

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pela candidata
Suzete Maria Cerutti e aprovada pela
Comissão Julgadora.

[Assinatura]

SUZETE MARIA CERUTTI m t

EFEITOS DE LESÕES DO TELENCEFALO NA
APRENDIZAGEM DE DISCRIMINAÇÃO VISUAL
EM POMBOS (*Columbia livia*)

tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas para
a obtenção do Título de Mestre em Ciências
Biológicas na área de Fisiologia e Biofísica

BC/9104438

ORIENTADOR Profa. Dra. Elenice A. de Moraes Ferrari

C336e

13825/BC

CAMPINAS - SP
1991

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

O VERBO DISCRIMINAR TEM CERTA VANTAGEM SOBRE
O VER, DISCERNIR OU DESCOBRIR, PORQUE NOS
LEMBRA AS CONTINGÊNCIAS APRESENTADAS.

A MIM QUE BUSCO INCESSANTEMENTE....

CRESCER

A MEUS PAIS SOZINHO NINGUÉM CONSTRÓI UMA
REALIDADE.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

SEM DISCRIMINAÇÃO ALGUMA, MAS EM ESPECIAL

À DRA. ELENICE A. DE MORAES FERRARI ... que me
apoioi, escutou, ...orientou... INCESSANTEMENTE .
E que permitiu que nos momentos certos eu desse
os primeiros passos....

À MINHA ALMA GÊMEA que tem participado dos
meus momentos....

AOS AMIGOS..... não há nomes, mas sentimentos....

" O homem não é ele próprio, mas uma combinação
de tantos quantos ele conhece, e retém em si
próprio muitos dos valores alheios."

A Washington Luiz Gomes, cuja ajuda e a amizade
foram indispensáveis.

Aos professores do Departamento de Fisiologia e
Biofísica ...

" A sabedoria não pode ser transmitida,
nem comunicada. O conhecimento pode ".

Aos POMBOIS ... sem os quais não seria possível
realizar este trabalho.

Aos Funcionários e Colegas do Departamento de
Fisiologia e Biofísica, pela ajuda compreensão e
amizade ao longo destes anos.

Aos AMIGOS do Departamento de Genética Médica que de
forma direta ou indireta me fizeram crer
na ciência e no homem.

À Dra. Nora T. M. SaKamoto, do Departamento de
Histologia e Embriologia pela dedicação e empenho
nas análises histológicas.

À Universidade Estadual de Campinas, pela Bolsa de
Incentivo à Pesquisa, no período de agosto de 1989
a fevereiro de 1991.

À CAPES, pela Bolsa de Mestrado, concedida no período
de março de 1987 à julho de 1989.

Ao CNPQ, pelo apoio financeiro.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	11
INTRODUÇÃO.....	2
Análise das Relações Cérebro-Comportamento	6
Sistema Nervoso e Comportamento em Aves	11
MATERIAIS E MÉTODOS.....	23
SUJEITOS	23
EQUIPAMENTO	28
PROCEDIMENTO	30
Condicionamento da resposta de Bicar o disco	31
Treinamento em situações de Diferentes contin- gências de Reforçamento.....	33
Discriminação e Reversão da discriminação...	35
Cirurgia de Lesões Telencefálicas	37
Histologia	39
Análise Estatística	40
RESULTADOS.....	42
DISCUSSÃO.....	70
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	88

RESUMO

A aprendizagem de discriminação operante é caracterizada por frequências diferenciais de respostas, correlacionadas com diferentes valores de reforçamento dos estímulos antecedentes. As contingências de reforçamento que operam numa situação de discriminação especificam que diferentes estímulos antecedentes sinalizam para o organismo diferentes esquemas de reforçamento. Os procedimentos que envolvem a programação de discriminação tem sido úteis para a análise das bases neurais da aprendizagem em pombos submetidos a lesões do sistema nervoso central. O presente trabalho analisou o papel funcional do telencéfalo no processo de discriminação visual em pombos. Catorze pombos foram distribuídos em quatro grupos: Lesão- Aprendizagem (LA); Lesão Simulada- Aprendizagem (SA); Não lesão- Aprendizagem (NA) e Aprendizagem - Lesão- Aprendizagem (ALA). A cirurgia de lesão foi realizada utilizando a técnica de ablação de tecido neural de áreas telencefálicas. A situação de Discriminação sucessiva foi programada com dois componentes de 60 s de duração, definidos pela iluminação do disco: Luz Vermelha, correlacionada com o esquema de Razão-Variável 5 para a apresentação de alimento, e Luz Amarela, correlacionada com Extinção. O reforçamento de bicar o disco consistiu na apresentação do alimento por um período de 6 s. Os resultados indicaram que os pombos submetidos a lesões amplas do telencéfalo foram capazes de aprender a Discriminação, mas requereram maior treinamento para a aquisição da resposta de bicar o disco e para atingir o critério de estabilidade do comportamento, quando comparados à condição Pré-lesão e aos pombos controles não lesados e com cirurgia simulada. Durante a Reversão da discriminação, os pombos lesados apresentaram aumentos na frequência de resposta de bicar o disco e menores valores de índice de discriminação. Esses dados são interpretados como indicativos do envolvimento do telencéfalo na organização dos padrões da resposta de bicar o disco e na modulação dos processos de aprendizagem de discriminação.

ABSTRACT

Operant discrimination learning is characterized by differential rates of responding correlated with different reinforcement values of antecedent stimulus. The contingencies of reinforcement in the situation of discrimination specify different reinforcement schedules correlated with different antecedent stimuli. Discrimination procedures have been useful for the analysis of the neural basis of learning in brain lesioned pigeons. The present study analysed the functional role the telencephalon on the process of visual discrimination. The situation of successive discrimination was programmed with two 60-s duration components defined by the key illumination: Red light correlated with key peck food reinforcement in Variable-Ratio 5 schedule and Yellow light correlated with Extinction. Fourteen pigeons were distributed in four groups: Lesion-Learning (LA); Sham Lesion-Learning (SA); Nonlesion-Learning (NA) and Pre-Lesion learning-Lesion-Post-lesion Learning (ALA). The results indicated that lesioned birds showed discrimination learning but required more training for key peck acquisition and to meet the stability criterion, when compared to the Pre-lesion situation and to SA and NA birds. During reversion of discrimination lesioned birds also had increases in the key peck rates variability and lower values of discriminative index. Those data are interpreted as indicative of telencephalon involvement on the organization of key pecking behavior patterns and in the modulation of discrimination learning processes.

I N T R O D U C T I O N

INTRODUÇÃO

A tendência de buscar as causas e a explicação da ocorrência ou não dos comportamentos dos organismos surgiu na Grécia antiga com Aristóteles, porém sofreu uma grande influência de Descartes, no século XVI, para o qual o comportamento era explicado através de um modelo mecanicista, onde a alma aparecia como um conceito central na coordenação dos movimentos e comportamentos dos seres animais (Millenson, 1967; Lent, 1985).

Com base nos conceitos considerados relevantes na literatura entendemos por *comportamento* tudo o que o organismo está fazendo, ou melhor, o que um outro organismo vê que está sendo feito (Skinner, 1985). "É a expressão da interação organismo - ambiente" (Matos, et alii, 1989, p.138). Por meio ambiente entende-se as condições externas que agem sobre o organismo, ou ainda, o meio interno do organismo onde ocorrem as reações orgânicas. O processo de ajustamento do animal a seu meio constitui objeto de investigação das ciências comportamentais. Dada esta dependência do meio am-

biente pode-se, através de uma situação padronizada e controlada cuidadosamente, manipular os comportamentos que vinham fazendo parte do repertório comportamental do organismo de forma a modificá-lo. Esta modificação caracteriza o processo de aprendizagem. Deste modo, os comportamentos que envolvem aprendizagem surgem em decorrência de experiências anteriores do organismo. A modulação do repertório ao longo do processo de aprendizagem tem sido atribuída primordialmente a processos de condicionamento.

O termo condicionamento foi introduzido pela primeira vez por Pavlov em 1906 (Apud Skinner,1985) para expressar as mudanças resultantes do processo de aprendizagem. Desta forma, respostas do organismo selecionadas previamente pela seleção natural, por isso denominadas de reflexas ou respondentes, podem ser desencadeadas por novos estímulos. Neste caso, o que caracteriza o processo de aprendizagem é a capacidade do organismo de estabelecer uma associação entre estímulos ou entre respostas e estímulos.

Skinner, em 1938, propôs o princípio de condicionamento para um novo tipo de aprendizagem que permitia ao organismo manipular o meio ambiente e desta forma lidar com ambientes mutáveis. A característica desse processo resultou na denominação de condicionamento operante, uma vez que o organismo opera sobre o meio ambiente e é controlado por ele. A consequência da ação do organismo sobre o meio determina a ocorrência ou não de futuras respostas; o comportamento operante é selecionado por suas consequências

(Machado & Ferrara, 1989). Estas conseqüências teriam um papel na manutenção da estabilidade do organismo (Staddon, 1983) e estariam relacionadas com a evolução de padrões comportamentais.

O princípio de que o condicionamento operante é mantido em função de suas conseqüências tem como centrais os conceitos de reforço e estímulo. Pode-se entender como reforço a conseqüência do comportamento que é capaz de aumentar a probabilidade futura da ocorrência de sua resposta. Os eventos reforçadores podem ser positivos ou negativos. A característica positiva ou negativa do estímulo dependerá de sua função reforçadora ocorrer pela sua apresentação ou retirada (Ades, 1985; Skinner, 1985).

Por meio de estímulos presentes no ambiente, no momento da ocorrência da resposta, é que o organismo pode diferenciar entre situações. Em uma dada situação, um estímulo pode sinalizar a ocorrência do reforçamento e com isso aumentar a freqüência de respostas, ou ainda, sinalizar o não reforçamento, e resultar na extinção do comportamento operante (Millenson, 1974; Mackintosh, 1977; Kraemer, 1984). Assim a variabilidade na freqüência de respostas ocorreria de acordo com o controle exercido pelos estímulos em função de suas conseqüências. Em geral, os organismos emitem respostas seletivas de acordo com experiências passadas.

O responder diferencial frente a estímulos correlacionados com diferentes conseqüências caracteriza um tipo de aprendizagem associativa denominada de *Discriminação*

(Zeigler, 1963; Sttettner, 1974; Delius, 1983; Timo Iaria, 1985). Situações de discriminação podem ser programadas com diferentes procedimentos de apresentação de estímulos, denominados de discriminação sucessiva ou simultânea. Os componentes de uma situação de discriminação podem ser positivos ou negativos, cada um deles identificando uma situação de estímulo com consequência específica para a resposta dos organismos frente ao meio. O componente positivo pode sinalizar o reforçamento e levar a um aumento na frequência de respostas; o componente negativo sinalizar o não reforçamento e levar a diminuição na frequência de respostas. Em suma, numa situação de discriminação está envolvida a programação das contingências do reforçamento, as quais especificam uma relação própria entre resposta e consequência, e geram um padrão específico de respostas.

As contingências de reforçamento em vigor numa dada situação são especificadas pelos esquemas de reforçamento. Nos esquemas cuja programação especifica o reforçamento em razão variável, o número de reforçamentos variará em função da média de respostas, de tal forma que as respostas sucessivas reforçadas são interpostas com sequências de respostas não reforçadas (Millenson, 1967; Ferster & Skinner, 1957). A alteração da probabilidade da resposta caracteriza um tipo de processo comportamental na qual a resposta varia em função do estímulo. Desta forma o estímulo e o esquema de reforçamento constituem as variáveis independentes, ou seja, as causas do comportamento, pois controlam a sua ocorrência.

O comportamento, isto é, o efeito deste controle, é considerado a variável dependente. As variáveis externas das quais o comportamento é função dão margem ao que se pode chamar de análise funcional do comportamento. Pode-se manipular estas variáveis e estabelecer uma correlação entre ambiente e organismo.

Existem diferentes metodologias utilizadas para o estudo do comportamento. A diversidade de técnicas empregadas nos mostra a complexidade do assunto. Interferências no meio externo, através da manipulação de estímulos, ou no meio interno por interferência direta em variáveis orgânicas, permite inferir sobre as causas do comportamento.

Análise das Relações Cérebro- Comportamento

No início deste século são encontradas tentativas de explicar a ocorrência dos comportamentos atribuindo ao sistema nervoso um papel funcional direto. Pavlov (1926) sugeriu, através de experimentos com cães, que o neocórtex de mamíferos seria essencial para a aprendizagem. Contudo, Rogers (1922), utilizando pombos, e Laslhey (1933), utilizando ratos, demonstraram com metodologias envolvendo lesão de estruturas neurais que o neocórtex não seria essencial para a aprendizagem. Atualmente sabe-se que o processo de aprendizagem pode ser observado tanto em ratos (Huston & Borbély, 1974; Huston, 1975; Huston & Tomaz, 1985; Tomaz, 1987) como em aves (De Souza, Britto & Ferrari, 1990) submetidos à lesão ampla de estruturas telencefálicas.

A utilização de métodos que envolvem lesões de estruturas neurais e posterior análise de comportamento surgiu no século passado com Flourens e Rolando (ver Skinner, 1985) e continua sendo utilizada atualmente, pois possibilita estabelecer relações entre cérebro e comportamento.

Neste contexto se coloca a questão de localização da função cerebral que parece estar em meio termo entre estudiosos que propuseram uma teoria localizacionista (Gall, 1758 ver Lent, 1985; Kandel & Schwartz, 1985) e entre aqueles que propuseram a teoria antilocalizacionista, como Pavlov (1926). Para Pavlov a base da aprendizagem era cortical uma vez que observou a incapacidade de condicionar cães descorticados. O córtex cerebral atuaria como um sistema organizador, fazendo a análise e a síntese das informações recebidas através de uma constituição de cadeias ou associação de idéias. Como exemplo desta cadeia integrativa temos os comportamentos reflexos, ou respondentes, que quando condicionados formam comportamentos estereotipados, os quais podem ser modificados em função de novas associações entre conexões neurais. O resultado final desta síntese ocorreria através do balanço feito entre a atividade da célula nervosa, suas excitações e inibições (Lashley, 1929; Pearson, 1972). O conceito de déficit comportamental que surge nas análises dos efeitos de lesões cerebrais implicou em novas divergências. Estas se relacionam com a tentativa dos pesquisadores em provar que as alterações comportamentais observadas após as lesões não estariam somente correlacionadas com a amplitude da lesão como propunha Pavlov, mas com diferentes fatores como idade, área da lesão e período de recuperação (Irle, 1987; Kandel & Schwartz, 1985; Kolb & Whishaw, 1989). Alguns autores propõem déficit como o resultado da tentativa do organismo em se adaptar a nova situação após a lesão de

sistemas neurais (Finger & Almli, 1985). Outros autores tentam mostrar que o déficit não resulta necessariamente em perda comportamental (Le Vere, 1987). As propostas atuais sobre os déficits comportamentais observados após as lesões tem tentado demonstrar a interdependência de diferentes fatores. Irle (1987) propõe que estes podem ou não estar diretamente relacionado com a amplitude da lesão, devido ao mascaramento que pode ocorrer como resultado do balanço estabelecido entre as conexões excitatórias e inibitórias que, de alguma forma, se estabeleçam entre as estruturas neurais. Esta argumentação surge das observações anatômicas e funcionais do sistema nervoso de diferentes animais e parecem fundamentar a hipótese da ação em paralelo das estruturas (Finger & Almli, 1985; Irle, 1987).

As observações com relação aos déficits comportamentais nas diferentes espécies parecem estar relacionadas com os processos de encefalização no contexto da organização e controle do comportamento (William & Cauley, 1971; Benowitz, 1980). Recentemente, a participação de estruturas telencefálicas na organização ou modulação de padrões comportamentais que envolvem a aprendizagem tem sido proposta como não essencial para a aquisição e manutenção da aprendizagem operante (Huston & Tomaz, 1986; De Souza, Britto & Ferrari, 1990).

Estes dados, juntamente com a proposta de Lashley (1929), se opõem à teoria de Pavlov, pois mostram que funções essenciais à sobrevivência do animal, aprendidas ou não

podem ocorrer mesmo quando há lesões de estruturas telencefálicas. Os animais mostram-se capazes de responder e diferenciar oscilações que ocorrem no ambiente, isto é, são capazes de perceber os estímulos e a diferença entre eles. Lesões em estruturas subtencefálicas resultam em déficits maiores. Os sujeitos apresentam maior número de erros para os estímulos (Stetner, 1967), bem como maior frequência de respostas, e maior número de sessões para a aquisição e estabilidade da resposta de bicar o disco (De Souza, Britto & Ferrari, 1990). Estes resultados seriam uma indicativa do envolvimento destas estruturas nos comportamentos analisados.

A característica do sistema nervoso de recuperação de certas funções após lesão ou trauma mostra a capacidade plástica de um sistema dinâmico, capaz de se reorganizar, embora nem sempre a reorganização resulte em recuperação de funções (Aoki and Siekevitz, 1988; Le Vere, 1980; Finger & Almlí, 1985). A análise e explicação dos possíveis mecanismos envolvidos na recuperação de funções pode ser feita com ênfase na necessidade de se manter estável a relação estrutura-função. Neste contexto, coloca-se a teoria do choque neural segundo a qual o organismo tentaria compensar a função até que haja recuperação. Por outro lado, existem propostas de reorganização anatômica e funcional do sistema nervoso, envolvendo a alteração de sinapses e a regeneração de axônios (Le Vere, 1980; Finger, 1985; Irle, 1987).

Desta forma, o sistema nervoso, além de apresentar funções em que mostra que é capaz de receber, interpretar, conduzir e armazenar as informações que chegam até ele, através das células receptoras (Timo Iaria, 1985; Mountcastle, 1981; Weinberger & Diamond, 1987), caracteriza-se também pela capacidade de moldar-se em função das alterações produzidas no meio ambiente. Esta capacidade de reorganização estrutural e/ou funcional caracteriza o processo de plasticidade. O fenômeno de rearranjo nervoso pode ser observado durante um processo de desenvolvimento normal do sistema nervoso, na aprendizagem ou, ainda, na recuperação de função após lesão do tecido nervoso. A origem dos diferentes processos ainda é motivo de intensa pesquisa (Le Vere, 1980; Irlé, 1987; Weinberger & Diamond, 1987), e se relaciona com a análise comparativa das funções do sistema nervoso entre diferentes espécies, tanto em aspectos funcionais como estruturais.

Sistema Nervoso e Comportamento em Aves

Em todos os vertebrados, com algumas exceções, pode-se verificar a existência de subdivisões do sistema nervoso que se mantém nas diferentes classes. Também podemos verificar o surgimento de novas estruturas. Estas estruturas estariam relacionadas com o processo de encefalização descrito anteriormente (Pearson, 1972). Comportamentos essenciais à sobrevivência das espécies são organizados a níveis caudais do sistema nervoso central. Desta forma a evolução do sistema nervoso ocorreu com a necessidade dos organismos de se adaptarem às novas condições do meio ambiente. Correlacionada com o aumento da complexidade do sistema nervoso, tem-se observado que comportamentos que em espécies de vertebrados, como os répteis e os anfíbios, eram controlados a esse nível, passam serem controlados ou organizados em sistemas neurais mais rostrais, em aves e mamíferos. Pode-se verificar tanto a homologia funcional como o aumento da complexidade das estruturas dentro da escala filogenética quando se comparam diferentes famílias e espécies animais (Cohen & Karten, 1974).

O telencéfalo de aves tem sido atualmente um objeto de comparação com o telencéfalo de mamíferos. Pearson (1972) deu uma detalhada visão da estrutura dos hemisférios de aves e observou a presença de diferentes tipos de células. Gran-

des células, com aparência granular se encontram restritas ao Paleostriado Primitivo, núcleo localizado na parte basal do telencéfalo de aves. Células com diâmetro menor, também granulares, ocorrem em diferentes agrupamentos celulares como o Necestriado, Hiperestriado Acessório e Hiperestriado Ventral no qual também existem células poligonais, com diâmetro ainda menores que as células anteriores. Ainda pode-se encontrar células agranulares espalhadas por todo o telencéfalo.

