
Paulista de Etologia*.
- EWER, R. F. (1968). *Ethology of mammals*. London: Logos Press  
Limited.
- FARLEY, I. J., PRICE, K. S. & HORNYKIEWICZ, O. (1977). Dopamine  
in the limbic regions of the human brain normal and abnormal.

- In E. Costa & G. L. Gessa (Eds), *Nonstriatal Dopaminergic Neurons*. New York: Raven Press, p. 57-64.
- FERRARI, E. A. M. & PEREZ, M. T. R. (1979). Catálogo comportamental de pombos em cativeiro. *Anais da 34a Reunião Anual da SBPC*.
- FERSTER, C.B. & SKINNER, B.F. (1958). *Schedules of Reinforcement*. N. York: Appleton Century-Crofts.
- FINGER, S. (1978). *Recovery from brain damage: research and theory*. Plenum, New York.
- FINGER, S. & ALMLI, C.R. (1985). Brain damage and neuroplasticity: mechanisms of recovery or development?. *Brain Research Reviews*, 10: 177-186.
- FINGER, S. & STEIN, D.G. (1981). Brain damage and behavioral recovery: serial lesion phenomena. *Brain Res.*, 63:1-18.
- FINK, J.S. & SMITH, G.P. (1980). Mesolimbic and mesocortical dopaminergic neurons are necessary for normal exploratory behavior in rats. *Neurosci. Lett.* 17: 61-65.
- FLOURENS, P. (1824). *Recherche experimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés*, vol. 1, Paris, Bailliere.

- FRAY, P.J., SAHAKIAN, B.J., ROBBINS, T.W., KOOB, G.F. & IVERSEN, S.D. (1980). An observational method for quantifying the behavioural effects of dopamine agonists: Contrasting effects of p-amphetamine and apomorphine. *Psychopharmacology*, 69, 253-259.
- FUXE, K. (1965). Evidence for the existence of monoamine neurons in the central nervous system. IV: Distribution of monoamine nerve terminals in the central nervous system. *Acta Physiologica Scandinavica*, 64, Supplement 247.
- GARCIA-CAIRASCO, N. & SABBATINI, R. M. E. (1989). Neuroethological evaluation of audiogenic seizures in hemidetelencephalated rats. *Behav. Brain Res.*, 33: 65-77.
- GLADFELTER, W.E. & BROBECK, J.R. (1962). Decreased spontaneous locomotor activity in the rat induced by hypothalamic lesions. *American Journal of Physiology*, 203: 811-817.
- GROEBBELS, F. (1929). Die Wirkung von Kleinhirnläsionen und die anatomisch-physiologische Analyse. *Arch. ges. Physiol.* (Pflügers) 221: 15. Apud: in Ten Cate, J., Locomotor movements in the spinal pigeon. *J. Exp. Biol.* 37: 609.
- HARWOOD, D. & VOWLES, D.M. (1966). Forebrain stimulation and feeding behavior in the King Dove (*Streptopelia risoria*). *J. Comp. Physiol. Psychol.* 62: 388-396.

HEIROTH, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Berlin: Verh. V. Int. Orn. Congr. der 89-702. Apud in Heinroth, (1977). The History of Ethology. In: Jr. Zimek's Encyclopedia of ethology. Litton World Trade Co.

HEINROTH, K. (1977). The history of ethology. In: K. Immelmann (ed.): Jr. zimek's encyclopedia of ethology. Litton world Trade Co.

HERRNSTEIN, R.J. & BORING, E.G. (1971). Textos Básicos de História da Psicologia. Tradução de Dante Moreira Leite. São Paulo, Ed. Herder.

HESS, E.H. (1965). Ethology: an approach toward the complete analysis of behavior. In: T.E. Mc Gill, Animal behavior, New York, Holt, Rinehart and Winston (ed.), 2: 15-34.

HUNT, S.P. & WEBSTER, K.E. (1972). Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeons. Brain Res., 44: 647.

IRLE, E. (1987). Lesion size and recovery of function: Some new perspectives. Brain Research Reviews, 12: 307-320.

IVERSEN, S.D. and KOOB, G.F. (1977). Behavioral implications of dopaminergic neurons in the mesolimbic system. In E. Costa and G.L. Gessa (eds) Nonstriatal dopaminergic neurons. N.

York, Raven Press, 209-214.

JAYNES, J. (1969). The historical origins of "ethology" and comparative psychology. *Anim. Behav.* 17: 601-606.

JUDRIO, A.V. & VOGT, M. (1967). Monoamines and their metabolites in the avian brain. *J. Physiol.*, 189: 489-518.

KARTEN, H.J. (1965). Organization of afferent connections to the thalamus of the pigeons. Paper presented at Cajal Club meeting, Miami Beach, Florida.

KARTEN, H.J. & HODDS, W. (1970). Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 140: 35.

KARTEN, H. J. (1968). The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*) II: Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. *Brain Res.*, 11: 134-153.

KARTEN, H.J. (1969). The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 167: 164-179.

KARTEN, H. J. & DUBBELDAM, L. L. (1973). The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 148: 61-90.

- KARTEN, H. J. & HODOS, W. (1967). A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Pigeon (*Columba livia*). Baltimore: John Hopkins Press.
- KARTEN, H. J., HODOS, W., NAUTA, W. J. A. & REVZIN, A. M. (1973). Neural connection of the "visual wulst" of the avian telencephalon: Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto-cunicularia*). *J. Comp. Neurol.*, 150: 253-278.
- KELLER, F. S. (1974). A definição da Psicologia: uma introdução aos sistemas psicológicos. Tradução de Rodolpho Azzi. São Paulo: Ed. Pedagógica e Universitária.
- KELLER, F. S. & SCHÖNFELD, W. N. (1966). Princípios da Psicologia. São Paulo: Ed. Hender.
- KERBAUY, R. R. (1970) Análise experimental do comportamento: exercícios de laboratório com pombos. São Paulo: Ed. Gráfica Cairu Ltda..
- KERBAUY, R. R. (1983). Fred Simmons & Keller: Psicologia. São Paulo: Ed. Ática.
- KOLB, B. & WINSHAW, I. D. (1989). Plasticity in the neocortex: mechanisms underlying recovery from early brain damage. *Progress Neurobiol.*, 32: 235-276.



KOOB, G. F., RILEY, S. J., SMITH, S. C. & ROBBINS, T. W. (1978). Effects of 6-hydroxydopamine lesions of the nucleus accumbens septi and olfactory on feeding, locomotor activity, and amphetamine anorexia in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92: 917-927.

KOOB, G. F., STINUS, L. & LE MOAL, M. (1981). Hyperactivity and hypoactivity produced by lesions to the mesolimbic dopamine system. *Behav. Brain Res.*, 3: 341-359.

LE MOAL, M., GALEY, D. & CARDO, B. (1975). Behavioral effects of local injections of 6-hydroxydopamine in the medial ventral tegmentum in the rat: Possible role of the mesolimbic dopaminergic system. *Brain Res.*, 88: 190-194.

LE VERE, T. E. (1980). Recovery of function after brain damage: a theory for the behavioral deficit. *Physiol. Psychol.*, 8: 297-308.

LORENZ, K. (1935). Der Kumpman in der Umwelt des Vagels. *J. Orn., Lpz.*, 83: 137-213. Apud in Hess E.M. (1965). Ethology: an approach toward the complete analysis of behavior. In: T.E. McGill, Animal behavior, New York, Holt, Rinehart and Winston (ed), 2: 15-34.

LYON, M. & ROBBINS, T. W. (1975). The action of central nervous

system stimulant drugs. A general theory concerning amphetamine effects. In W. B. Essman and L. Valzelli (Eds.), *Current Developments in Psychopharmacology*. N. York: Spectrum, vol. 2, p.79-163.

MAC PHAIL, E. (1982). *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Oxford: Oxford Clarendon Press.

MARSHALL, J. F., RICHARDSON, J. S. & TEITELBAUM, P. (1974). Nigrostriatal bundle damage and the lateral hypothalamic syndrome. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 87: 808-830.

MILL, J.S. (1843). *Psychology and ethology* Ch. III, from *A system of logic*. Reprinted in Wayne Dennis. *Reading in the History of Psychology* (1948). New York: Appleton Century-Crofts.

MORGAN, C. L. (1894). *An introduction to Comparative Psychology*. London: Oxford Press.