Assim, o telencéfalo de aves é constituído por uma grande massa sólida e complexa de células e fibras que se subdividem em grupamentos celulares formando os núcleos: Arquiestriado, Paleostriado, Necestriado, Ectoestriado e Hiperestriado (Benowitz, 1980). Os núcleos, por sua vez, subdividem-se em áreas (Rehkamper, Ziller & Scheleicher, 1984; 1985). O sufixo estriado originou-se desta comparação das estruturas telencefálicas de aves com o complexo estriado presente no telencéfalo dos mamíferos. (Cohen & Karten, 1974). Atualmente se sabe que a única estrutura do telencéfalo de aves comparável ao estriado de mamíferos é o Paleostriado, devido a sua origem embriológica (Benowitz, 1980). Entretanto, o sufixo estriado continua sendo utilizado para denominação das estruturas telencefálicas de aves.

O Hiperestriado é a parte mais complexa quando comparada com as outras estruturas telencefálicas. É considerado uma zona integrativa polissensorial, talvez local para ocorrência de mecanismos plásticos. Também estaria envolvido nos

mecanismos de atenção seletiva a um estímulo específico. (Macphail, 1963). Segundo Delius e Benetto (1972) pode-se encontrar áreas somato sensoriais, visuais e auditivas hiperestriatais, confirmado recentemente por Funke (1985) e Rehkamper *et alii* (1984).

Dentro das diferentes classes das aves podemos observar uma diferença em relação ao tamanho desta estrutura relacionada com a capacidade de resolução de tarefas mais complexos (Stettner and Schultz, 1967; Miceli, Reperant, Villalobos & Dionne, 1987). Com o aumento da área telencefálica durante o processo evolutivo, o grau de controle do telencéfalo sobre o comportamento aumentou. Desta forma, o Hiperestriado passa a ter grande importância, uma vez que é considerado o componente mais evoluído e mais complexo do corpo estriado de aves. Este controle funcional pode ser observado em neonatos cujo telencéfalo não está totalmente desenvolvido (Benowitz & Lee Teng, 1973). Estruturas telencefálicas ou subtelencefálicas assumiriam funções incomuns, caso houvessem interferências externas ou intrínsecas ao telencéfalo, como malformações ou lesões hiperestriatais (Hodos, 1969; Bessette & Hodos, 1989). Neste caso, vias anatômicas normalmente presentes sofreriam alterações estruturais e funcionais. Este fenômeno demonstra a plasticidade do sistema em se reorganizar.

Anatomicamente, o hiperestriado apresenta-se diferenciado em cinco camadas de células: Hiperestriado Acessório, Ventral, Intercalado, Dorsal e Anterior, sendo que o

Hiperestriado Dorsal, Anterior e intercalado formam uma só estrutura, o Wulst, que constitui uma elevação longitudinal, mais dorsal e superior, do hemisfério cerebral. O Wulst recebe projeções talâmicas, desta forma participando da via visual, além de projeções de outros núcleos telencefálicos como o Ectoestriado. Sua aparência é laminar e lembra a organização cortical dos mamíferos (Adamo, 1967; Cohen & Pritz, 1967; Pearson, 1972; Benowitz, 1980). Além das projeções talâmicas, também recebe projeção não visual, cujo componente tem função polisensorial (Karten, 1973; Benowitz, 1980; Funke, 1985). Esta área corresponde ao Hiperestriado Ventral. Conexões intrínsecas entre este núcleo e outros núcleos telencefálicos foram observadas por Konishi, Emlen, Ricklefs & Wingfield, 1989, são as vias intratelencefálicas que se dirigem ao Arquiestriado e Neolestriado, componentes mais paliais do telencéfalo de aves. Vias descendentes longas partem destes núcleos para estruturas subtelencefálicas. Estas projeções mostram a relação dos sistemas telencefálicos com os sistemas subtelencefálicos (Adamo, 1967; Benowitz, 1980; Watanabe, Ito & Ikushina, 1985).

Outras características próprias do Hiperestriado podem ser verificadas quando analisados seus padrões de respostas frente a estímulos elétricos. As diferenças observadas variam conforme a camada celular em que os registros estão sendo realizados. Em camadas superficiais o padrão característico é excitatório; nas camadas mais internas, o padrão é inibitório (Britto, 1978). Macphail (1971) já havia

postulado a existência de diferentes áreas excitatórias e inibitórias correspondentes ao Hiperestriado Posterior e Anterior, respectivamente. Segundo Rogers (1922), o Hiperestriado teria papel no controle do disparo de respostas.

Outras divisões citoarquitetônicas podem ser encontradas no telencéfalo, as quais apresentam células com uma organizadas de forma não laminar .

O Ectoestriado se subdivide em duas diferentes áreas: uma central e outra periférica. Cada região recebe projeções de áreas específicas: telencefálicas e subtencefálicas. Do telencéfalo recebem projeções do Wulst, Arquiestriado, Hiperestriado além das projeções do próprio núcleo. Ambos os componentes, central e periférico, estão envolvidos nos processos de aprendizagem visual. O componente central responde às diferenças existentes quanto a forma dos estímulos; o componente periférico do Ectoestriado mostra-se sensível ao limiar para intensidade dos estímulos visuais (Hodos, 1969; Watanabe, Ito & Ikushima, 1985; Hodos, Weiss & Bessette, 1988). As diferenças verificadas quanto às funções de cada área estão correlacionadas com as fibras aferentes do sistema visual. Diferentes vias partem do diencefalo para o Ectoestriado e tem origem no tecto óptico e do núcleo rotundo talâmico. Estas diferentes vias extratencefálicas, denominadas de tectofugal, diferem funcionalmente da via visual que se projeta para o Wulst, mais especificamente para o Hiperestriado Intercalado Acessório. A caracterização da participação destas vias nos processos de apren-

dizagem visual foi feita a partir de estudos com lesões Benowitz, 1980; Powers, Malozz & Williams, 1982; Watanabe, Ito & Ikushima, 1985; Bessette & Hodos, 1989).

Outro componente estriatal, o Neoestriado, também se apresenta subdividido em diferentes áreas. Estas diferenças foram estabelecidas através de uma análise citoarquitetônica (Rehkamper *et alii* 1985). O Neoestriado frontal está relacionado com o comportamento alimentar devido a suas conexões com o núcleo Basalis, localizado na porção anterior e basal do telencéfalo lateral (Ziegler, 1963). O Neoestriado caudal apresenta sensibilidade somática e auditiva (Funke, 1985; Benowitz, 1980). O Neoestriado intermédio difere histologicamente dos dois componentes neoestriatais e provavelmente atue como um relê, estabelecendo relações com outras áreas telencefálicas (Tuge & Shima, 1959). O Neoestriado recebe e envia projeções para o Arquiestriado, Hiperestriado e também apresenta conexões intranucleares. (Cohen & Karten, 1967).

O Arquiestriado caracteriza-se por ser uma zona sensorial e motora somática. Também apresenta um componente límbico. Cada área tem sido comparada funcionalmente com componentes estriatais de mamíferos. As porções mediais e posteriores teriam funções equivalentes ao complexo amigdalóide dos mamíferos (Zeier & Karten, 1971b). Desta forma o Arquiestriado estaria envolvido na recepção de informações sobre os estímulos aversivos para o animal (Benowitz, 1980). Também participa do controle da frequência cardíaca (Mac

Donald & Cohen, 1975). As porções anteriores e intermédia do Arquiestriado são comparadas ao córtex somato motor dos mamíferos (Zeier, 1971). Outra correlação estabelecida com estas porções é a participação no comportamento alimentar e no processo de vocalização, pois estabelece relações com o núcleo Basalis, componente do Neuestriado Anterior .

O Paleostriado, considerado o mais primitivo dos constituintes telencefálicas, consiste de dois distintos grupos de células que formam o complexo paleoestriatal. O Paleostriado primitivo tem sido considerado homólogo ao globo pálido de mamíferos; o Paleostriado agumentatum ao complexo caudado e putamen (Karten & Hodos, 1970; Cohem & Karten, 1967). Quanto aos comportamentos que envolvem aquisição e manutenção de informações, particularmente visuais, sabe-se que não dependem da integridade funcional da estrutura (Zeigler, 1963). Suas conexões intratelencefálicas são amplas e abrangem todas as estruturas (Kartem & Dubbeldam, 1973).

A interpretação das hipóteses quanto às funções dos núcleos telencefálicos foram fundamentadas em dados obtidos através de lesões destas estruturas. O objetivo geral dos estudos de lesões é descobrir quais as contribuições funcionais da estrutura cerebral específica através da subtração desta estrutura. Deve-se ter em mente que o sistema nervoso funciona como uma intrincada rede. Cada célula está sujeita a alteração na sua atividade em função da ação de outras células. Assim, a atividade geral da célula ou do agrupamento

de células, ou seja, os núcleos são resultado da soma de todas as atividades. Desta forma uma lesão em uma área específica poderá resultar em déficits maiores que lesão ampla que envolva mais de uma estrutura, pois esta poderia estar sob controle da estrutura lesada (Benowitz, 1980).

Lesões amplas do telencéfalo de aves abrangendo o Hiperestriado bilateralmente tem demonstrado déficits no desempenho discriminativo, tanto para discriminação de intensidade como para padrões (Karten & Hodos, 1970; Hodos & Karten, 1974). Estes déficits diferem quanto ao esquema de apresentação dos estímulos, se simultâneos ou sucessivos. Em discriminações sucessivas o déficit é maior do que o observado para discriminações simultâneas. Na reversão verifica-se uma grande preferência do sujeito em responder na presença do estímulo que anteriormente sinalizava o reforçamento (Benowitz, 1980). Pombos hiperestriatais exploram e movem-se continuamente (Zeigler, 1963). Lesões amplas do telencéfalo que resultam em déficits relacionados com o número de erros frente quando apresentados diferentes estímulos lembram os resultados obtidos em mamíferos com lesão no hipocampo quando submetidos a situações que envolvem inibição de respostas ou reinterpretação de um estímulo dentro de um contexto que necessita de associação (Benowitz & Lee Teng, 1973).

Lesões de amplitudes menores resultam em déficits específicos. Lesão hiperestriatal unilateral não influi na habilidade de respostas a reflexos condicionados. Lesões no Hiperestriado Anterior e Dorsal produzem alterações na aten-

ção do sujeito ao estímulo, mesmo que este seja considerado apropriado, isto é, capaz de manter a associação estabelecida com resposta e sua consequência; lesões no Hiperestriado Dorsal resultam em déficits na aprendizagem discriminativa de padrões (Benowitz & Lee Teng, 1973) e em aprendizagens discriminativas de intensidade (Hodos & Karten, 1976). Estes dados entram em contradição com os dados obtidos por MacPhail (1963) que demonstrou que lesões hiperestriatais não resultam em maior número de erros. Lesões no Wulst resultam em alterações na capacidade dos pombos em inibir uma resposta consideradas inata como o bicar (MacPhail, 1976; dBenowitz, 1980; Kraemer, 1984). Provavelmente o déficit ocorre devido à falta de um componente inibitório no controle (Stettner & Schultz, 1967; Benowitz & Lee Teng, 1973) Lesões dorsomediais interferem na aquisição da reversão. Contudo, se a lesão restringir-se à área posterolateral o déficit é menor, podendo-se observar tanto a aquisição como a manutenção da aprendizagem discriminativa e da reversão (Cohen, 1967). Um efeito transitório que se verifica após lesões hiperestriatais é a diminuição das respostas dos sujeitos aos estímulos do meio, os quais mostram-se catalepticos ou sonolentos (Zeigler, 1971a).

Lesões Ectoestriatais resultam em déficits específicos, diferentes dos resultados observados após lesões hiperestriatais. A diferença também pode ser observada quando comparadas às lesões em áreas diferentes do mesmo agrupamento celular. Lesões no componente periférico do Ectoestriado,

resultam em déficits na discriminação de formas e padrões; (Hodos and Karten, 1966; Hodos, 1970; Hodos, 1988) lesões no componente central resultam em déficits para discriminação de intensidade (Hodos and Karten, 1966; Karten & Hodos, 1970; Hodos *et alii*, 1988; Bessette & Hodos, 1989).

O efeito das lesões ectoestriatais e o comprometimento desta estrutura em comportamentos discriminativos a estímulos visuais também pode ser verificado em lesões conjugadas e seriadas que envolvem outras estruturas telencefálicas ou subtelencefálicas participantes das vias visuais. Lesões seriadas, dentro de uma sequência temporal, e lesões conjugadas de duas estruturas participantes do processo visual tem mostrado a existência de sistemas funcionais ativos somente em determinadas situações. (Hodos & Bombright, 1974; Hodos & Karten, 1976; Watanabe, Ito & Ikushima, 1985; Riley, Hodos & Pasternak, 1988; Hodos, Weiss & Bessette, 1988). Nem sempre lesões resultam em déficits comportamentais. Os dados obtidos após lesões neoeestriatais mostram claramente a inexistência de uma relação direta deste núcleo com comportamentos discriminativos a estímulos visuais. Provavelmente devido a ação de relê que lhe atribuíram, uma vez que somente estabelece conexões intratelencefálicas (Zeier, 1967; Benowitz, 1980).

Quando as lesões envolvem, além do Neoeestriado, também o Paleoeestriado e o Arquiestriado pode-se verificar alterações no comportamento operante dos pombos, os sujeitos mostram-se mais ativos, com um bico denominado de alucina-

tório. Estes déficits somente são observados em sujeitos adultos (Zeigler, 1963)

Lesões Arquiestriatais resultam em inabilidade dos sujeitos em frear respostas na presença de um estímulo considerado aversivo (Benowitz, 1980). Estes resultados apoiam a idéia de que o Arquiestriado participaria do sistema responsável por comportamentos inibição comportamental. Outra atribuição a esta estrutura é sua participação no comportamento alimentar devido a sua relação com o núcleo Basalis (Zeigler, 1973b ; 1974).

A análise da literatura mostra, assim, que a grande parte de trabalhos que investigam as bases neurais da aprendizagem em pombos tem utilizado preferencialmente lesões do tecido neural em estruturas localizadas e restritas. Dentre os poucos estudos que tem enfatizado a importância da utilização de preparações com lesões massivas do telencéfalo salientam-se os de Brunelli, Magni, Moruruzzi & Musumeci (1972), De Souza, Britto & Ferrari (1990) e Toledo (1989).

Baseados nos dados descritos na literatura analisada, o presente trabalho tem como objetivo analisar o envolvimento de estruturas telencefálicas de pombos (*Columba livia*) no processo de aquisição e manutenção da aprendizagem de Discriminação e de Reversão da discriminação, utilizando técnicas de ablação massiva de estruturas telencefálicas.

MATERIAIS E MÉTODOS .

MÉTODOS

SUJEITOS

Foram utilizados 14 pombos, adultos, da derivação da espécie *Columba livia*, pesando em média 300 gr. Os pombos foram alojados individualmente em gaiolas viveiro no Biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da UNICAMP, com água e alimento à vontade (*ad libitum*) durante os períodos de adaptação às condições de alojamento e durante a recuperação pós-cirúrgica. O alimento fornecido consistiu de uma mistura de ração para pombos, quí- rera de milho, semente de girassol, casca de ovo, areia, além de uma complementação vitamínica (Vita Gold, B6 e B12) administrada na dose de 1 ml/l, uma vez por semana. No bio- tério o ciclo claro-escuro foi mantido em 12-12 horas, res- pectivamente para maior controle das variáveis externas que pudessem vir a interferir no desempenho global dos sujei- tos. Durante as fases experimentais os sujeitos foram manti- dos em privação alimentar para a manutenção do peso experi- mental, definido como 80% do peso médio *ad libitum*. Para o

cálculo do peso experimental os sujeitos foram pesados diariamente por um período de 15 dias ou até a estabilidade do peso antes do início do condicionamento da resposta de bicar o disco. Os pesos obtidos nos últimos 10 dias foram usados como base para o cálculo de 80% de peso médio, para fins de controle de privação. Este peso atingido por meio da retirada gradual de alimento, foi mantido durante todo o tempo de experimento permitindo-se uma variação de mais ou menos 10 g. Os sujeitos tiveram livre acesso à água em suas gaiolas-viveiro.

Os pombos foram distribuídos aleatoriamente em quatro grupos definidos de acordo com a sequência de procedimento experimentais conforme apresentado na Figura 1.

GRUPO Lesão Telencefálica- Aprendizagem (LA)-

O objetivo deste grupo foi analisar a aquisição e a manutenção da aprendizagem discriminativa e de reversão da discriminação como função de lesões telencefálicas. Quatro pombos (Pb 40, PB 17, PB 44, Pb 98) foram submetidos à ablação de estruturas telencefálicas antes das etapas de aprendizagem, com exceção do sujeito 40 que morreu após a estabilidade do comportamento na etapa de discriminação.

FIGURA 1 - Sequência de etapas pelas quais passaram os sujeitos dos grupos de cirurgia de Lesão das estruturas telencefálicas Aprendizagem (LA); Não Lesão- Aprendizagem (NA); Cirurgia Simulada-Aprendizagem (SA); Aprendizagem- Lesão- Reintrodução à Condição de Discriminação Pré-lesão (ALA), nas condições Pré e Pós Cirurgia.

SEQUÊNCIA DE ETAPAS EXPERIMENTAIS

GRUPOS

N. OPERANTE COND. RESP. TREINAMENTO REF. POSIT. DISCRIMINAÇÃO REVERSÃO

[LA
(LESÃO-APRENDIZAGEM)]



[SA
(LESÃO SIMULADA -
APRENDIZAGEM)]



[NA
(NÃO OPERADOS -
APRENDIZAGEM)]



[ALA
(APRENDIZAGEM-LESÃO-
APRENDIZAGEM)]



PRÉ LESÃO



PÓS LESÃO

GRUPO Lesão Simulada- Aprendizagem (SA-).

Quatro pombos (PB 102.1, PB 102.2, PB 66, PB 87), serviram como sujeitos-controle (cirurgia SHAM) com o objetivo de verificar-se a possível influência do trauma cirúrgico na aquisição e manutenção de aprendizagem de discriminação. Os pombos foram submetidos a uma cirurgia simulada antes das etapas do procedimento experimental.

Grupo Não Lesão-(NA) - Dois pombos (PB 125, PB 124) passaram pela mesma sequência experimental que os sujeitos dos grupos LA e SA sem, entretanto, passar por cirurgia experimental ou simulada. O objetivo deste grupo foi analisar o comportamento operante de pombos que não tiveram exposição prévia às condições cirúrgicas, mas que foram colocados sob as mesmas contingências de reforço programadas para os sujeitos dos outros grupos.