MORGAN, L.H. (1973). *A sociedade primitiva - Tradução de Maria Helena Barreiro Alves, Edit. Presença - Lisboa.*

NAUTA, W. J. H. & KARTEN, H. J. (1970). A general profile of the vertebrate brain, with sidelights on the ancestry of the cerebral cortex. In I.O. Schmitt (Ed.), *The Neurosciences: Second study program*. N. York: Rockefeller University Press.

- NORTON, S. (1970). Photographic analysis of rat behavior before and after amygdaloid lesions. *Brain Res.*, 18: 477-490.
- PARENT, A. & OLIVER, A. (1970). Comparative histochemical study of the corpus striatum. *J. Hirn. Forsch.*, 12: 73-81.
- PAVLOV, I.P. (1927). *Conditioned Reflexes*. Trans. by G.V. Anrep (Ed.). London: Oxford Press.
- PESSOTTI, I. (1976). *Pré-história do Condicionamento*. São Paulo: Hucitec/Editora da Universidade de São Paulo.
- PETTIGREW, J. D. & KONISHI, M. (1976). Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual wulst of the barn owl (*Ototo alba*). *Science*, 193: 675.
- PHILLIPS, R. E. (1964). "Wildness" in the mallard duck: Effects of brain lesions and stimulations on "escape behavior" and reproduction. *J. Comp. Neurol.*, 122: 139-156.
- PHILLIPS, R. E. & PEEK, F. W. (1976). Brain organization and neuro muscular control of vocalization in birds. *Brain-Behav. Evol.*, 9: 244-274.
- POPA, G. & POPA, F. (1933). The sympathetic innervation of the skeletal muscles in the wing of the pigeon. London: *Proc. Roy. Soc.*, B: 113-191.

- POWELL, T. P. S. & COWAN, W. M. (1961). The thalamic projection upon the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*). *J. Anat.*, **95**: 78.
- RAYMOND, M. (1958). Responses to electrical stimulation of the cerebellum of unanesthetised birds. *J. Comp. Neurol.*, **110**: 110-229.
- REVZIN, A. M. (1969). A specific visual projection area in the hyperstriatum of the pigeon (*Columba livia*). *Brain Res.*, **15**: 246-249.
- RIEKE, G. K. (1979). Kainic acid lesions of pigeon paleostriatum—a model for study of movement disorders. *Physiol. & Behav.*, **24**: 683-687.
- RIEKE, G. K. (1982). Movement disorders and lesions of the pigeon brain stem analogues of basal ganglia. *Physiol. & Behav.*, **26**: 379-384.
- ROGERS, F. T. (1919). Studies on the brain stem. I: Regulation of body temperature in the pigeon and its relation to certain cerebral lesions. *Am. Journal Physiol.*, **49**: 271-283.
- ROGERS, F. T. (1922). Studies on the brain stem. VI: An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behavior. *J. Comp.*

Neurol., 35: 21-60.

ROMANES, G.J. (1882). Animal Intelligence. London: Oxford Press.

ROSENZWEIG, M. R. & LEIMAN, A. L. (1962). *Physiological Psychology*. Toronto: D. C. Heath and Co.

RUSKIN, R. S. & GOODMAN, I. J. (1971). Changes in locomotor activity following basal forebrain lesions in the pigeon. *Psychon. Sci.*, 22: 181-183.

SABBATINI, R.M.E. (1977). *Comportamento espécie-específico e estimulação elétrica cerebral: uma abordagem neuroetológica e quantitativa*. Dissertação de Doutorado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP.

SCHARADE, M. E. G. (1889). Zur Physiologie der Vogelgehirns. *Plügers Arch.*, 44: 175-238. Apud Brunelli, M., Magni, R., Moruzzi, G. & Musumeci, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. *Arch. Ital. Biol.*, 285-321.

SIEGEL, S. (1975). *Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento*. Tradução de Alfredo Alves de Farias. São Paulo, McGraw Hill do Brasil.

SKINNER, B.F. (1938). *The behavior of organisms: An*

experimental analysis. New York: Appleton-Century Crofts.

SOUZA, CELENA M. Z. (1986). Condicionamento operante e manutenção da resposta de bicar o disco em esquemas de reforçamento contínuo por pombos (*Columba livia*) submetidos à ablação das estruturas telencefálicas. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP.

TAVOLGA, W. N. (1973). Introduction à l'étude du comportement animal. Paris: Ed. Librairie Larousse.

TEN CATE, J. (1965). The nervous system of birds. In D. Sturkie (Ed.), *Avian Physiology*. Ithaca, N.Y.: Constuck Publishing Associates.

THAUER, R. & PETERS, G. (1938). Sensibilitat und motorik beilange uberlenden Zwischen-Mittelhirntauben. *Plugers Arch.*, 240: 503-526. Apud Brunelli, M., Magni, F., Moruzzi, G. & Musumeci, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. *Arch. Itall. Biol.*, 285-321.

TIMO-IARIA, C. (1985). Fisiologia do sistema nervoso: Comportamentos. Em M. M. Aines, *Fisiologia Básica*. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan.

TINBERGEN, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Biblioth. biotheor.*, I, 39-98.

TINBERGEN, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press.

TOLEDO, C. A. B. (1989). *Facilitação da habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros em pombos destelencefalados*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP.

TUGE, H. & SHIMA, I. (1959). Defensive conditioned reflex after destruction of the forebrain in pigeons. *J. Comp. Neurol.* 111: 427-446.

TUGE, H. & YUEH, C. H. (1962). Functional compensation of the somatic and visceral components of the defensive conditioned reflexes after decerebration in young pigeons. *Activ. Nerv. Sup.*, 4: 275-283.

UEXKULL, J. von. (1921). A stroll through the world of animals and men: a picture book of invisible words. pp. 5-80 in Schiller, C.H.: *Instinctive behavior: the development of a modern concept*. Londres Methuen, 1957. (Originalmente publicado em 1934).

UNGERSTED, U. (1979). Central dopamine mechanisms and behaviour. In A. S. Horn, J. Korf & B. H. C. Westerink (Eds.), *The Neurobiology of Dopamine* London: Academic Press.

- WALKER, A. E. (1957). Stimulation and ablation: Their role in the history of cerebral physiology. *J. Neurophys.*, 20: 435-449.
- WHITMAN, C.O. (1898). The behavior of pigeons. Posthumous work edited by H.A. Carr. Washington. Carnegie Institute (1919).
- WINGSTRAND, K. G. (1951). The Structure and Development of the Avian Pituitary. Lund: C. W. K. Gleerup.
- ZEIER, H. (1971). Archistriatal lesions and response inhibition in the pigeon. *Brain Res.*, 31: 327-339.
- ZEIER, H. & KARTEN, H. J. (1971). The archistriatum of the pigeon: Organization of afferent and efferent connections. *Brain Res.*, 31: 313-326.
- ZEIGLER, H. P. (1963). Effects of forebrain lesions upon activity in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 120: 183-194.
- ZEIGLER, H. P. (1976). Feeding behavior of the pigeon. *Advances in the study of behavior*, 7: 286-389.
- ZEIGLER, H. P., GREEN, N. L. & KARTEN, H. J. (1969). Neural control of feeding behavior in the pigeon. *Psychon. Science*, 15: 156-157.



APENDICE

TABELA 1 - Número de ocorrências comportamentais registradas para cada sujeito do grupo experimental na fase SBG em relação ao total de dias de observação nos horários de 7:30 h., 12:30 h. e 17:30 h.

Horâr.	Suj.	CATEGORIAS COMPORTAMENTAIS								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
7:30	9	75	1	290	75	0	2	1	290	27
	13	611	1	205	38	0	1	0	202	0
	14	26	0	15	15	0	9	2	401	0
	24	134	0	2	29	0	1	0	16	0
12:30	9	146	4	143	142	0	16	2	72	44
	13	192	0	243	114	0	3	0	259	0
	14	21	1	10	17	0	20	1	409	0
	24	37	1	2	9	0	0	0	18	0
17:30	9	76	0	206	104	0	10	0	112	67
	13	568	0	136	46	0	5	0	145	0
	14	15	0	8	5	0	3	2	467	0
	24	112	2	0	13	0	3	0	32	0

- I - Movimentos de partes isoladas do corpo
- II - Movimentos de várias partes do corpo
- III - Deslocamento no espaço
- IV - Alimentação
- V - Comportamentos de interação
- VI - Cuidados com o corpo
- VII - Manutenção
- VIII - Exploração
- IX - Vocalização

TABELA II - Número de ocorrências comportamentais registradas para cada sujeito do grupo controle em relação ao total de dias de observação, nos horários de 7:30 h. 12:30 h. e 17:30 h.