Grupo Aprendizagem-Lesão -Aprendizagem (ALA). O objetivo deste grupo foi analisar comparativamente a aprendizagem e a manutenção de comportamento discriminativo nas fases Pré e Pós cirúrgica. Três pombos (PB 33, PB 34, PB 71) foram submetidos a diferentes etapas de aprendizagem antes da cirurgia de ablação de estruturas telencefálicas (Pré). Após a lesão e a recuperação do comportamento alimen-

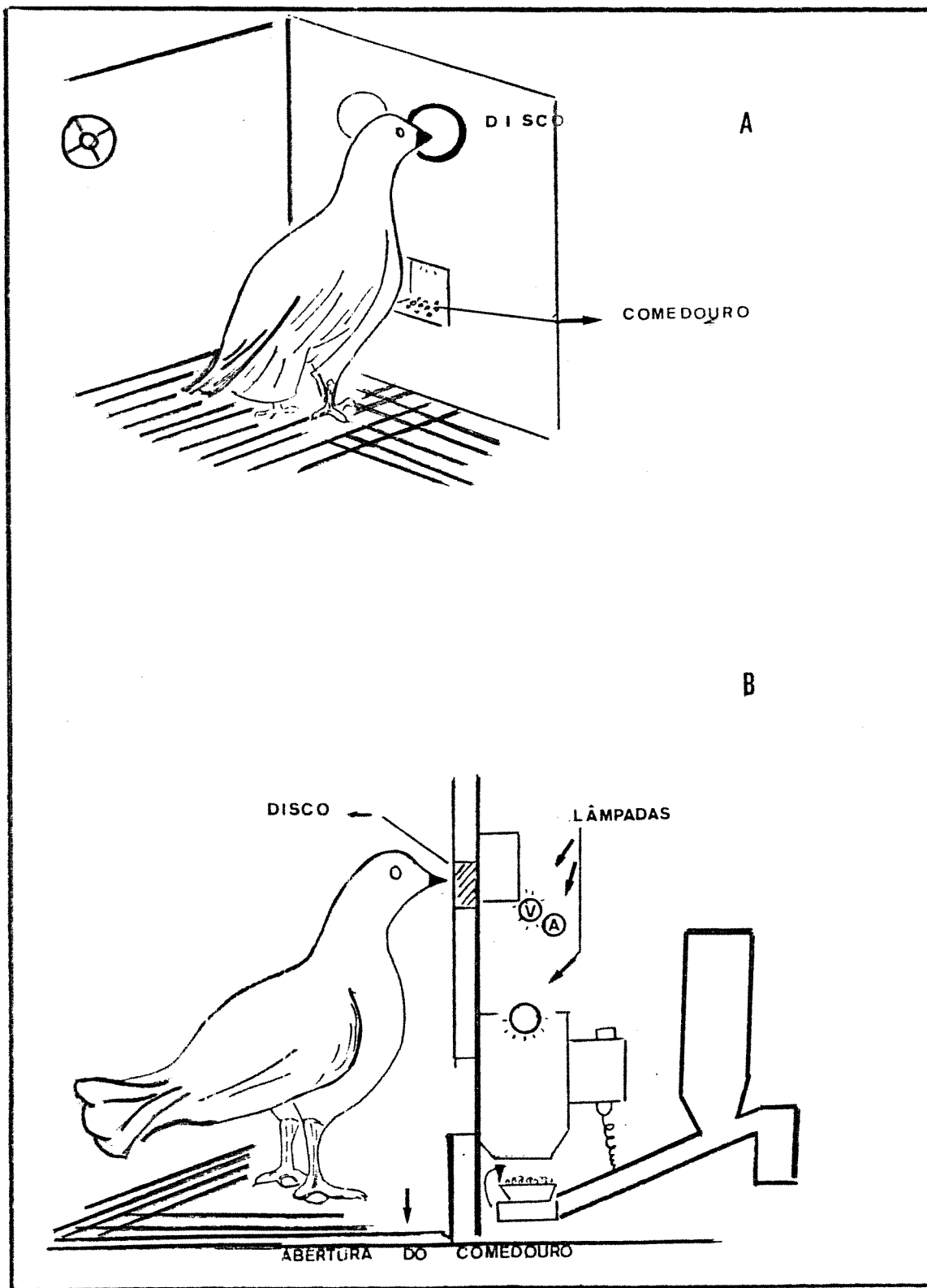
tar foram reexpostos à condição de discriminação e à aprendizagem de reversão da discriminação (Pòs).

EQUIPAMENTO

Foi utilizado uma câmara padrão de condicionamento operante para pombos com duas chaves de respostas(disco) com 2,0 cm de diâmetro (Ferster e Skinner, 1958 ;ver Figura 2). O disco da direita constituiu o *operandum* no qual foram apresentados os estímulos: Luz Amarela e Luz Vermelha. Abaixo do disco havia uma abertura na qual era apresentada o alimento como consequência da resposta de bicar o disco. A câmara experimental estava localizada em uma sala com isolamento acústico. Um ventilador, localizado na parede oposta àquela que tinha o disco de resposta, permanecia ligado durante a sessão experimental e garantia a circulação do ar. Através de uma porta de acrílico, colocada na parte frontal da câmara experimental, era possível fazer observações diretas do comportamento dos sujeitos. Durante as sessões a luz ambiental permaneceu ligada até que os sujeitos adquirissem a resposta de bicar o disco.

A programação dos estímulos e dos registros dos dados foi realizada por meio de um painel eletromecânico com

FIGURA 2- Ilustração da Câmara de Condicionamento Operante (Modelo Ferster & Skinner, 1958) com o disco de resposta e a abertura para liberação do alimento como consequência da resposta de bicar o disco.



circuitos de relês (BRS,TECH Service International INC), localizado em uma sala anexa à sala de experimentação, onde estava localizada a câmara de condicionamento operante.

Para a cirurgia de lesão das estruturas telencefálicas foi utilizado o aparelho extereotáxico David-Kopf mod. 1204, com adaptador Revzin para pombos, uma broca de alta rotação e uma bomba de sucção, além do material cirúrgico (bisturi, pinças, agulha e linha de sutura) e anestésico (éter). Para a histologia foram utilizados um dissecador e uma bomba a vácuo, além do formol utilizado como fixador. A sala cirúrgica foi esterilizada com auxílio de uma lâmpada ultravioleta e mantida durante e após o procedimento cirúrgico com purificadores de ar da marca Clover. Foram utilizados também um aquecedor elétrico para manter a temperatura ambiente de 30 C e termômetro (Incotherm) para controle da temperatura da sala.

PROCEDIMENTO

O procedimento experimental geral teve como objetivo a análise do comportamento de pombos submetidos a diferentes etapas de aprendizagem:

I- condicionamento da resposta de bicar o disco.

II- Treinamento em situações de programação de diferentes contingências de reforçamento.

III- Discriminação e reversão da discriminação.

Estas etapas antecederam (grupo ALA) ou não a cirurgia de ablação de estruturas telencefálicas (grupo LA) e cirurgia simulada(SA). Para, o grupo NA, o procedimento experimental foi iniciado após o período de adaptação às condições de alojamento e de privação até o peso experimental.

I- Condicionamento da Resposta de Bicar o Disco.

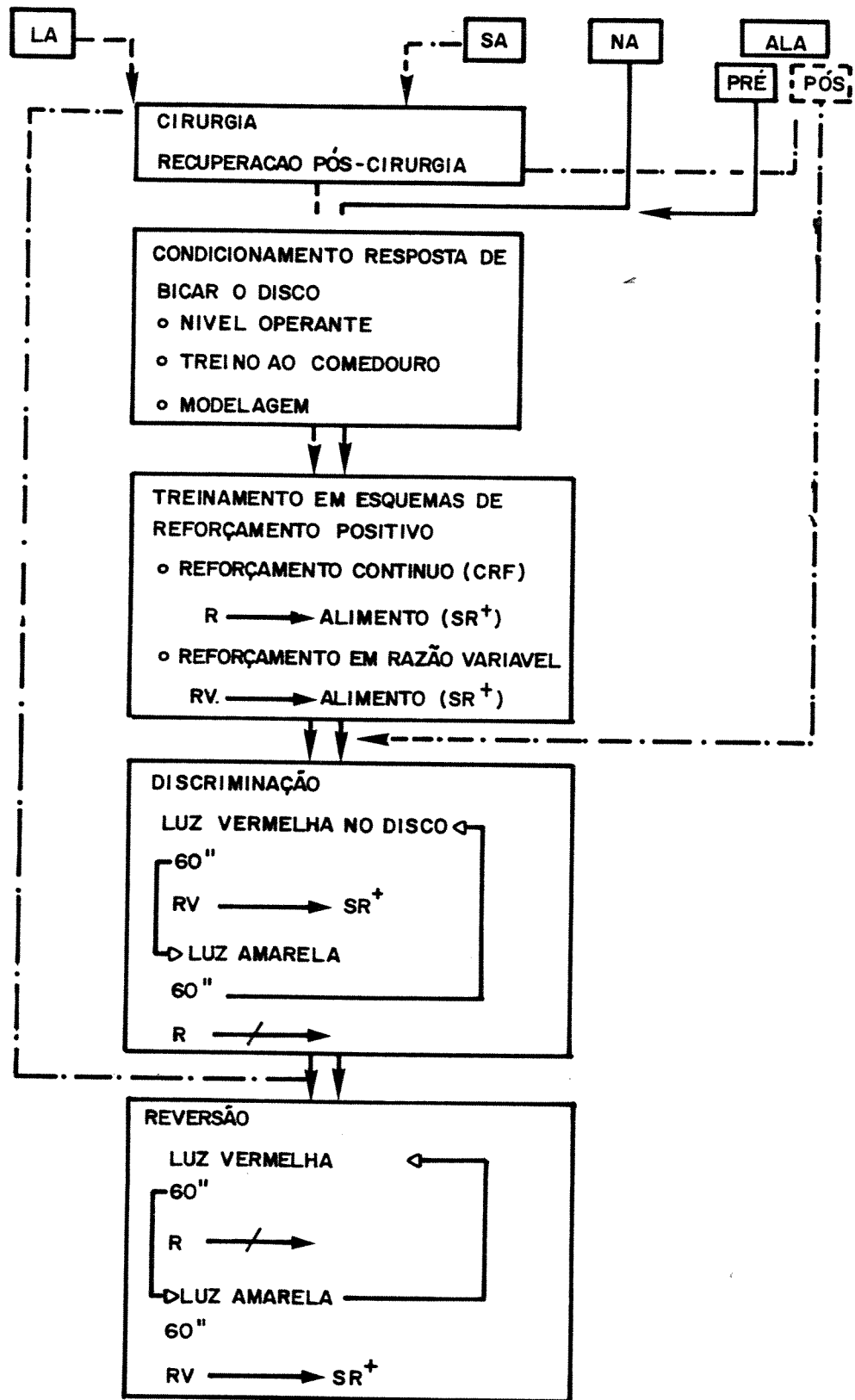
O condicionamento da resposta de bicar o disco envolveu três etapas diferentes:

Na etapa de NÍVEL OPERANTE, os sujeitos foram colocados na câmara de condicionamento operante para que fossem observados seus comportamentos e a frequência incondicionada da resposta de bicar o disco. Nesta etapa nenhuma consequência foi programada em função das suas respostas ao novo ambiente. O registro comportamental foi feito de maneira direta pelo experimentador de acordo com o catálogo de comportamentos, descrito por FERRARI (1982), durante uma sessão de 30 min. O registro do nível operante serve como uma base para as comparações posteriores com a situação em que houve programação de consequências especiais para a resposta selecionada, no caso, bicar o disco.

A etapa seguinte consistiu do TREINO AO COMEDOURO, cujo objetivo foi estabelecer uma relação entre o comedouro e o alimento que ficava exposto por um período de 20 seg a cada minuto. Durante a exposição do alimento o comedouro ficava iluminado. As sessões diárias duravam 30 min. O número de sessões realizadas variou para cada pombo, e foram realizadas até que o sujeito se aproximasse sistematicamente

FIGURA 3 - Representação diagramática da sequência de procedimentos experimentais pelas quais passaram todos os sujeitos experimentais.

PROCEDIMENTO



do comedouro quando este era acionado, condição necessária para a etapa posterior (ver Tabela 1).

A terceira etapa foi a MODELAGEM DA RESPOSTA propriamente dita e consistiu de um reforçamento diferencial de aproximação sucessiva à resposta de bicar o disco. De acordo com esse procedimento, qualquer resposta de orientação para o comedouro ou para a chave de resposta era seguida por reforçamento alimentar. Estas respostas constituíam uma cadeia comportamental que definiam o padrão da resposta de bicar o disco, e formavam o elo de ligação que garantiam a ocorrência da resposta selecionada . Nesta fase o objetivo foi estabelecer uma relação entre: o disco, o alimento e a resposta de bicar o disco. O disco permaneceu iluminado com a luz vermelha durante a sessão. O tempo de reforçamento dado pelo tempo de exposição do alimento diminuiu gradativamente de 20 s para 6 s ,após ter sido estabelecido o objetivo da fase, ou seja, a relação estímulo-resposta-consequência (reforço). O tempo máximo das sessões de modelagem foi de 1 h. Após a aquisição da resposta de bicar o disco a iluminação da sala experimental foi gradualmente diminuída até que a luz do disco e do comedouro constituíssem as únicas fontes de luz. O critério utilizado para verificar a aquisição da resposta de bicar o disco consistiu na análise da frequência de resposta do sujeito no final da sessão. A frequência mínima exigida foi de 15 respostas sucessivas, todas seguidas por reforçamento alimentar.

II- Treinamento em Situações de Diferentes Contingências de Reforçamento

Após o condicionamento da resposta de bicar o disco introduziu-se o esquema de REFORÇAMENTO CONTÍNUO (CRE), onde cada resposta de bicar o disco era eficaz para acionar o comedouro e garantir o acesso ao alimento por 6 s. As sessões diárias tinham duração de 60 min foram realizadas no período da manhã por 10 dias. O objetivo desta etapa foi de manter o comportamento operante dos sujeitos .

A introdução de um novo esquema de reforçamento com uma média de reforçamento para cada 5 respostas denominado de RAZÃO VARIÁVEL (RV 5) teve como objetivo a manutenção desse comportamento operante do sujeito e, devido a característica deste esquema que é um aumento da resistência a extinção da resposta, produzir um aumento na frequência de respostas. Neste novo esquema o número de reforçamentos variou em função do comportamento operante do sujeito, ou seja, da frequência de respostas de bicar o disco. Esta etapa foi realizada por 14 sessões com 30 min de duração.

Durante estas etapas de treinamento o disco permaneceu constantemente transiluminado com uma luz vermelha que sinalizava o reforçamento alimentar.

III- Discriminação e Reversão da Discriminação

A SITUAÇÃO DE DISCRIMINAÇÃO caracterizou-se pela programação de duas situações ambientais, dadas por dois estímulos diferentes correlacionados com diferentes probabilidades de reforçamento: Luz Vermelha, sinalizando o reforçamento (S+) e Luz Amarela, correlacionada com a ausência do reforçamento ou a extinção da resposta (S)-. Os dois estímulos foram apresentados em situação de discriminação sucessiva, alternando-se num mesmo disco. A introdução da discriminação, que caracterizou o início do treino discriminativo, consistiu numa sessão introdutória em que a duração dos estímulos foi de 40 s para S- e 60 s para S+. A partir da segunda sessão os estímulos Vermelho e Amarelo se alternavam a cada 60 seg. O treino discriminativo foi realizado em sessões diárias de 60 min de duração até que os sujeitos atingissem o critério de estabilidade da resposta de bicar o disco para ambos os componentes. O critério de estabilidade foi definido como ausência de variabilidade na frequência de respostas de bicar o disco e verificado através do cálculo da frequência média de respostas/min nas seis últimas sessões denominadas de sessões-critério. Os cálculos eram realizados diariamente após um mínimo de 14 sessões experimentais e consistiu na determinação das diferenças entre as médias parciais de 3 primeiras sessões e das 3 últimas

sessões. A diferença das médias parciais não podia ser superior a 10% da média total das seis sessões. Durante toda a etapa de treino discriminativo as sessões duraram 60 min e foram realizadas diariamente, com exceção dos dias em que o peso dos sujeitos apresentava variação além da permitida em relação ao peso experimental .

A REVERSÃO DA DISCRIMINAÇÃO caracterizou-se pela inversão do significado funcional anterior dos estímulos em relação à etapa de discriminação. Nesta etapa a Luz Vermelha correlacionava-se com não reforçamento alimentar (Extinção) e a Luz Amarela o reforçamento em RV 5 para a resposta de bicar o disco. O final do treinamento sob estas contingências foi determinado pela observação de estabilidade na frequência de respostas de bicar o disco em ambos os componentes Vermelho e Amarelo, que se alternavam no disco a cada 60 seg. As sessões com duração de 60 min também foram realizadas dentro dos mesmos critérios da etapa anterior, de Discriminação.

Todas a sequência de procedimentos experimentais, para cada grupo e em cada condição, é descrita na Figura 3 por meio de uma representação diagramática. A sequência dos experimentos foi a mesma para os diferentes grupos, exceto para o grupo ALA cujo procedimento foi desenvolvido em duas condições experimentais de Pré e Pós lesão. A fase Pré lesão consistiu na aquisição da resposta de bicar o disco, no treinamento em situações de diferentes contingências e na aprendizagem Discriminativa. A fase Pós lesão consistiu na

reexposição dos sujeitos a condição de Discriminação Pré lesão e na Reversão da discriminação. O início da fase Pós lesão iniciou após os sujeitos recuperarem o comportamento alimentar. Durante o período de recuperação os sujeitos ALA e LA foram mantidos em uma sala com temperatura ambiente controlada, e alimentados diretamente pelo experimentador com água e alimento.

CIRURGIA DE LESÃO DAS ESTRUTURAS TELENCEFÁLICAS

De acordo com a técnica de Brunelli, Magni, Moruzzi e Musemeci (1972), os pombos foram anestesiados profundamente com éter e fixados no aparelho estereotáxico. Após a incisão da pele foi feita a abertura de dois orifícios na região dorso-antero-lateral da caixa craniana com o auxílio da broca de alta rotação (trepanação) que permitiram acesso ao tecido nervoso. A ablação do tecido neural correspondente aos núcleos estriatais do telencéfalo de pombos foi feita por sucção, com a utilização de uma pipeta de 2 mm de diâmetro. Com o auxílio de uma lupa era possível inferir o tecido que estava sendo lesado, sendo que só com a análise histológica era obtida a comprovação da amplitude de lesão. A cavidade,

produto da lesão, após completa limpeza com pequena bolinhas de algodão, era preenchida com um hemostático (Fibrinol) com o objetivo de auxiliar na coagulação do sangue e evitar futuras hemorragias. Após estas etapas do processo cirúrgico o tecido epitelial era novamente aproximado e suturado. Após a cirurgia de lesão das estruturas telencefálicas os sujeitos recebiam salina hipertônica intraperitonalmente para ajustes da perda de líquido, além da injeção intramuscular de antibiótico (Benzetacil).

HISTOLOGIA

Após o término do procedimento experimental os pombos dos grupos ALA e NA foram anestesiados com éter e sacrificados após infusão no ventrículo esquerdo com solução de salina a 0.9% seguida de formol a 10%. Após a decapitação do animal, a cabeça embebida em formol a 10% foi então submetida a vácuo para maior ação do fixador, solução em que permaneceu no mínimo por 7 dias na geladeira, para adicional fixação do tecido nervoso e assegurar a conservação morfológica dos elementos anatômicos e torná-los aptos ao tratamento histológico. As etapas seguintes de lavagem em água corrente, desidratação em série progressiva de etanol, clarificação com xilol e embebecimento em parafina permitiram a posterior preparação do tecido para a análise histológica. A coloração baseada na técnica de Nissl, por impregnação do RNA, permitiu a visualização do corpo celular do tecido restante. Os cérebros foram seccionados com corte sagital e frontal de 15 μ m e examinados por três observadores um dos quais não tinha conhecimento dos resultados comportamentais. A reconstrução do cérebro foi feita de acordo com o atlas de Karten & Hodos (1967).

Antes do procedimento histológico foi feita a análise macroscópica da lesão.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

A comprovação estatística para a significância dos dados de comparação entre os grupos foi feita com o emprego da prova U de Mann- Wittney, por se tratar de uma das mais poderosas provas não paramétricas utilizadas para este tipo de comparação entre amostras independentes.

RESULTADOS

R E S U L T A D O S

O comportamento operante de todos os sujeitos para as diferentes etapas do procedimento experimental foi analisado em relação a:

- A) Número de sessões necessárias para o condicionamento da resposta de bicar o disco.
- B) Número de sessões necessárias para atingir o critério de estabilidade do comportamento nas etapas de Discriminação e de Reversão da discriminação.
- C) Frequência de respostas/min em ambos os componentes, Vermelho e Amarelo, nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação. O cálculo da frequência de respostas consis-

tiu na razão R/T , onde o R é o número de respostas e T é o tempo total de cada estímulo em cada sessão, ou seja, 30 minutos.

D) Valores de índice de Discriminação(I.D.) calculados como uma proporção $V/V+A$, onde V é o número de respostas em Vermelho e A é o número de respostas em Amarelo, nas etapas de Discriminação e de Reversão da discriminação.

A análise do número de sessões necessárias para a aquisição da resposta de bicar o disco foi feita para cada grupo e para cada sujeito individual, dentro dos grupos (Tabela 1). Enquanto os pombos ALA, SA e NA adquiriram a resposta de bicar o disco em uma única sessão, pode-se verificar que no grupo LA houve necessidade de número de sessões que variou entre 1 a 6 sessões para a modelagem da resposta. Ao mesmo tempo esses estes sujeitos só apresentaram frequências estáveis de bicar o disco nas etapas de Discriminação e de Reversão da discriminação após um maior número de sessões quando comparados com os sujeitos SA, NA e os sujeitos ALA na condição Pré-lesão. Para os sujeitos LA foi necessário um mínimo de 30 sessões (PB 40) e um máximo de 63 (PB 98) para a estabilidade da resposta de bicar o disco na etapa de Discriminação, enquanto que na Reversão o número

mínimo de sessões foi de 34 (PB 17) e o máximo de 38 (PB 44). Quando se analisa o número de sessões até a estabilização para os sujeitos ALA, verifica-se o mesmo tipo de dado na condição Pós-lesão, com um número mínimo de sessões equivalentes a 26 sessões (PB 71) e um máximo de 76 sessões (PB 33). Pela análise comparativa entre a fase Pré-lesão para os sujeitos ALA e os dados dos sujeitos NA e SA, pode-se verificar um número reduzido de sessões para a estabilidade da resposta para todos os sujeitos. Um dos sujeitos apresentou estabilidade da resposta com o número mínimo de sessões estabelecido no procedimento experimental de 14 sessões (PB 124), enquanto que os outros sujeitos apresentaram variações individuais entre 15 a 30 sessões. A análise comparativa dos grupos de pombos quanto ao número de sessões é mostrado na Figura 4. A análise estatística, referente ao número de sessões, indicou diferenças significantes ($p < 0.05$) para comparações do grupo experimental LA com pombos SA, NA e ALA Pré-lesão na Discriminação. Na Reversão da discriminação o número de sessões necessárias para a estabilidade da resposta diferiu significativamente ($P < 0.05$) quando se compararam os grupos experimentais LA ($P < 0.05$) e ALA Pós-lesão ($P = 0.05$) com o grupo controle NA.

Em resumo, pode-se concluir, baseado nos dados apresentados acima, que os sujeitos LA necessitaram um maior número de sessões tanto para a aquisição da resposta de bicar o disco, como para a estabilidade do comportamento operante na etapa de Discriminação quando comparados com os

dados dos sujeitos controles SA, NA e ALA na fase Pré-lesão. Na etapa de Reversão da discriminação o número de sessões necessárias para a estabilidade da resposta de bicar o disco não diferiu significativamente dos dados dos sujeitos controles.

Os dados de frequência de respostas/min para os diferentes grupos permitem a análise individual e intergrupar. A análise individual dos dados mostra as características de cada pombo com relação à frequência de respostas de bicar o disco em função das contingências estabelecidas. A análise grupal mostra as tendências dos sujeitos conforme as condições experimentais às quais foram submetidos.

A Figura 5 mostra a frequência de bicar o disco Vermelho e Amarelo, nas etapas de Discriminação e de Reversão da discriminação para os sujeitos do grupo LA. Cada ponto refere-se à média de respostas/min de cinco sessões experimentais. Na etapa de Discriminação pode-se observar uma diferença quanto à frequência de respostas para ambos os componentes em função das contingências específicas programadas. Para o PB 44 a frequência de respostas em Vermelho, que variou entre 18 e 28 respostas/min, foi maior que a frequência de respostas em Amarelo, que teve uma frequência inicial de cinco respostas/min. A partir do segundo bloco de sessões houve um decréscimo na frequência, chegando próxima de zero. Para os outros três sujeitos LA, nesta mesma etapa, a variabilidade da frequência foi maior. Entretanto, a diferenciação da taxa de respostas para o Vermelho e para o

Amarelo se mantiveram. Para o Pb 40 houve necessidade de retornar à condição de RV 5 em função do decréscimo da taxa de respostas para zero nos dois componentes do estímulo. Foram realizadas 14 sessões de RV 5 durante o treinamento de Discriminação com diferentes tempos de reforçamento. A diminuição de tempo inicial de 20 s para 6 s foi gradual para que o sujeito mantivesse o responder. Após a sessão de RV 5 a característica inicial do responder diferencial se manteve, com taxas altas de respostas em Vermelho entre 25 a 35 respostas/min. Para o sujeito 17, nas primeiras sessões a diferença entre as taxas de respostas para o Vermelho se mantiveram próximas e equivalentes à média de 10 respostas/min e cinco respostas/min, respectivamente. A partir do segundo bloco de sessões houve um aumento na taxa de respostas em Vermelho para 20 respostas/min e um decréscimo da taxa para Amarelo (2 respostas/min). As variações das taxas persistiram durante o treinamento com queda na frequência em Vermelho e aumento na frequência em Amarelo. Estas variações podem se verificadas na amplitude de variação dos diferentes valores da frequência média de respostas. No final do treinamento a frequência de respostas para o Vermelho se manteve na média de 32 respostas/min e o Amarelo entre 2,5 e 5 respostas/min. Para o PB 98 a frequência inicial elevada para o Amarelo superou a taxa de respostas para o Vermelho. A partir do segundo bloco de sessões houve um decréscimo gradual na taxa inicial de respostas para o Amarelo que de 45 respostas/min chegou a 15 respostas/min.. As frequências pa-

ra o Vermelho se mantiveram entre 35 a 45 respostas/min. Com o treinamento observou-se flutuações das taxas de respostas, cujo valor mínimo foi de 12 respostas/min e máximo de 40 respostas/min. Novamente as taxas de respostas em Amarelo superaram as taxas de respostas em Vermelho que permaneceram na média de 35 resp/min, enquanto que em Amarelo a média esteve entre 12 e 15 respostas/min. As variações observadas na frequência de respostas para todos os sujeitos podem ser verificadas na análise das alterações da amplitude de variação para os dois estímulos. Na etapa de Reversão da discriminação, as taxas de respostas, para o PB 44, acompanharam as alterações nas contingências do reforçamento, sendo que as respostas em Amarelo superaram as taxas de respostas em Vermelho, como era esperado. No início do processo, com a introdução de novos valores de reforçamento para os estímulos, as taxas em Amarelo permaneceram entre 25 e 30 respostas/min. Na fase final do processo, de estabilidade do comportamento, houve um decréscimo na frequência de respostas para o Amarelo com valores da média entre 12 e 22 respostas/min, enquanto que para o Vermelho os valores ficaram próximos de zero. Para o PB 17, nas primeiras sessões da etapa de Reversão da discriminação as respostas em Vermelho superaram as taxas de respostas em Amarelo. Com o treinamento, houve a inversão dos valores para as taxas e a frequência de respostas em Amarelo superou a frequência de respostas em Vermelho. Entretanto, as diferenças estabelecidas entre as médias de respostas em Vermelho e Amarelo se mantiveram

muito próximas chegando no final a se sobrepor com uma média de 35 respostas/min. Para o PB 98, as variações foram menores quando comparadas com a etapa de Discriminação. Nas primeiras sessões a taxa de respostas em Vermelho foi maior que as taxas em Amarelo e a partir do quarto bloco de sessões houve inversão dos valores com as taxas de respostas em Amarelo maior que a taxas de respostas em Vermelho. Quando o procedimento experimental foi interrompido nesta fase, por morte do sujeito, os dados demonstravam a tendência do sujeito para a aquisição da Reversão.

Em resumo, os dados referentes a frequência de respostas dos sujeitos LA, para os dois componentes do estímulo mostram uma grande variabilidade que se manteve nas diferentes etapas do procedimento experimental, com exceção do PB 44. Apesar desta grande variabilidade, os sujeitos, mostraram capacidade de aquisição e manutenção da aprendizagem de Discriminação e de Reversão. Na etapa de Reversão, entretanto, verificou-se que um dos sujeitos não respondeu diferencialmente aos dois estímulos.

Na Figura 6 pode-se observar que os sujeitos NA (PB 124 e PB 125) apresentaram um comportamento operante semelhante nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação. Na etapa de Discriminação o PB 124 apresentou um responder diferencial aos dois estímulos, com uma frequência em Vermelho superior à frequência em Amarelo. A diminuição da taxa de respostas para o Vermelho, de 20 respostas/min para 15 respostas/min durante o treinamento, foi acompanhada da

diminuição da taxa de respostas em Amarelo de 5 respostas/min para valores próximo de zero. Para o PB 125 pode-se observar uma maior variabilidade na amplitude da frequência de respostas, quando comparado com o PB 124. Para este sujeito o responder diferencial para os dois estímulos também foi observado. As taxas para o Vermelho variaram entre 20 e 25 respostas/min e para o Amarelo entre 0 e 10 respostas/min. Na etapa de Reversão, o padrão das respostas característico de cada pombo também se manteve. A frequência para o Amarelo foi maior que para o vermelho. Para o PB 125 a frequência inicial de 15 respostas/min para o Vermelho, seguida do decréscimo para zero, contrasta com o resultado da frequência para o Amarelo, cuja frequência inicial foi de 20 respostas/min e na fase final do procedimento foi de 25 respostas/min, caracterizando uma curva de aprendizagem. Para o PB 124, a frequência média de respostas em Amarelo se manteve entre 20 respostas/min, com pequenas alterações, e a frequência para o Vermelho entre zero e cinco respostas/min. Para os dois sujeitos houve um aumento na frequência de respostas para os dois estímulos na etapa de Reversão quando comparada com a frequência de respostas observada na Discriminação.

Em resumo, os dados dos sujeitos NA mostram que a variabilidade na frequência de respostas para ambos os componentes do estímulo nas diferentes etapas do procedimento acompanhou variação na programação das contingências do reforçamento, indicativa da capacidade dos sujeitos na aquisição da aprendizagem discriminativa e na manutenção do res-

ponder diferencial tanto na Discriminação como, na Reversão da discriminação.

Os dados dos sujeitos SA, mostrados na Figura 7, indicam que no decorrer da etapa de Discriminação as taxas de respostas em Vermelho para todos os sujeitos superaram as taxas em Amarelo, apesar das diferenças individuais. No início da Discriminação, o PB 102.2 apresentou um responder semelhante para os dois estímulos, com uma média de 15 respostas/min. Com o treinamento houve diferenciação do responder com um aumento da taxa de respostas para o Vermelho para 25 respostas/min e uma diminuição para o Amarelo para 7 respostas/min, sendo que na etapa final os valores de frequência de respostas diminuem para os dois estímulos chegando a 20 respostas/min para o Vermelho e 5 respostas/min para o Amarelo. Para o PB 102.1 o padrão de respostas foi semelhante ao do PB 102.2, com aumento da taxa para o Vermelho e diminuição para o Amarelo. Durante o treinamento, as frequências de respostas para o Vermelho e Amarelo atingiram valores de 25 respostas/min e 3 respostas/min, respectivamente. Nas últimas sessões a frequência para o Vermelho atingiu valores de 20 respostas/min e o Amarelo de 5 respostas/min. O PB 87, embora mostrasse uma variabilidade na taxa de respostas entre 25 e 30 para o Vermelho e entre 12 a 20 para o Amarelo, nos primeiros blocos desta etapa, na fase final apresentou taxas de respostas semelhantes àsquelas observadas para os sujeitos 102.1 e 102.2, com uma média que se estabeleceu entre 25 respostas/min para o Vermelho e 5

respostas/min para o Amarelo. Para o PB 66 não ocorreram grandes alterações na frequência de respostas, ficando a média em 25 respostas/min para o Vermelho e zero para o Amarelo. Na etapa de Reversão da discriminação, houve um aumento na taxa para os dois estímulos, para todos os sujeitos SA como foi observado, também, para os sujeitos NA. A variação na frequência acompanhou a alteração na contingência do reforçamento com a inversão dos valores nas taxas de respostas. As taxas de respostas em Amarelo foram superiores às que- las em Vermelho, caracterizando a aquisição de uma nova discriminação. Para todos os sujeitos SA a média na frequência em Amarelo, na fase final desta etapa, se manteve próxima a 25 respostas/min, semelhante ao padrão observado na etapa de Discriminação para as respostas à luz Vermelha que, também, tinha como consequência o reforçamento. A análise estatística mostrou não haver diferença significativa ($P > 0.05$) com relação as taxas de respostas quando comparamos os grupos controles NA e SA. Entretanto, a diferenciação significativa estatisticamente ocorreu quando a comparação foi feita entre os sujeitos LA (PB 17, PB 44, PB 40 e PB 98).

Em resumo, pode-se verificar que os sujeitos SA, assim como os sujeitos NA, mostraram a aquisição e a manutenção da aprendizagem de Discriminação e de Reversão da discriminação com uma variabilidade que se manteve entre valores equivalentes a 20 e 25 respostas/min para o estímulo que sinalizava o reforçamento e entre 0 e 10 para o estímulo que sinalizava o não reforçamento.

Os dados dos sujeitos ALA, apresentados na Figura 8, mostram uma diferenciação na frequência de respostas de bicar o disco para a luz Vermelha e luz Amarela em função das condições experimentais: Pré e Pós-lesão de ablação das estruturas telencefálicas. Os dados dos sujeitos na fase Pré-lesão se assemelham aos dados dos sujeitos dos grupos NA e SA. A diferenciação na taxa de respostas para os dois estímulos ocorreu na primeira sessão após a introdução do segundo estímulo, a luz Amarela. Para todos os sujeitos na fase Pré-lesão a frequência inicial de 5 respostas/min para o Amarelo chega a valores próximos de zero. Para a luz Vermelha houve diferenças individuais nas primeiras sessões, porém, nas sessões finais de estabilidade do comportamento operante, a taxa de respostas permaneceu entre 25 e 35 para os três sujeitos. Na condição Pós-lesão, após a reintrodução à mesma condição Pré-lesão de Discriminação houve uma maior variabilidade do comportamento operante, sendo que esta variabilidade diminuiu com o treinamento. Cada sujeito apresentou um comportamento específico. Para o PB 71 houve um aumento na frequência de respostas de bicar o disco para os dois estímulos. Porém, a característica da etapa anterior manteve-se, com maior frequência para a luz Vermelha. A frequência de 45 respostas/min nas sessões iniciais chega a 55 respostas/min nas sessões-critério. Para a luz Amarela as frequências se mantiveram entre 25 e 35 respostas/min durante toda a etapa. Para o PB 33 também houve um aumento inicial na frequência de respostas para o Vermelho (35 res-

postas/min) que, com o treinamento, diminuiu gradualmente para 25 respostas/min. Esta frequência se mantém nas sessões-critério e se assemelha às frequências observadas na etapa de discriminação Pré-lesão. O mesmo não ocorreu com a taxa para o Amarelo que aumenta gradualmente com o treinamento e se mantém na média de 10 respostas/min. O PB 34, teve um comportamento diferenciado, sendo necessário retornar à etapa de CRF quando reintroduzido na câmara experimental nas mesmas condições da fase anterior. Após o retorno do comportamento operante, novamente introduziu-se a Discriminação. Nas primeiras sessões verificou-se uma queda na frequência de respostas para os dois estímulos. Com o treinamento, o sujeito readquire o padrão estabelecido na fase Pré-lesão e a taxa de respostas se mantém até a estabilidade com uma média de 25 respostas/min para o Vermelho e próxima de zero para o Amarelo. Na etapa de Reversão da discriminação o PB 71 mostrou uma persistência inicial nas respostas para a luz Vermelha. A partir do terceiro bloco de sessões a frequência permanece na média de 40 respostas/min chegando a 25 respostas/min nas sessões finais. Para o Amarelo a frequência inicial de 65 respostas/min diminuiu gradualmente para 45 respostas/min. A persistência para as respostas para a luz Vermelha também ocorreu com o PB 33, nas primeiras sessões. Com o treinamento as frequências para os dois estímulos atingiram os padrões observados nas etapas anteriores de Discriminação Pré e Pós-lesão. A média para o Amarelo se manteve entre 25 resp/min e para o Vermelho próximo de zero.

Para o PB 34 novamente foi necessário uma sessão de CRF, agora com a luz Amarela. Nas primeiras sessões, da etapa de Reversão da discriminação, as frequências de respostas para os dois estímulos estiveram muito próximas, com média de 30 respostas/min. Durante o treinamento houve uma diferenciação nas taxas de respostas que se mantiveram até o final da etapa com algumas variações na amplitude da resposta. A taxa para o Vermelho se manteve entre 5 e 15 respostas/min, estabilizando-se com frequência de 10 respostas/min. Para o Amarelo a frequência manteve-se entre 20 e 35 respostas/min, até as sessões finais da etapa.

Resumindo a análise dos dados acima referentes à Figura 8, pode-se concluir que os sujeitos ALA, apesar de mostrarem maior variabilidade na frequência de respostas após a lesão de ablação das estruturas telencefálicas, mostram a manutenção da aprendizagem de Discriminação e a aquisição e manutenção da aprendizagem da Reversão da discriminação.

O responder diferencial frente a estímulos correlacionados com diferentes probabilidades de reforçamento da resposta de bicar o disco, que caracteriza a situação de Discriminação, pode ser melhor analisado pelos valores dos índices de Discriminação mostrados nas Figuras 9 à 12.

De acordo com os dados da Figura 9, referentes ao índice de Discriminação dos sujeitos do grupo LA, pode-se verificar que todos os sujeitos responderam diferencialmente aos estímulos apresentados e, desta forma, mostraram a

aquisição da discriminação. As variações individuais, referentes a variação na frequência de resposta, ficam evidente quando comparamos os índices de discriminação de cada sujeito. Três dos sujeitos PB 17, PB 44 e PB 40 mostraram um índice acima de 80%. O PB 98 mostrou um responder diferenciado frente aos estímulos, porém com um índice de discriminação que se manteve entre 60% e 70%. O mesmo não ocorreu na etapa de Reversão quando somente um dos sujeitos, PB 44, apresentou um índice de discriminação acima de 50%. Para este sujeito, nas sessões de estabilidade, o índice de discriminação na etapa de Reversão foi semelhante ao observado para a etapa de discriminação. Os outros dois sujeitos, que passaram pela etapa de Reversão, apresentaram comportamentos específicos. O PB 17 apresentou um responder semelhante para os dois estímulos com frequências muito próximas, como descrito anteriormente (Fig 5). O PB 98 mostrou uma tendência à aquisição da discriminação, sendo que nas primeiras sessões o índice permaneceu abaixo de 50% e nas sessões finais esteve em torno de 60%. As variações nos valores do índice entre todos os sujeitos fica evidente comparamos os sujeitos LA, SA e ALA na condição Pré-lesão, cujo índice de discriminação foram superiores a 80%.

Na Figura 10 pode-se verificar os valores de índice de discriminação para os sujeitos NA nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação. Nas duas etapas o treinamento discriminativo resultou em aumento no índice de 0.8, nas sessões iniciais, inicial para 1, nas sessões finais,

indicando uma total diferenciação nas respostas de bicar o disco na situação de discriminação sucessiva a estímulos luminosos.

A análise dos dados de I.D. dos sujeitos SA, apresentados na Figura 11, mostra a aquisição e a manutenção do responder diferencial nas duas etapas (Discriminação e Reversão da discriminação). Todos os sujeitos tiveram um índice superior a 0.8 durante todo o procedimento experimental.

Os dados de I.D. da Figura 12 referem-se aos sujeitos ALA para a etapa de Discriminação Pré e Pós-lesão, e para a Reversão Pós-lesão. Os valores superiores a 0.9, nas sessões de estabilidade da Discriminação na condição Pré-lesão e a manutenção de um índice discriminativo superior a 0.7 na fase Pós-lesão e na etapa de Reversão da discriminação, são indicativos da manutenção da aprendizagem de discriminação na fase Pós-lesão e da capacidade de aquisição de nova aprendizagem de Reversão, caracterizada em função da diferenciação de respostas frente aos estímulos luminosos: Luz Vermelha e luz Amarela.