Horár.	Suj.	CATEGORIAS COMPORTAMENTAIS								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
7:30	25	136	12	169	124	94	153	4	204	24
	26	102	11	144	40	55	193	10	317	0
	27	51	2	124	58	95	120	3	467	36
	28	190	14	147	113	23	202	11	232	34
12:30	25	177	2	106	82	94	21	2	108	36
	26	146	32	141	1	58	6	1	218	9
	27	115	6	169	41	116	189	1	346	12
	28	144	1	120	152	15	206	0	268	30
17:30	25	99	1	132	143	67	79	8	187	16
	26	107	0	100	60	11	220	4	219	0
	27	89	0	112	132	44	123	2	433	2
	28	196	1	130	111	38	80	3	262	14

- I - Movimentos de partes isoladas do corpo
- II - Movimentos de várias partes do corpo
- III - Deslocamento no espaço
- IV - Alimentação
- V - Comportamentos de interação
- VI - Cuidados com o corpo
- VII - Manutenção
- VIII - Exploração
- IX - Vocalização

TABELA III - Número de ocorrências comportamentais registradas para cada sujeito do grupo experimental na fase PÓS em relação ao total de dias de observação nos horários de 7:30 h, 12:30 h. e 17:30 h.

Horár.	Suj.	CATEGORIAS COMPORTAMENTAIS								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
7:30	9	542	4	657	0	0	0	0	16	0
	13	855	0	301	3	0	4	0	339	0
	14	967	0	6	45	0	11	3	236	0
	24	221	3	64	4	0	1	2	78	0
12:30	9	252	0	556	0	0	8	0	5	0
	13	470	12	405	9	0	9	2	370	0
	14	1317	0	4	3	0	44	2	161	0
	24	155	1	183	2	0	6	2	157	0
17:30	9	421	0	660	0	0	26	0	13	0
	13	750	10	369	7	0	2	0	357	0
	14	1366	0	10	67	0	1	0	112	0
	24	52	0	115	7	0	2	2	147	0

- I - Movimentos de partes isoladas do corpo
- II - Movimentos de várias partes do corpo
- III - Deslocamento no espaço
- IV - Alimentação
- V - Comportamentos de interação
- VI - Cuidados com o corpo
- VII - Manutenção
- VIII - Exploração
- IX - Vocalização

TABELA IV - Número de ocorrências comportamentais registradas para cada sujeito do grupo controle (sem lesão fictícia) em relação ao total de dias de observação nos horários de 7:30 h, 12:30 h, e 17:30 h.

Horár.	Suj.	CATEGORIAS COMPORTAMENTAIS								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
7:30	A	37	1	63	85	14	169	1	64	74
	C	133	4	102	184	10	193	2	220	54
	E	129	0	128	78	10	198	5	162	140
	F	30	7	73	191	10	227	5	232	102
12:30	A	73	1	96	74	6	105	3	188	53
	C	68	3	144	13	20	135	5	233	12
	E	138	8	154	69	33	178	0	188	137
	F	62	4	99	75	13	186	3	194	82
17:30	A	53	1	92	76	14	142	2	89	64
	C	49	2	148	29	3	247	4	128	43
	E	87	1	48	72	22	223	1	123	81
	F	41	4	141	182	31	131	0	282	86

- I - Movimentos de partes isoladas do corpo
- II - Movimentos de várias partes do corpo
- III - Deslocamento no espaço
- IV - Alimentação
- V - Comportamentos de interação
- VI - Cuidados com o corpo
- VII - Manutenção
- VIII - Exploração
- IX - Vocalização

TABELA V Número de ocorrências comportamentais registradas para cada sujeito do grupo "SHAM" em relação ao total de dias de observação nos horários de 7:30 h., 12:30 h. e 17:30 h.