As diferenças na amplitude de lesão para os sujeitos LA e ALA são mostrados na Figura 13. Para os sujeitos LA (PB 98, PB 40 e PB 17) a lesão abrangeu praticamente todas as estruturas telencefálicas, com exceção de porções dorso-lateral do Neocestriado caudal e mediais do Paleocestriado. Para o PB 44, abrangeu somente áreas fronto-mediais do telencéfalo correspondentes ao Hiperestriado Anterior, porções do Hiper-estriado Ventral e Neocestriado. Diferenças quanto à

amplitude de lesão também foram observadas para os sujeitos ALA. Dois dos sujeitos (PB 34 e PB 71) tiveram lesões mais frontais, quando comparada à lesão do PB 33 que foi dorso-medial, abrangendo o Wulst, Hiperestriado Ventral e Neocestriado.

TABELA 1 - Número de sessões necessárias para a aquisição da resposta de bicar o disco e para a estabilidade do comportamento operacional dos sujeitos dos grupos Lesão-Aprendizagem (LA); Não lesão- Aprendizagem (NA); Cirúrgia Simulada-Aprendizagem (SA); Aprendizagem- Lesão-Reintrodução a Aprendizagem (ALA). onde:
 TC = treino ao comedouro; RV= razão variável; Mod=modelagem da resposta; DISC= discriminação; REV=reversão da discriminação; CRF=condicionamento com reforçamento contínuo.

GRUPOS	SUJEITOS	CONDIÇÃO EXPERIM.	TC	MOD	CRF	RV	DISC	REV
ALA	33	PRÉ	1	1	10	16	19	-
		PÓS	-	-	-	-	76	36
	34	PRÉ	1	1	8	15	19	-
		PÓS	-	-	2	-	58	61
	71	PRÉ	1	1	14	16	30	-
		PÓS	-	-	12	2	26	27
	44	PÓS	1	6	10	18	48	38
	17	PÓS	1	6	10	10	44	34
	40	PÓS	1	1			34	-
	98	PÓS	1	4	10	15	62	26
SA	87	PÓS	1	1	10	17	26	24
	66	PÓS	1	1	10	16	15	33
	102.1	PÓS	-	-	10	15	21	33
	102.2	PÓS	1	-	10	14	26	19
NA	124		1	-	11	16	14	15
	125		1	-	10	16	24	14

FIGURA 4 - Número de sessões experimentais (X) necessárias para atingir o critério de estabilidade da resposta de bicar o disco nas etapas de Discriminação e de Reversão da discriminação para os grupos :Não-lesão-Aprendizagem (NA); Cirurgia Simulada-Aprendizagem (SA); Lesão- Aprendizagem (LA); Aprendizagem- Lesão- Reintrodução à condição de Aprendizagem Pré cirúrgica (ALA) nas condições Pré e Pós Cirurgia. (*)- ($P < 0.05$).

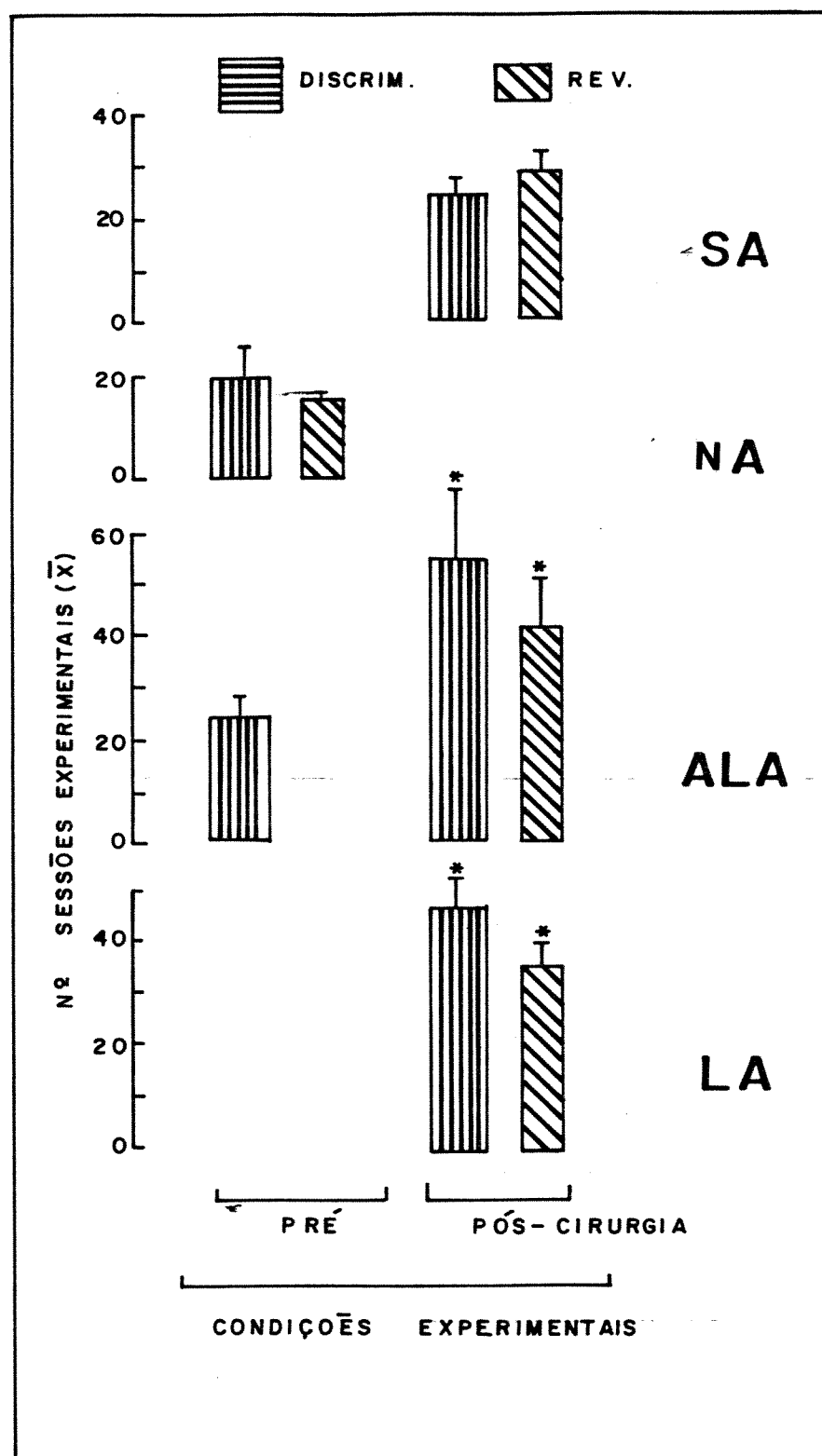
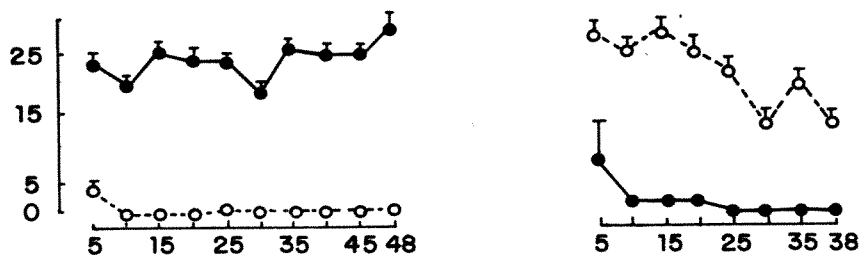


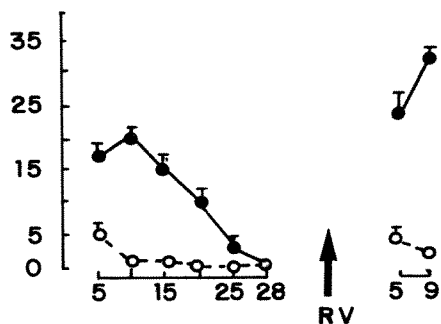
FIGURA 5 - Frequência média de respostas de bicar o disco (Resp/min) nos componentes Vermelho(o o) e Amarelo(o---o) nas etapas de Discriminação e Reversão da Discriminação para os pombos do grupo LA (cirurgia de ablação da estruturas telencefálica) - Aprendizagem. Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais. Os valores de erro padrão da média são indicados pelas barras verticais.

LA

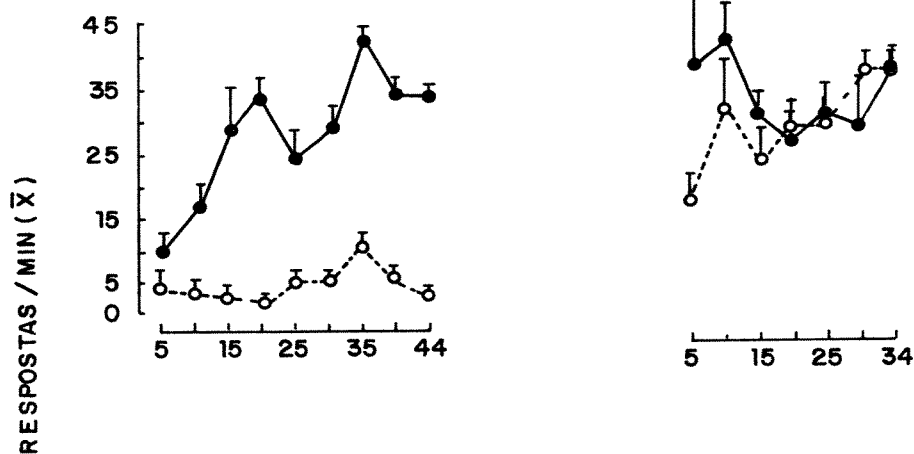
PB 44



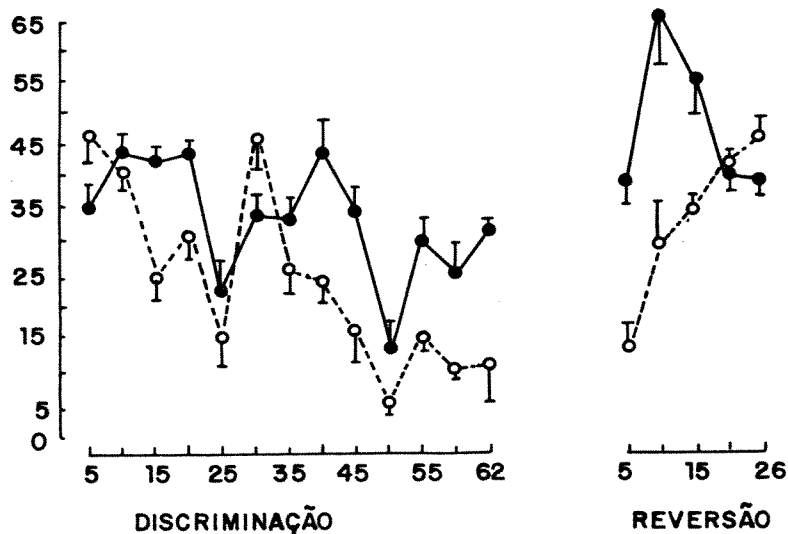
PB 40



PB 17



PB 98



SESSÕES EXPERIMENTAIS

FIGURA 6 - Frequência média de respostas de bicar o disco (Resp/min) para os componentes Vermelho(o---o) e Amarelo(o----) nas etapas de Discriminação para os pombos do grupo Não-lesão- Aprendizagem (NA). Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais. Os valores de erro padrão da média são indicados pelas barras verticais.

NA

PB 124

PB 125

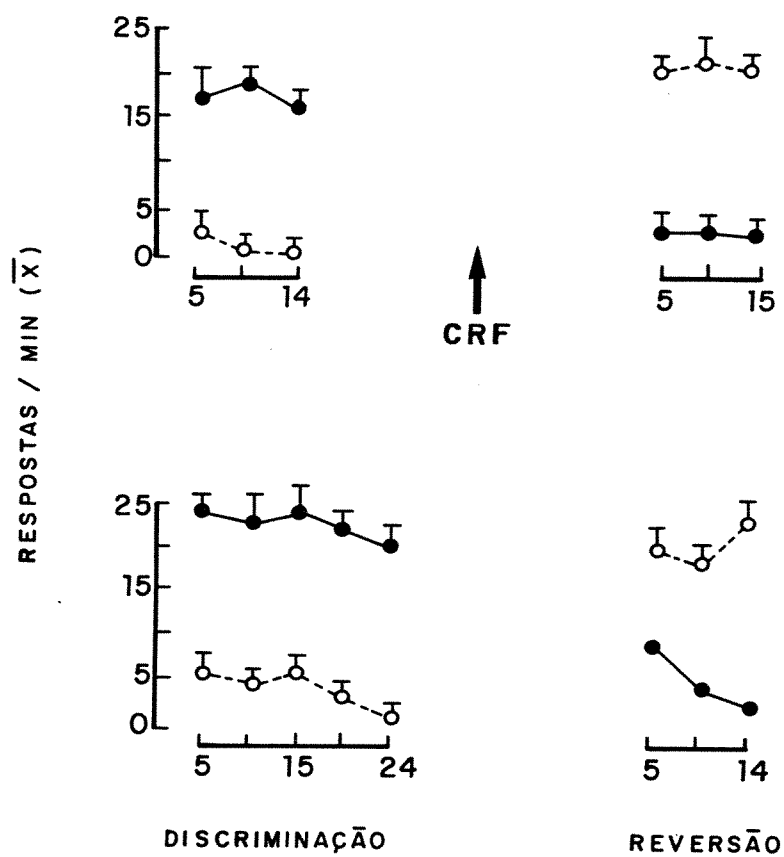


FIGURA 7 - Frequência média da resposta de bicar o disco (Resp/min) para os componentes Vermelho(o---o) e Amarelo(o---o) nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação para os pombos do grupo Cirurgia simulada- Aprendizagem (SA). Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais. Os valores de erro padrão da média são indicados por barras verticais.

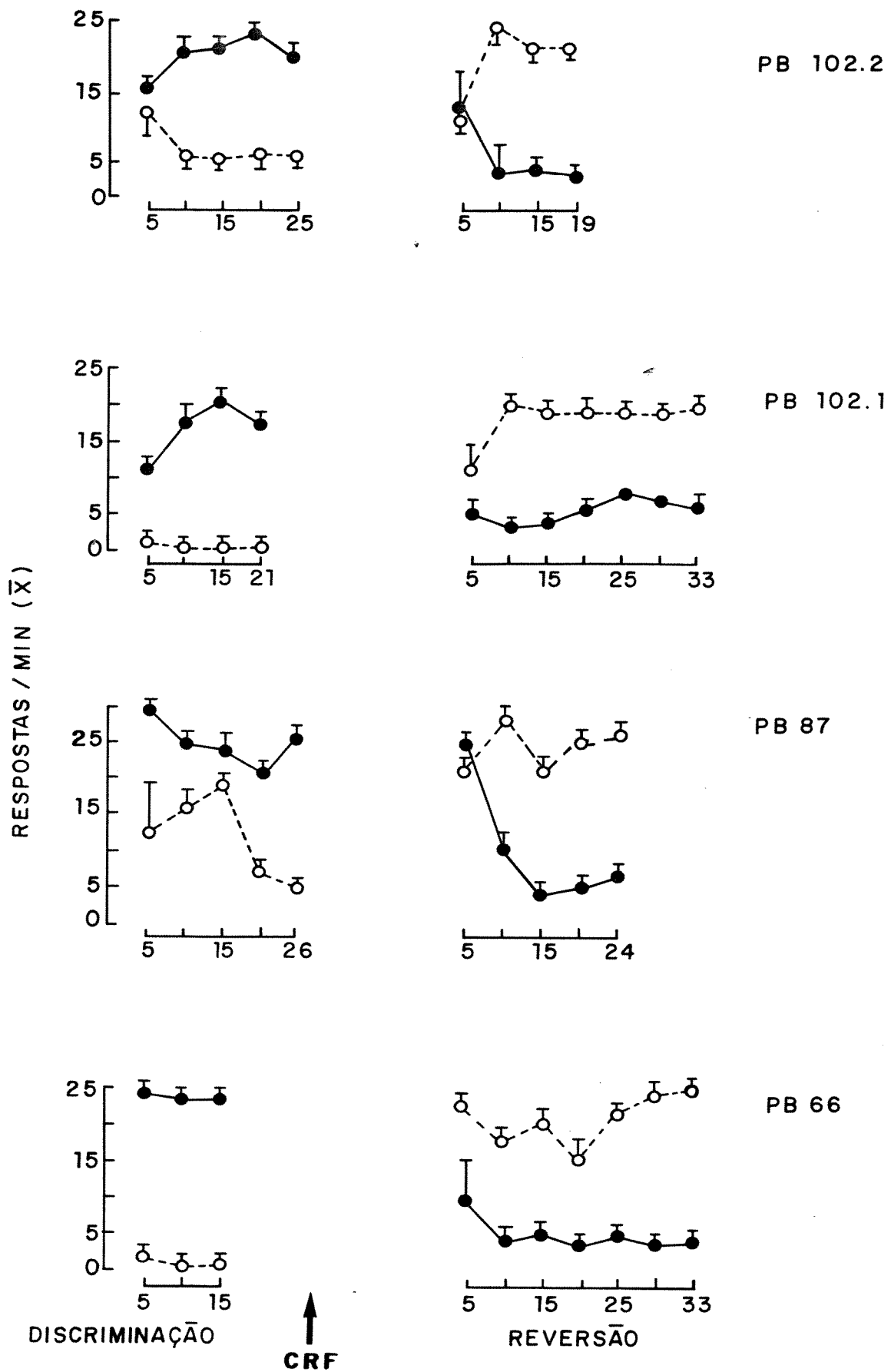


FIGURA 8 - Frequência média da resposta de bicar o disco (Resp/min) nos componentes Vermelho(o---o) e Amarelo(o---o) nas etapas de Discriminação e Reversão da Discriminação para os pombos do grupo Aprendizagem - Cirurgia de lesão- Reintrodução à aprendizagem (ALA). Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais. Os valores do erro padrão da média são indicados por barras verticais.