Horár.	Suj.	CATEGORIAS COMPORTAMENTAIS								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
7:30	A	47	0	60	73	24	150	3	31	80
	C	179	2	100	163	26	147	5	190	41
	E	119	8	103	90	24	218	0	163	133
	F	58	3	88	183	6	235	0	250	97
12:30	A	62	3	99	64	9	146	7	180	55
	C	73	3	161	83	19	141	16	234	28
	E	118	2	99	52	33	196	4	155	126
	F	66	3	152	92	17	198	3	184	102
17:30	A	63	7	106	90	12	149	2	110	53
	C	58	3	101	184	1	235	3	148	27
	E	86	2	57	48	31	278	2	139	111
	F	38	2	127	245	39	164	4	323	53

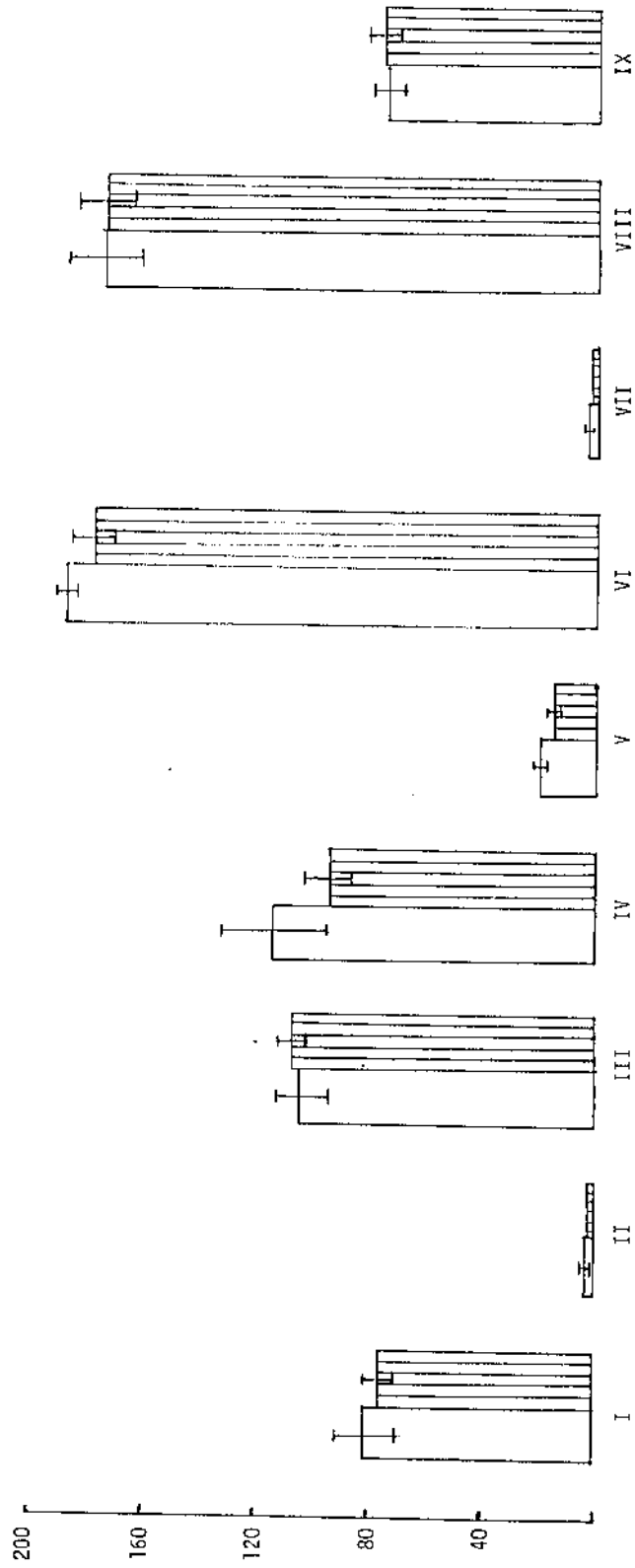
- I - Movimentos de partes isoladas do corpo
- II - Movimentos de várias partes do corpo
- III - Deslocamento no espaço
- IV - Alimentação
- V - Comportamentos de interação
- VI - Cuidados com o corpo
- VII - Manutenção
- VIII - Exploração
- IX - Vocalização

FIGURA I

Valores médios (+/- erro padrão) de ocorrências comportamentais registradas no grupo controle e no grupo com lesão simulada.

MEDIA DE REGISTROS DE COMPORTAMENTOS

Pré Lesão simulada



- I- Movimentos de partes isoladas do corpo
- II- Movimentos de várias partes do corpo
- III- Deslocamento no espaço
- IV- Alimentação
- V- Comportamentos de Interação
- VI- Cuidados com o corpo
- VII- Manutenção
- VIII- Exploração
- IX- Vocalização