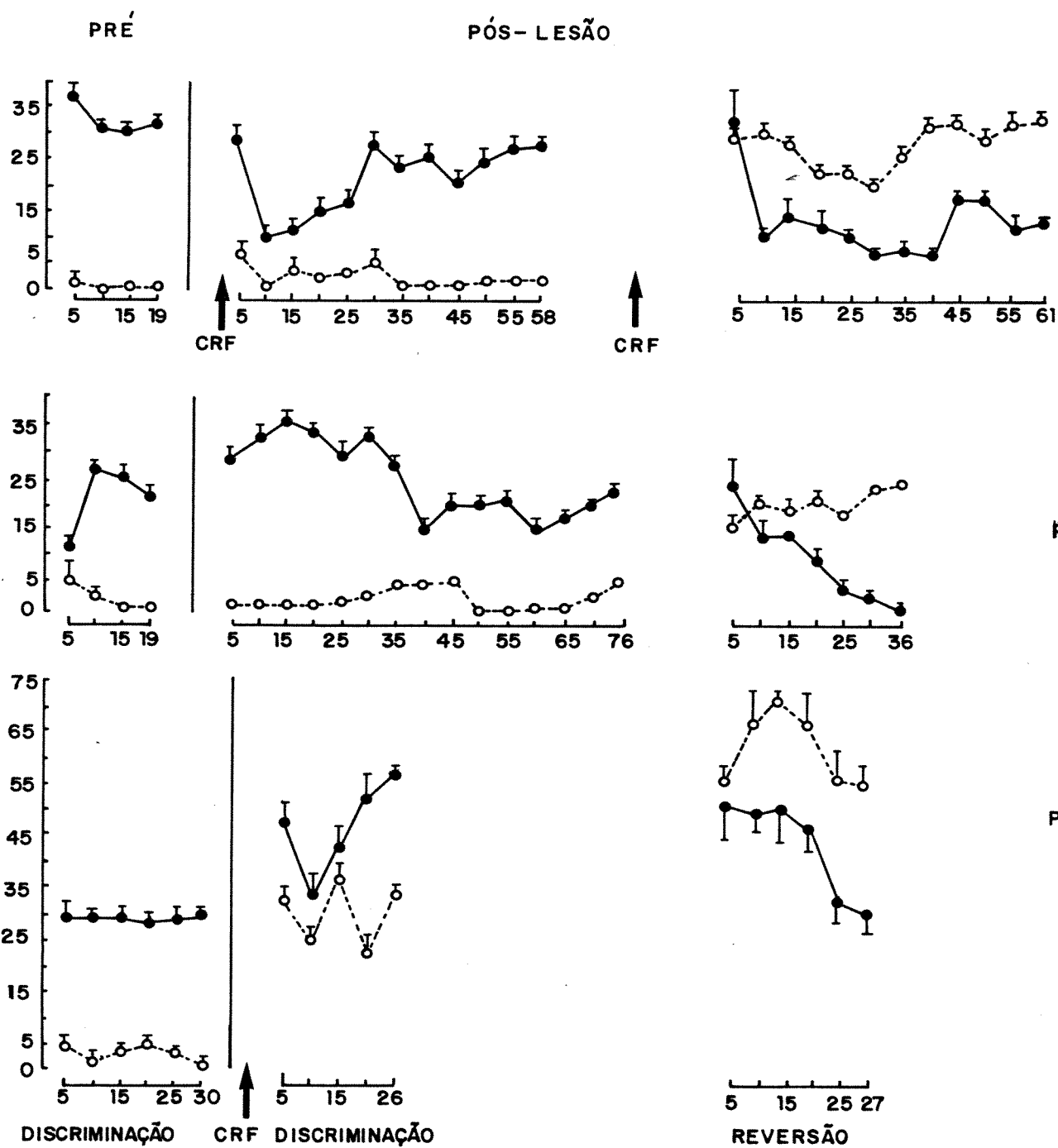
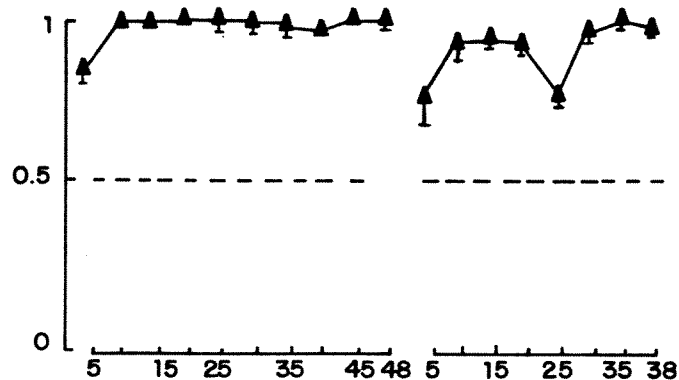
RESPOSTAS / MIN ($\bar{x}$)

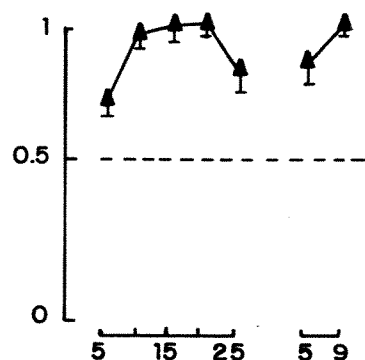
FIGURA 9 - índice de Discriminação para os sujeitos do grupo Cirurgia de lesão-Aprendizagem (LA) nas etapas de Discriminação. Cada ponto representa a média de cinco sessões experimentais. Os valores do erro padrão da média são indicados por barras verticais.

LA

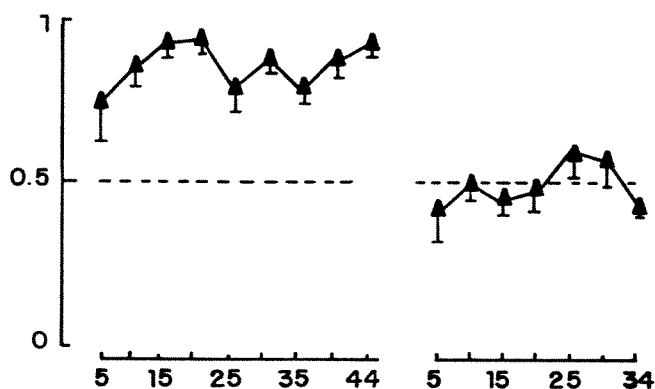
PB 44



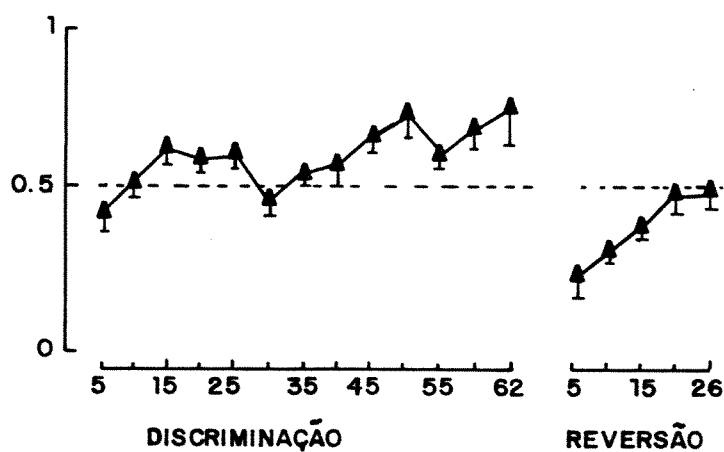
PB 40



PB 17



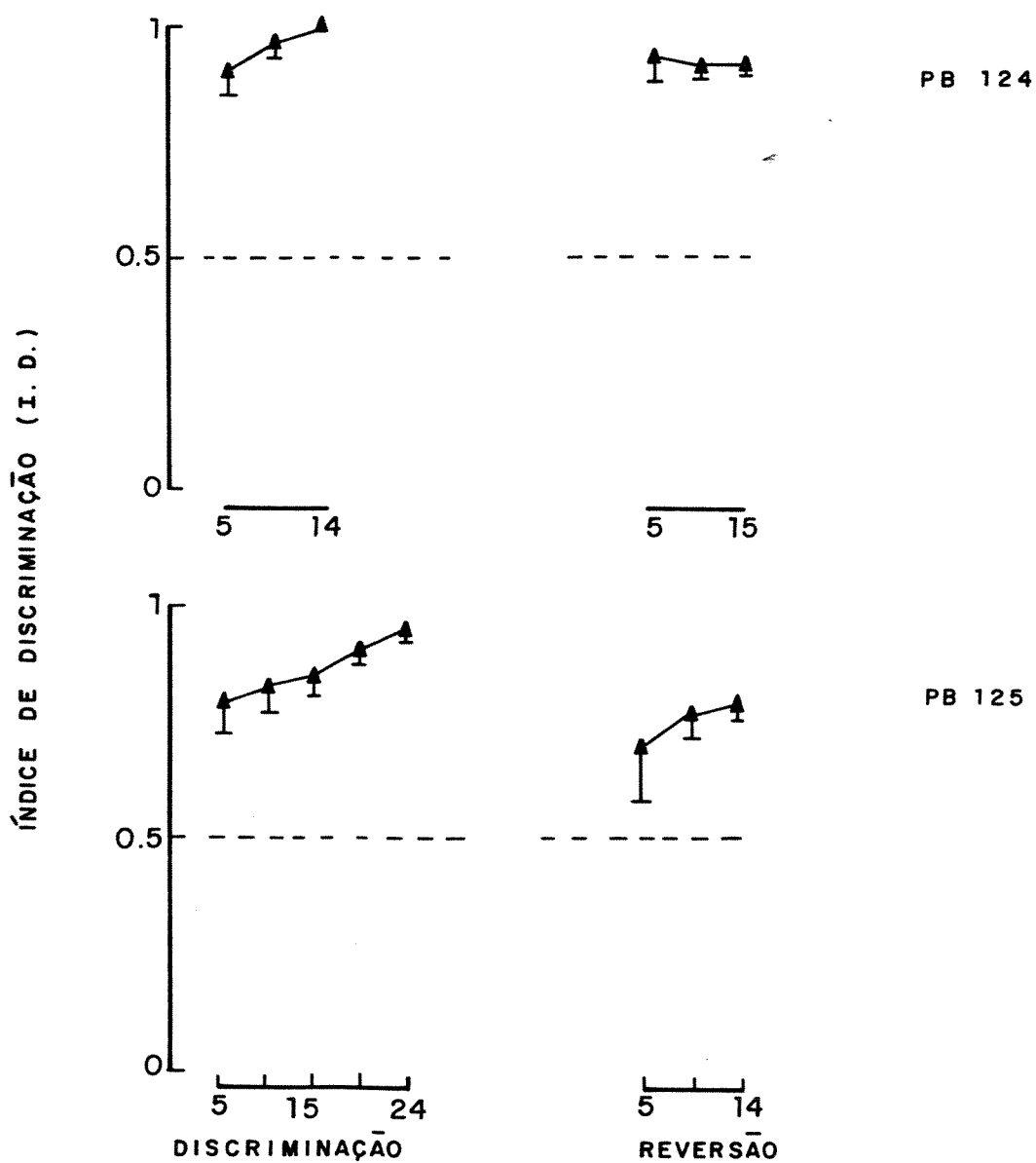
PB 98



SESSÕES EXPERIMENTAIS

FIGURA 10- índice de Discriminação para os sujeitos NA (Não lesados- Aprendizagem) nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação. Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais . Os valores do erro padrão da média são indicados por barras verticais.

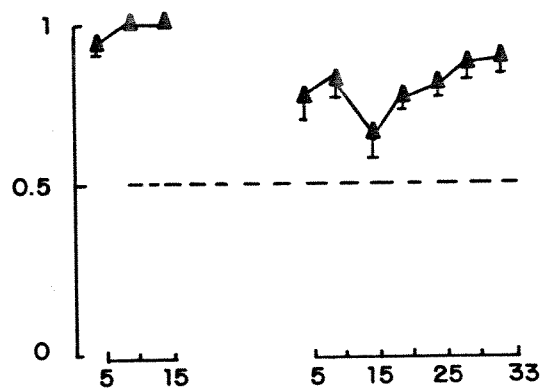
NA



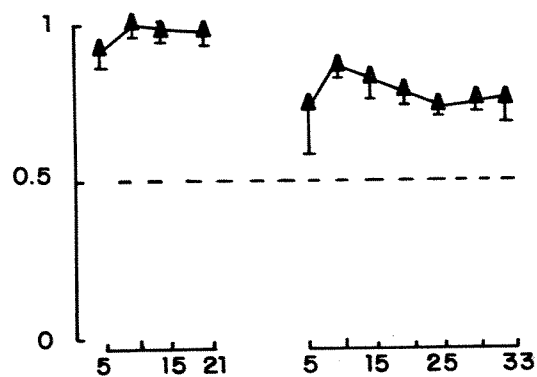
SESSÕES EXPERIMENTAIS

FIGURA 11- índice de Discriminação para os sujeitos do grupo SA (Cirurgia Simulada- Aprendizagem) nas etapas de discriminação e Reversão da discriminação. Cada ponto representa a média de 5 sessões experimentais. Os valores do erro padrão da média são indicados por barras verticais.

PB 66

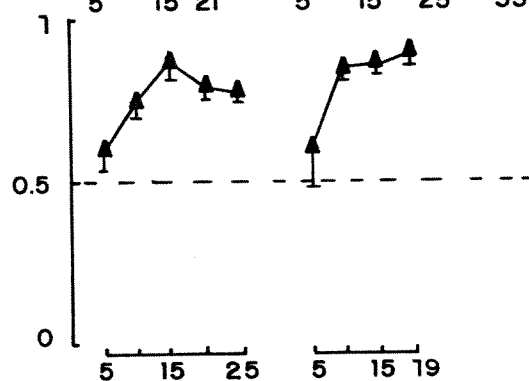


PB 102.1

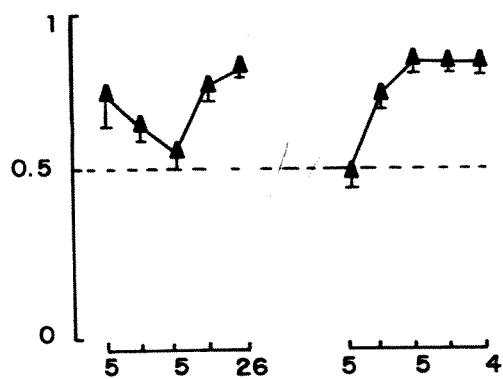


PB 102.2

ÍNDICE DE DISCRIMINAÇÃO (I.D.)



PB 87



DISCRIMINAÇÃO

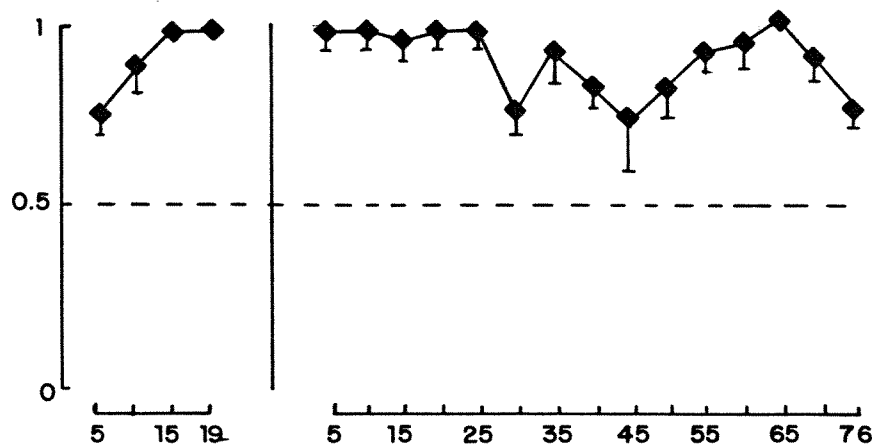
REVERSÃO

SESSÕES EXPERIMENTAIS

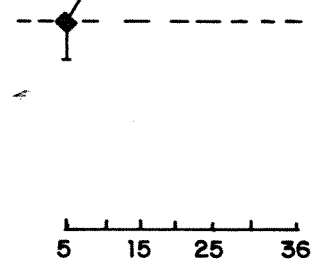
FIGURA 12 - índice de Discriminação para os sujeitos do grupo ALA (Aprendizagem - Cirurgia de lesão - Aprendizagem) nas etapas de Discriminação e Reversão da discriminação. Cada ponto representa a média de cinco sessões experimentais. Os valores do erro padrão da média são indicados por barras verticais.

PRÉ

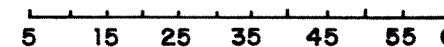
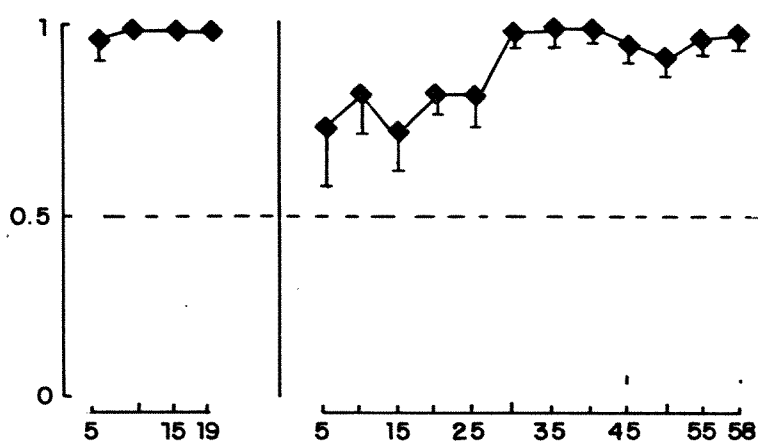
POS-LESÃO



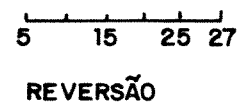
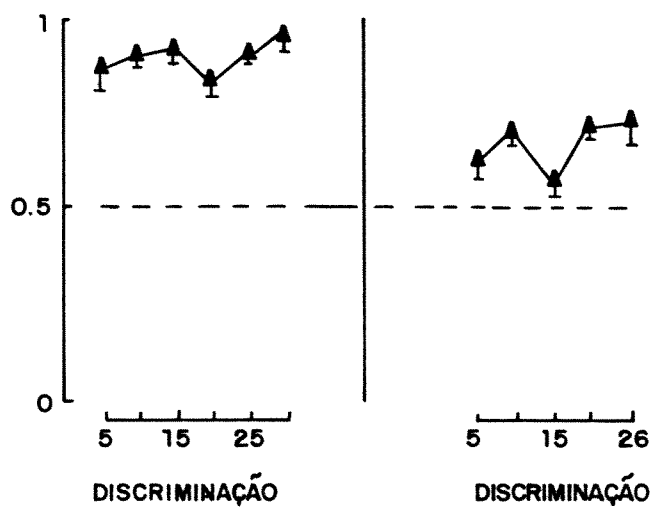
PB 3



PB



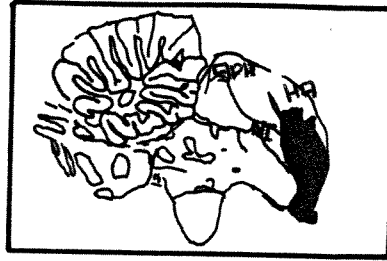
PB 71



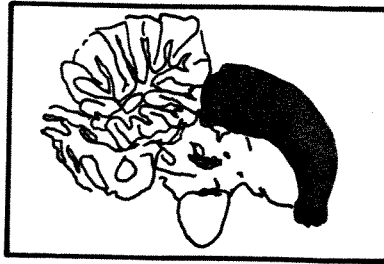
SESSÕES EXPERIMENTAIS

FIGURA 13 - Representação esquemática do cérebro de pom-
bos de acordo com o atlas de Karten & Hodós
(1967). As áreas escurecidas do telencéfalo
de aves indicam a extensão da lesão para os
diferentes sujeitos dos grupos ALA e LA. As
diferentes estruturas indicadas são: APH-
área para-hipocampal; HA- hiperestriado an-
terior; HV- hiperestriado ventral; BO- bulbo
olfatório; NI- neocestriado intermédio; NP-
neocestriado posterior; PA- paleocestriado aug-
mentatum. Os cortes, com espessura de 15 μ m
correspondem a região medial, L 1,5 do telen-
céfalo de aves.

L 1,5



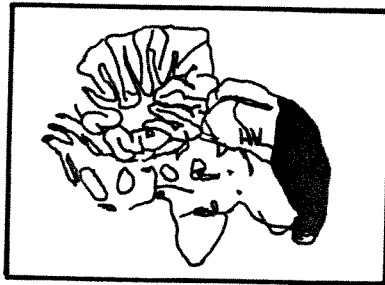
P 44



P 40

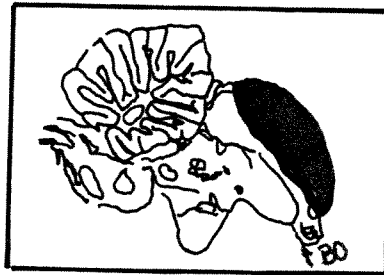
P 17

P 98



P 34

P 71



P 33

LA

ALA

D I S C U S S Ã O

DEPENDENDO DAS PERGUNTAS QUE LANÇAMOS OBTÊMOS UM
TIPO DE TIPO DE RESPOSTA. PARA CADA RESPOSTA
BUSCAM-SE EXPLICAÇÕES....

D I S C U S S Ã O

Os resultados do presente estudo evidenciam a ocorrência da aprendizagem discriminativa a estímulos luminosos em pombos submetidos a lesão de estruturas telencefálicas e sugerem o envolvimento do telencéfalo na organização e controle do comportamento discriminativo. Embora o envolvimento destas estruturas na aprendizagem de Reversão da discriminação não fique totalmente claro, os dados sugerem um papel importante para o telencéfalo em processos que envolvem novas associações entre eventos do meio ambiente (estímulo) e as consequências do comportamento (resposta). Tais evidências poderiam ser fundamentadas na correlação entre amplitude de lesão de estruturas telencefálicas e o desempenho dos pombos LA e ALA, numa análise comparativa com o desempenho de pombos normais e de pombos submetidos a lesão simulada. Esta possível correlação sugere novas análises.

Quando o desempenho é analisado com relação à aquisição da resposta de bicar o disco, verifica-se que os pombos LA requereram um maior número de sessões experimentais do que os pombos não lesados (NA e ALA Pré-lesão) ou com lesão simulada (SA). A observação direta do comportamento operante dos sujeitos na câmara experimental indica que os sujeitos LA apresentaram um alto nível de atividade e uma diversidade de comportamentos como : andar em círculos, bater asas, saltar, explorar, limpar e o bicar generalizado no chão, paredes, disco, comedouro, descrito na literatura como bicar alucinatório(Rogers, 1922). Essa grande variabilidade comportamental poderia estar agindo como um fator adicional de dificuldade para a modelagem da resposta de bicar o disco, adicionada a uma possível diminuição de atenção seletiva para os estímulos específicos (Zeier, 1963; De Souza, Britto & Ferrari, 1990). A diversidade dos comportamentos é diminuída com o reforçamento diferencial de respostas, durante a sessão de modelagem de bicar o disco. Os pombos aprenderam a orientar-se para o disco e a concentrar sua atenção para o estímulo apresentado no disco de forma que se torna possível uma associação do estímulo (luz Vermelha) com o alimento exposto no comedouro. A dificuldade de modelagem da resposta, verificada pela diferença do número de sessões para os sujeitos dos diferentes grupos, sugere o envolvimento do telencéfalo na modulação de comportamentos que envolvem a aprendizagem (Pritz, Mead & Northcutt, 1970; Benowitz, 1980). Alterações comportamentais após a lesão de

estruturas neurais foram verificadas, também, por Macphail (1971) em seus trabalhos em pombos com lesões Hiperestriais. Baseado nas alterações no comportamento operante, com aumento na frequência de respostas de bicar o disco frente a estímulos luminosos, Macphail (1971) propôs a hipótese de desinibição comportamental como resultado de eventos relacionados com o processo de excitação e inibição entre as estruturas neurais envolvidas na modulação de comportamentos.

Além da dificuldade para a modelagem da resposta, outras diferenças se estabelecem entre os pombos LA, NA, SA e ALA na condição Pré-lesão: (a) frequência de resposta dos sujeitos LA em esquema de reforçamento contínuo (CRF) sempre superior à necessária para obter o reforçamento; (b) peso inferior ao mantido na fase Pré-lesão em função das dificuldades de preensão do alimento provocadas pela lesão (Zeier, 1968) e diminuição da ingestão de alimento devido à redução do tempo de reforçamento pelo bicar generalizado. Os dados referentes à alteração do peso dos sujeitos foram mostrados pela diferença estabelecida entre o peso inicial e final das sessões experimentais. Contudo, pode-se dizer que essas características dos pombos lesados não impediram a aquisição da resposta de bicar o disco pelos pombos lesados.

Comparações entre os grupos controles e experimentais com relação ao número de sessões necessárias para a estabilidade do comportamento operante, nas situações de Discriminação e de Reversão da discriminação, evidenciaram um claro efeito das lesões telencefálicas. O número de sessões

necessárias para a estabilidade da resposta de bicoar o disco para ambos os componentes na etapa de Discriminação foi, no mínimo, duas vezes maior para os sujeitos LA em comparação com os sujeitos NA, SA e ALA Pré-lesão. O mesmo não ocorreu para a etapa de Reversão da discriminação, quando a estabilidade da resposta foi atingida com um número similar de sessões ao dos grupos SA e ALA Pós-lesão, com exceção de um dos sujeitos ALA (PB 34) que estabilizou com 58 sessões experimentais. A diferença do número de sessões para a estabilidade pode ter sido uma decorrência da variabilidade da frequência de respostas dos sujeitos experimentais. A maior variabilidade, evidenciada pelo aumento da amplitude de variação no número de respostas de bicoar o disco/min para os sujeitos LA e ALA Pós-lesão, foi observada para os dois componentes da situação de discriminação (luz Vermelha e luz Amarela). Os dados dos sujeitos ALA referentes a frequência de respostas/ min diferem dos dados da literatura que mostram que lesões Hiperestriatais (envolvendo o Wulst e o Hiperestriado Ventral) e Neostriatais resultam em déficits, tanto para a manutenção do comportamento operante, como para a aquisição de uma nova tarefa (Tuge & Shima, 1959; Stettner & Schultz, 1967; Pritz, Mead & Nortchutt, 1970). Nesses estudos, os pombos que foram submetidos a lesão de estruturas telencefálicas, mostraram na aprendizagem de Reversão da discriminação aumentos na porcentagem do número de erros da resposta de bicoar o disco, quando apresentados os estímulos luminosos. No presente estudo, com relação aos

sujeitos ALA, o aumento temporário da taxa de respostas para o Vermelho e Amarelo, verificado nos primeiros blocos de sessões para um dos sujeitos (PB 33) e a diminuição da taxa de respostas para o Vermelho e aumento para o Amarelo para os outros dois sujeitos (PB 71 e 34), na condição Pós-lesão, poderiam ser considerados como caracterizando um déficit comportamental em função da lesão. Contudo, com o treinamento, as taxas de respostas para em Vermelho tenderam a voltar aos padrões observados na condição Pré-lesão. Estas alterações nos padrões de respostas verificadas com o treinamento poderiam ser consideradas como recuperação comportamental. A variabilidade da resposta de bicar o disco logo após a cirurgia de lesão, definida como déficit comportamental (Le Vere, 1980) poderia estar correlacionada com a tentativa de adaptação comportamental dos sujeitos à situação Pós-lesão, mostrando a plasticidade do sistema. Outros fatores que poderiam estar correlacionados com as alterações comportamentais, observadas para os sujeitos ALA e LA, tais como o controle sobre o comportamento operante estabelecido pelos estímulos. Muitos estudos (Zeier, 1968; Macphail, 1971; Stevens & Wixon, 1976; Mackintosh, 1977; Terrace, 1966) propõem que o estímulo que sinaliza o não reforçamento (S-) teria maior controle sobre o comportamento do que o estímulo que sinaliza o reforçamento (S+), uma vez que o estímulo negativo implica em inibição da resposta anteriormente correlacionada com o reforçamento. O treinamento de discriminação, segundo Mackintosh (1977), é o mais poderoso deter-

minante do controle de estímulos sobre o comportamento operante dos sujeitos.

A lesão de estruturas resultaria na desinibição do comportamento e no consequente aumento da frequência de respostas de bicar o disco tanto para os estímulos S+ como para S-. A atenção seletiva para os estímulos e o tempo após a lesão também poderiam estar relacionados com o déficit comportamental. A atenção seletiva estaria correlacionada com o controle que estímulos, tais como nível do ruído na sala experimental, luz ambiente e paredes da câmara, exerceriam sobre o comportamento. Segundo Rilling (1977) estes estímulos contextuais, previamente mascarados pelos estímulos específicos, poderiam assumir, após a lesão, maior controle sobre o comportamento operante, devido à alteração na atenção seletiva. A dimensão do estímulo que estaria controlando o responder poderia perder relevância e, assim, ser responsável pelo déficit. A demonstração de controle dos estímulos requer uma diferenciação nas taxas de respostas (Mackintosh, 1977).

Com relação ao tempo Pós-lesão, os dados da literatura mostram que a severidade do déficit diminui em função do tempo, fato que é considerado como indicativo de recuperação comportamental (Zeigler, 1967). Para os sujeitos LA, o mesmo tipo de análise pode ser feito quando são comparados com sujeitos NA, SA e ALA Pré-lesão.

A aquisição da discriminação foi verificada para todos os sujeitos dos diferentes grupos. Para os sujeitos LA

as alterações descritas anteriormente com relação a frequência de respostas/min foi mais acentuada logo após a introdução da discriminação visual. Durante as sessões de estabilidade do comportamento operante a taxa de respostas de bicar o disco manteve-se na média de 25 a 35 respostas/min. O déficit referente à variabilidade na frequência de respostas na fase inicial de treinamento poderia ser interpretada como a tentativa dos sujeitos em aprenderem novos comportamentos e compensarem os efeitos da lesão, utilizando estruturas neurais remanescentes, isto é, sistemas neurais não envolvidos diretamente na lesão, ou ainda em função da estrutura lesada, uma vez que as lesões diferem na amplitude. De acordo com Le Vere (1980) a compensação pode resultar ou não em recuperação comportamental. Quando há recuperação comportamental, diz-se que o déficit é parcial, e, em ocasiões onde não há recuperação comportamental, diz-se que o déficit foi total. Na etapa de Reversão da discriminação a diferença da natureza dos déficits para os sujeitos LA refletem os problemas referentes à divergência dos resultados após lesões similares e à dificuldade dos estudos que envolvem associação entre a análise comportamental e a lesão de estruturas neurais (Lasley, 1933; Kolb & Whishaw, 1989). Para o pombo 17 (LA), na etapa de Reversão, a análise dos dados de frequência de resp/ min mostrariam um déficit comportamental, uma vez que não houve aquisição da aprendizagem de Reversão. Para os outros dois sujeitos (PB 98 e PB 44) houve diferenças individuais. O PB 40 morreu após duas sessões de

Reversão e nada se pode concluir sobre a aquisição da nova discriminação com os dados obtidos. As variações observadas para os pombos 98 e 44, em função das contingências de reforçamento, podem estar correlacionadas com a amplitude de lesão das estruturas telencefálicas. Os sujeitos LA tiveram uma lesão diferenciada, assim como os sujeitos ALA. O PB 17 foi o que teve maior lesão, quando comparado com os sujeitos PB 98, PB 40 e PB 44. Para os sujeitos ALA (PB 34 e PB 71) observou-se que a similaridade de lesão correlacionava-se com efeitos semelhantes . Os dados desses pombos mostraram a necessidade de usar procedimentos especiais de retorno a etapas anteriores de reforçamento contínuo da resposta(CRF) durante a reintrodução da discriminação. Para o PB 33 a diferença individual quanto a variabilidade da resposta pode estar relacionada com a diferença na extensão da lesão e com as áreas lesadas.

Poucos experimentos tem estudado as mudanças morfológicas e comportamentais no mesmo animal (Kolb & Whishaw, 1989). A literatura é escassa quanto a este tipo de análise que correlaciona a recuperação comportamental e a reorganização estrutural. Não há uma definição uniforme sobre que constitui a recuperação e o déficit comportamental, e também a reorganização morfofuncional (Le Vere, 1980; Finger & Almli, 1985; Kolb & Whishaw, 1989). Le Vere propõe que a recuperação comportamental envolve a utilização de estratégias para compensar as deficiências comportamentais, mais do que a recuperação do comportamento perdido após a

lesão. Estas estratégias que resultariam em alterações comportamentais como tentativas de compensação e a ocorrência de novos comportamentos.

Atualmente, sabe-se que diferentes resultados comportamentais podem estar correlacionados com diferentes amplitudes de lesão neural, em função do produto entre excitação e inibição que ocorre nos sistemas neurais que não sofreram injúrias de forma direta. A idéia de que fatores opo- nentes controlam as funções cerebrais não é nova e pode ser exemplificada com o sistema visual (Irle, 1987; Rilley, Hodos & Pasternak, 1988). A destruição de uma área especí- fica no sistema nervoso pode causar déficits maiores que a destruição de três ou quatro áreas conjuntas. A partir de estudos com macacos e gatos, Irle (1987) discute esta hipó- tese, mostrando que sujeitos com lesões amplas apresentam comportamentos semelhantes aos controles, enquanto que aque- les com lesões específicas apresentam alterações comporta- mentais mais severas. Para explicar estes resultados, Irle sugere que uma amplitude maior de lesão pode levar a um a- cúmulo de fatores que influenciariam na recuperação compor- tamental.

Lesões em áreas restritas do telencéfalo de aves, abrangendo núcleos específicos, tem permitido avaliar as funções telencefálicas. Os dados referentes a lesões no Wulst são contraditórios (Zeigler, 1965; Sttettner & Schultz, 1967; Fritz, Mead & Northcut, 1970; Macphail, 1971;

Benowitz, 1980; Bessette & Hodos, 1989). Lesões restritas em componentes do Wulst tem esclarecidos tais desacordos. Segundo Shimizu & Hodos (1989) e Macphail (1971), componentes específicos do Wulst, correspondentes ao Hipertriglo Acessório, Intercalado e Dorsal superior, seriam os responsáveis pelos déficits de sujeitos que mostraram perseverança na resposta de bicar o disco anteriormente reforçadas, em função da incapacidade na reinterpretação dos estímulos. Neste sentido, pode-se considerar que outros fatores estariam envolvidos no déficit para a aquisição da discriminação, pois os dados do presente trabalho demonstram que lesões restritas a núcleos telencefálicos relatados nos experimentos dos autores acima citados não resultaram na incapacidade da aprendizagem de Reversão. Lesões amplas do telencefalo, entretanto, mostram a possível correlação entre lesão e déficit comportamental nessa aprendizagem, resultando em maior variabilidade na frequência de respostas (Grupo LA). Um desses fatores seria a dificuldade na reinterpretação dos estímulos que estavam correlacionados com o reforçamento alimentar (Macphail, 1971), além dos fatores citados anteriormente referentes a atenção seletiva e alto nível de atividade e diversidade de comportamentos apresentados na câmara experimental. Ao mesmo tempo, a necessidade de um maior número de sessões experimentais para a modelagem da resposta de bicar o disco para a estabilidade do comportamento operante e a maior variabilidade na taxa das respostas verificadas para os sujeitos LA não estariam correlacionadas

com fatores tais como comportamento emocional, inabilidade dos sujeitos em utilizar sistemas neurais remanescentes ou, ainda, interferência nos processos de memória. Estas afirmações estão baseadas nas conclusões de Le Vere (1980) e nos procedimentos experimentais utilizados.

A desinibição comportamental como resultado de lesões telencefálicas tem sido utilizada para explicar a variabilidade comportamental e foi proposta por Zeier (1968), que utilizou pombos submetidos a lesões Arquiestriais e Paleostriais do telencéfalo. Os resultados mostraram uma mudança no comportamento operante dos sujeitos com um aumento na frequência de respostas relacionadas com o comportamento alimentar em diferentes esquemas de reforçamento. A proposta de Zeier foi contestada por Macphail (1971) que, fundamentado em seus resultados, demonstrou que lesões paleostriais não necessariamente levavam a uma desinibição comportamental, uma vez que sujeitos submetidos a lesões Paleostriais mostravam uma diminuição no desempenho de tarefas que envolvem a aprendizagem de discriminação. Macphail (1969) sugere a função inibitória ao complexo Hiperestriatal, mais especificamente ao Hiperestriado Posterior. Lesões nesta região resultam em déficit na habilidade de retenção de respostas não reforçadas. Lesões em áreas Hiperestriais Anteriores resultam em uma maior rapidez na extinção de respostas reforçadas, pois teriam um papel facilitatório sobre o comportamento operante. Macphail (1971) ainda compara os efeitos de lesões Hiperestriais com aque-

les obtidos em experimentos com mamíferos com lesões no sistema límbico. Estas hipóteses funcionais do papel do Hiperestriado na modulação de comportamentos aprendidos podem ser empregadas quando são analisados os dados dos sujeitos ALA (PB 34 e PB 71). A inibição inicial do comportamento operante logo após a lesão de estruturas telencefálicas pode estar relacionada com a amplitude da lesão. A lesão frontal do Hiperestriado pode ser um dos fatores responsáveis pela necessidade de retornar à etapa anterior do procedimento experimental, correspondente a CRF, e pela diminuição inicial da resposta para o componente positivo, luz Vermelha. Para estes sujeitos pode-se verificar a manutenção da aprendizagem adquirida na condição Pré-lesão. Não se verificaram déficits na aquisição da Reversão da discriminação. Sabe-se que o Hiperestriado recebe projeções intra e extratelencefálicas (Zeigler, 1963; Cohen & Karten, 1974; Benowitz, 1980) e que estas fazem parte de vias visuais tectofugal e talamo-fugal, respectivamente. Qual seria, então a contribuição funcional destes componentes(Hiperestriatais) e qual a correlação com os outros componentes que envolvem a aprendizagem ? A necessidade de entender o funcionamento destas estruturas, e de estabelecer possíveis correlações com comportamento e memória, tem resultado em intensas pesquisas (Macphail, 1967, 1974; Hodos, 1969; Karten & Hodos, 1970; Karten, Hodos & Nauta, 1973; Bessette & Hodos, 1989; De Souza, Britto & Ferrari, 1990). Estudos de Karten (1965), Hodos (1969), Hodos & Karten (1976) e Cohen (1977) mostram o

envolvimento das áreas visuais telencefálicas correspondentes ao Wulst visual e ao Ectoestriado em tarefas que envolvem a aprendizagem discriminativa a estímulos visuais de diferentes intensidades e padrões. Os dados destes estudos mostram a ocorrência de déficit comportamental com aumento do número de erros quando são apresentados estímulos correlacionados com diferentes consequências. O déficit seria resultado de lesões no componente telencefálico da via tectofugal. Com relação a discriminação de cores, foram demonstradas alterações nos padrões de respostas, com um aumento no número de erros da resposta de bicar o disco, em sujeitos com lesão no componente talâmico da via visual tectofugal (Núcleo Rotundo). Entretanto, os déficits apresentados por estes sujeitos são menores que aqueles verificados para sujeitos com o mesmo tipo de lesão e submetidos à aprendizagem de discriminação de padrões e intensidade. Ao mesmo tempo, são comparáveis a resultados observados em aprendizagem de discriminação de padrão e intensidade após lesão no Ectoestriado. Quando a lesão abrange os componentes telencefálicos das duas vias visuais e é feita de forma sequencial, o número de erros dependerá da amplitude de lesão e da ordem de lesão das estruturas. Quando a lesão atinge primeiramente o componente Ectoestriatal, o déficit é maior em comparação à lesão inicial do componente da via talamofugal. Os resultados demonstram que lesões na via tectofugal pode mascarar o efeito da interrupção da via talamofugal, sugerindo um processamento em paralelo (Rille, Hodon &

Pasternak, 1988). Com isso pode-se demonstrar que a capacidade plástica do sistema nervoso em recuperar funções frente a lesão depende de vários fatores como: amplitude de lesão, área lesada, idade do sujeito (Irlé, 1985; Kolb & Whishaw, 1989).

Estudos de Finger & Almli (1980), referentes à capacidade plástica do sistema nervoso, mostram que o sistema é mais plástico do que se acreditava. A busca de correlações entre lesão e recuperação comportamental e a escassez de dados referentes a esta relação fez com que a atenção se voltasse para as teorias da época sobre a morte celular após as lesões. Novas teorias foram propostas e a atenção, atualmente, se dá para as propostas que analisam as alterações morfológicas que ocorreriam em processos de recuperação das funções anteriores à lesão. A aceitação maior tem sido para as teorias que analisam a recuperação de função com bases anatômicas (Finger & Almli, 1985). A discussão pode ser fundamentada em de duas linhas de pesquisas. A primeira tenta estabelecer uma relação estrutura cerebral e função, apoiando-se na necessidade do organismo em manter suas características necessárias à sobrevivência e explica as alterações do sistema neural com tentativa de compensação. Para isto outras funções seriam prejudicadas, uma vez que o organismo passaria a substituir funções. Irlé (1985) tem proposto que, sempre que há lesão de estruturas neurais, a destruição de uma área reduz a função exagerada de outra na tentativa de compensação (Vicariedade do sistema). Dentro

desta mesma linha de análise, existe também a consideração de que a parte não lesada do cérebro assumiria funções anteriormente realizadas pelas estruturas agora danificadas. A segunda linha aponta explicações com base nas alterações morfológicas, sugerindo que estas ocorrem a nível de sinapse, ou em processos que envolvem reorganização de axônios. Segundo Finger & Almli (1985), se não é possível ser feita uma associação entre as mudanças morfológicas e a recuperação comportamental, fica difícil considerar que os fenômenos neurológicos representem mecanismos de compensação ou de recuperação. A recuperação comportamental seria correlacionada com mudanças morfológicas das estruturas nervosas remanescentes. A recuperação de função deve ter base fisiológica para as mudanças observadas. A idéia de que mecanismos envolvidos na recuperação de função teriam bases similares aos verificados na plasticidade dos sistemas neurais representa uma área de muito interesse para pesquisas.

Os resultados apresentados no presente trabalho não tem fundamentos em análises celulares para permitir inferências sobre o tipo de reestruturação morfo-funcional correlacionada com a lesão. No caso de pombos que tiveram lesões parciais do telencéfalo (ALA e LA, PB 44), este tipo de análise deveria enfocar as alterações ocorridas a nível das estruturas telencefálicas remanescentes e também de estruturas subtelencefálicas correlacionadas com a aquisição e a manutenção da aprendizagem na Discriminação e na Reversão da discriminação. Contudo, com relação aos pombos LA (PE 17,

PB 98, PB 40) cujas lesões foram massivas, atingindo praticamente todos os sistemas telencefálicos, o questionamento é dirigido mais enfaticamente à função das estruturas subtelencefálicas. Estes pombos, que podem ser considerados destelencefalados, mostraram capacidade de aprendizagem em situação de condicionamento operante mesmo na ausência dos sistemas telencefálicos. Porém, a dificuldade observada na situação de Reversão da discriminação apresenta-se de maneira interessante na medida em que indica a importância do telencéfalo em situações de aprendizagem que envolvem a mudança de significado funcional dos estímulos.

Dados de diferentes autores tem mostrado correlações entre a amplitude de lesão e a aprendizagem operante (Sittler & Schultz, 1967; Benowitz & Lee Teng, 1973; Hodos & Pasternak, 1988; Bessette & Hodos, 1989; Shimizu & Hodos, 1989). Os sujeitos utilizados por estes autores, pombos, apresentaram aumento no número de erros frente a estímulos específicos em aprendizagem que envolve Discriminação de estímulos luminosos com diferentes intensidades e padrões de profundidade e, também, na Reversão da discriminação. Este tipo de aprendizagem quando considerada em relação à aprendizagem Discriminativa para cores, envolveria uma maior complexidade na medida em que abrange diferentes aspectos do estímulo, dificultando a percepção diferencial .

Outras formas de aprendizagem tem sido estudadas para analisar o envolvimento do telencéfalo na aprendizagem associativa. Resultados de experimentos que envolvem a asso-

ciação de estímulos ou entre estímulos e respostas tem demonstrado que a aprendizagem ocorre em ratos com lesão do telencéfalo e tálamo (Huston & Tomaz, 1985; Tomaz & Huston, 1986; Tomaz, 1987), em pombos destelencefalados (De Souza, Britto & Ferrari, 1990 e mesmo em humanos descerebrados (Berntson, Tuber, Ronca & Bachman, 1983).

Neste sentido, os dados do presente estudo apresentam concordância com a literatura na medida em que mostram que organismos submetidos à destruição ampla de estruturas telencefálicas mantem a capacidade de aprendizagem operante (De Souza, Britto & Ferrari, 1990) e de aprendizagem de habituação (Toledo, 1989). Pode-se considerar que a análise referente às dificuldades de aprendizagem de Discriminação e Reversão da discriminação constitui uma extensão destes estudos na medida em que indicaria mais claramente uma deficiência na aprendizagem em pombos destelencefalados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMO, N.J. (1967). Connections of efferents fibers from hiperstriatal areas in chicken and african lo-vebird. *Journal of Comparative Neurology*, 131: 345.
- ADES, C. (1985). Aprendizagem: Uma abordagem psico-etológica. *Anais do III Encontro Paulista Etologia*. Ribeirão Preto, S.P.
- ADKI, C. & SIEKEVIT, P. (1988). Plasticity in brain development. *Scientific American*. December, 34-42.
- BAUER, R.H. (1974). Brightness discrimination of pretreined and nonpretreined hippocampal rats with reinforcement for choosing brihhtness or dimmer alternatives. *Journal Comparative Neurology*, 87: 987-986.
- BENOWITZ, L. (1980). Functinal organization of the avian telencephalon. In: S.O.E. Ebberson, (Ed), *Comparative Neurology of Telencephalon*. N.Y: Plenum Press, p. 389-421.
- BENOWITZ & LEE TENG, E. (1973). Contrating effects of the three forebrain ablations on discriminations learning and reversal in chicks. *J.Comp. Physiol. Psychol*, 84 : 391- 397.
- BERTSON, G.G.; TUBER, D.S.; RONCA, A.E. & BACHMAN, D.S. (1983). The decerebrate human: Associative leraning. *Experimental Neurology*, 81: 77-88.
- BESSETE, B.B. & HODOS, W. (1989). Intensity, color and pattern discrimination deficits after lesions of the core and belt regions of the ectoestriatum. *Neuroscience*, 2: 27-34.
- BOSS, B.J. (1986) The neuroanatomical and neuroppysiological brain of learning. *Journal of Neuroscience*, 18: 256-264.
- BRUNELLI, M.; MAGNI, F.; MORUZZI, G. & MUSUMECI, O. (1982). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. *Archives Italiennes de Biologie*, 118: 285-321.
- BURES, J.; BURESOVÁ, O. & HUSTON, J. (1976). *Techniques and basic experiments for the studies of brain and behavior*. Elsevier Scientific Publishing Company. cap. 4.p. 171-212.

- COHEN, D. M. (1967). The hiperestriatal region of avian forebrain: lesion study of possible functions including its role and cardiac and respiratory conditioning. *Journal Comparative Neurology*, 131: 557-
- COHEN, D. M. & PITTS, L. M. (1967). The hiperestriatal region the avian forebrain : somatic and automonic responses to eletrtical stimulation. *The Journal of Comparative Neurology*, 31: 323-335.
- COHEN, D. M. & KARTEN, H.J. (1974). The strutral organization of avian brain: An overview. In: I.J. Goodman & M. Schein (Eds): *Birds, Brain and Behavior*. N.Y.: *Academic Press Inc.* cap 2. p. 29-73.
- DAVID, A. O. & RUSSEL, I. S. (1976). Subcortical nature of pavlovian differentiation in the rabbit. *Physiology and Behavior*, 17: 547-554.
- DELIUS, J. D. (1983). Learning. In: M. ABS (Ed.) *Physiology and Behavior of the Pigeon*. N.Y: *Academic Press*. p. 327-355.
- DELIUS, J. D. & BENNETTO, K. (1972). Cutaneous sensory projection to the avian forebrain. *Brain Res*, 37: 205-221.
- DE LONGE, R. & WASSERMAN, E. A. (1985). Stimulus selection with duration as relevant cue. *Learning and Motivation*, 16: 288-297.
- DE SOUZA, C. M. E. , BRITTO, L. R. E. & FERRARI, E.A.M. (1990). Key pecking operant conditioning in detelencephaled pigeons (*Columba livia*). *Behavioural Brain Research*, 38: 223-231.
- DIAMOND, T. (1969). Evolution of neocortex. *Science*, 1164: 255-262.
- EMMERTON, J. & DELIUS, J. D. (1980). Wavelenght discrimination in the "visible" and ultraviolet spectrum by pigeons. *Journal Comparative Physiology*, 141: 47- 52.
- FERRARI, E. A. M. (1982). Catálogo de comportamento de pombos em cativeiro. Trabalho apresentado na 34-Reunião Anual da SBPC, Campinas. São Paulo.
- FINGER, S. & ALMLI, R. C. (1985). Brain damage and neuroplasticity: mwchanisms of recovery or development ? *Brain Research Reviews*, 10: 177- 186.
- FUNKE, K. (1985). Somatosensory areas in the telen-cephalon of the pigeon. I. Response Characteristics.

- Experimental Brain Research, 70: 603 - 615.
- GOLDENBERG, J. M. (1961). Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas. *Journal of Neurology*, 24: 118- 119.
- GONZALEZ, R. C. (1967). Reversal learning and forgetting in bird and fish. *Science*, 159: 519- 521.
- GOODMAN, I. G. & SCHEIN, N. W. (1984). *Birds Brain and Behavior*. New York. N. Y: Academic Press.
- HARVEY, P. H. & KREBS, J. R. (1990). Comparing brains. *Science*, 248: 140- 145.
- HODDS, W. (1969). Color discrimination deficits after lesions of the nucleus rotundus in pigeon. *Behavioural Brain Res*, 2: 185- 200.
- HODDS, W. & BONBRIGHT, J. C. (1974). Intensity difference thresholds in pigeons after lesion of the tectofugal and thalamofugal visual pathways. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 17: 1013-1031.
- HODDS, W. & BONBRIGHT, J. C. (1975). Intensity and pattern discrimination after lesion of pretectal complex accessory optic nucleus and ventral geniculate in pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, 161: 1- 18.
- HODDS, W; WEISS, R.P. & BESSETTE, B.B. (1988). Intensity difference thresholds after lesions of ectostriatum in pigeons. *Behavioural Brain Research*, 30: 45- 53.
- HUSTON, J. P. & TOMAZ, C. (1986). Subtelencephalic locale of reinforcement and learning: looking for the minimal necessary structures. *Behavioural Brain Research*, 22: 153- 161.
- HUSTON, J. P.; TOMAZ, C. & FIX, T. (1985). Avoidance learning in rats devoid of telencephalon plus thalamus. *Behavioural Brain Research*, 17: 87-99.
- IRLE, E. (1987). Lesion size and recovery of function: some new perspectives. *Brain Research Reviews*, 12: 307-328.
- KANDEL, E. R. & SCHWARTZ, J. H. (1985). *Principles of Neuroscience*. 2- ed. New York. N. Y: Elsevier.
- KARTEN, H. J. & DUBBELDAN, C. C. (1973). The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 148: 61- 90.

KARTEN, H. J. & HODOS, W. (1967). A Stereotaxic of the Brain of the pigeon (*Columba livia*). Baltimore .*Jenks Hopkins Press*.

KARTEN, H. J.; HODOS, W.; NAUTA, W. J. A. & REVZIN, A. M. (1973). Neural connections os "Visual Wulst" of the avian telencephalon: experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Spectygo cuncularia*). *Journal of Comparative Neurology*, 150: 253-278.

KARTEN, H. J. & HODOS, W. (1970). Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeons(*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 140: 35- 52.

KOLD, B. & MALKEY, J. (1987). Behavioural and anatomical studies of the posterior parietal cortex in the rat. *Behavioural Brain Research*, 23: 127- 145.

KOLD, B. & WHISHAW, I. (1987). Plasticity in the neocortex: mechanisms underlying recovery from early brain damage. *Progress in Neurology*, 33: 235- 276.

KONISH, M., ENLEN, S. T., RICKLEPS, R. E. & WINGFIELD, J. C. (1980). Contributions of birds studies to biology. *Science*, 246: 465- 472.

KRAEMER, P. J. (1984). *Forgetting of visual discrimination by pigeons*. *Journal of Experimental Psychology and Behavior Process*, 10: 530- 541.

KUFFERMANN, I. (1985). *Learning*. In: E. R. KANDEL & J. H. SCHWARTZ (Eds). *Principles of Neuroscience*. 2-ed. New York. Elsevier. cap 31. p. 805- 814.

LASHLEY, K. S. & WILEY, L. E. (1933). studies of cerebral function in learning. IX mail action in relations to the number of elements in the problem to be learned. *Journal of Comparative Neurology*, 57: 03- 65.

LENT, R. (1986). *Dilemas da neurobiologia contemporânea, ou o cérebro investiga a si próprio*. *Ciência e Cultura*, 38: 584- 596.

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

LEVIN, R. (1980). Is your brain really necessary ? *Science*, 210: 1231- 1234.

MACPMAIL, E. M. (1963). *Probability Learning in pigeons (Columba livia) is not impaired by hiperstriatal*

- lesion*. *Physiology and Behavior*, 31: 279- 284.
- MACPHAIL, E. M. (1971). Hiperstriatal lesion in pigeon. Effects on response inhibition, behavioral contrast and reversal learning. *Journal Comparative Physiological Psychology*, 75: 500-507.
- MACPHAIL, E. M. (1976). Effects of forebrain lesion upon activity in pigeons. *Physiology and Behavior*, 16: 529- 536.
- MACPHAIL, E. M. (1976). Effects of hiperstriatal lesions on within-day serial reversal performance in pigeons. *Physiology and Behavior*, 15: 529- 535.
- MACPHAIL, E. M. (1987) The comparative psychology of intelligence. *Behavioral and Brain Sciences*, 10:645-695.
- MACKINTOSH, N. J. (1977). Stimulus control: attentional factor. In: W. K. Honig & J. E. R. Staddon (Eds) *Handbook of Operant Behavior*, Englewood Cliffs, NJ. Century Psychology series. cap 16.
- MEHLEN, J. ; LIESTOL, K & MA, A. (1989). Selectivity of *Handbook of Operant Behavior*, Englewood Cliffs, NJ. Century Psychology Series. cap 16.
- MEHLEN, J. ; LIESTOL, K & MA, A. (1989). Selectivity of synapse formation during development in vertebrates. In: H. RAHAMANN. (Ed). *Fundamental of memory formation: Neuronal plasticity and brain function*. International Symposium of Academic. Derwissenschaften. A.D. U. New York, N.Y.
- MICELI, D.; REPERANT, J.; VILLALOBOS, J. & DIONNE, L. (1987). Extratelencephalic projections of the avian visual wulst. A quantitative autoradiographic study in the pigeon *Columba livia*. *Journal Hirnforsch*, 28: 45- 57.
- MILLENSON, J. R. (1967). *Princípios de Análise do Comportamento*. Brasília: Coordenada.
- MILNER, M. (1970). *Psicologia Fisiológica*. São Paulo, S.P. Cultrix.
- MORGAN, C. F. (1973). *Psicologia Fisiológica*. São Paulo, S.P. EPU.
- MOUNTCASTLE, V. (1985). *Fisiologia Médica*. Rio de Janeiro, R.J. Guanabara-Koogan. Vol 1. cap 1. p. 1-13.
- NOTTEBOHN, F. (1989). From Bird song to neurogenesis.

Scientific American, . 56-60.

- PEARSON, R. (1972). *The avian Brain*. London. Academic Press. p. 1099- 1104.
- PRITZ, M. E.; MEAD, W. R. & NORTHCHUTT, I. (1970). The effects of Wulst ablation on color, brightness and pattern discrimination in pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 140: 81- 100.
- POWERS, A. L.; HALOZZ, F. & WILLIAMS, S. (1982). The effects os lesions in telencephalic visual areas of pigeons on dimensional shifting. *Physiology and Behavior*, 27: 529- 536.
- REHKAMPER, G. ;ZILLER, K. & SCHLEICHER, A.(1984). A quantitative approach to cytoarchitetonycs IX: the areal pattern of hyperstriatum ventrale in the domestic pigeon, *Columba livia f.d.* *Anat Embryol* 167: 319- 327.
- REHKAMPER, G. ; ZILLER, K. & SCHLEICHER, A. (1985). A quantitativer approach to cytoarchitetonycs X. the areal pattern of the neostriatum in the domestic pigeon, *Columba livia f.d.*. A cyto and myeloarchitetonical study. *Anat Embryol*, 171: 345- 355.
- RILEY, N.; HODOS, W. & PASTERNAK, T. (1988). Effects of serial lesions of telencephalic components of visual system in pigeons. *Visual Neuroscience*, 1: 387- 394.
- RILLING, M. (1977). Stimulus control and inhibitory process. In:W. J. Honig & J. E. R. Staddon(Eds). *Handbook of Operant Behavior*, Englewood Cliffs, NJ. Century Psychology series. cap 15:432- 480
- ROGERS, F. T. (1922). Studies of brain stem. IV. An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behavior. *Journal of Comparative Neurology*, 35. 21- 51.
- SCHALL, V. & DELIUS, J. D. (1986). Sensory inputs to the nucleus basalis prosencephali, a feeding-peeling centre in the pigeon. *Journal of Comparative Physiology*, 157: 33-41.
- SHIMIZU, T & HODOS, W. (1989). Reversal learning in pigeons: Effects of selective lesions of the wulst. *Behavioral Neuroscience*, 103: 262- 272.
- SIEGEL, S.(1975). *Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento*. São Paulo, S.P. Mc Graw-

- Hill do Brasil Ltda.
ior. In:
T. THOMPSON. & M. D. ZEILER(Eds). *Analyses and Integration of Behavioural Units*. Hillsdale, N.J. Erlbaum.
- STADDON, J. E. R. (1983). *Adaptive behavior and learning*. Cambridge University Press. p. 91- 120.
- STETTNER, L. J. (1974). The neural basis of avian discrimination and reversal learning. In: I. J. GOODMAN & M.W. SCHEIN(Eds). *Birds, Brain and Behavior*. New York, N.Y: Academic Press, 165- 201.
- STETTNER, L.J. & MATYNIAK, L. (1968). The brain of the birds. *Scientific American*, 218: 64- 76.
- STETTNER, L. J. & SCHULTZ, W. J. (1967). Brain lesions in birds: effects on discrimination, acquisition and reversal. *Science*, 155: 1689- 1697.
- STEVENS, D. A. & WIXON, D. R. (1976). Stimulus quality and assessments of relative importance of S+ e S- *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, 2: 214-20.
- STUBBS, A.(1968). The discrimination of stimulus duration by pigeons. *Journal of the Experimental Analyses of Behavior*, 11: 223- 238.
- TERRACE, H. (1966). Stimulus control- In: Honig(Ed). *Operant Behavior: Areas of research and Applications: Engewood Cliffs: Prentice - Hall*,
- TIMO- IARIA, C. (1981). Sistemas sensoriais . Em M. de MELLO- AIRES(Ed). *Fisiologia Básica. Rio de Janeiro, RJ : Guanabara Koogan*.
- TODOROV, J. C.(1974). Concurrent performance: effect of punishment contingency of switching response. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 16: 51-62.
- TOMAZ, C. (1987). Avoidance learning and memory-storage in the telencephalic rats. In: M. BRANDÃO(Ed). *Neuroscience & Behavior*, p. 125-140, Vitória ,ES.Gráfica da UFES.
- TOMAZ, C. & HUSTON, J. P.(1986). Survival of a conditioned inhibitory avoidance response after decerebration. *Experimental Neurobiology*, 93: 188-194.
- TOLEDO, C. A. B.(1989). *Facilitação da habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros em pombos telencefalados*. Dissertação de mestrado. Institu-

to de Biologia. Unicamp.

- TUGE, H. & SHIMA, I. (1959). Defensive conditioned reflex after destruction of forebrain in pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, 111: 427- 446.
- ZEIER, H. (1968). Changes in operante behavior of pigeon following bilateral forebrain lesion. *Journal of Comparative Physiology Psychology*, 66, 198- .
- ZEIER, H & KARTEN, H. J. (1971). The archiestriatal lesions and response inhibition in the pigeon. *Brain Res*, 31: 327- 339.
- ZEIER, H. & KARTEN, H. J. (1971). The archistriatum of pigeon: organization of afferent and efferent connection. *Brain Res*, 31: 313- 326.
- ZEIGLER, H. P. (1968). Effects of endbrain lesion upon visual discrimination learning in pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, 120: 183- 194.
- ZEIGLER, H. P. (1973). Effects of forebrain lesion upon activity in pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, 120: 161- 175.
- ZEIGLER, H. P. (1974). Feeding behavior in pigeon: a behavioral analyses. In: I. J. GOODMAN & M. SCHEIN (Eds) *Birds, Brain and Behavior*. New York, N.Y. Academic Press. p.102-121.
- ZEIGLER, H. P. & KARTEN, H. J. (1973a). Brain mechanism and feeding behavior in the pigeon (*Columba livia*). I. quinto frontal structures. *Journal of Comparative Neurology*, 152: 83-102.
- ZEIGLER, H. P. & KARTEN, H. J. (1973b). Brain mechanisms and feeding behavior in pigeon (*Columba livia*). II: Analyses of feeding behavior deficits following lesions of quinto frontal structures. *Journal of Comparative Neurology*, 152: 83- 102.
- WATANABE, M. ITO, H. & IKUSHIMA, M. (1985). Cytoarchitecture and ultrastructure the avian ectostriatum: Afferents terminals from dorsal telencephalon and some nuclei in the thalamus. *Journal of Comparative Neurology*, 236: 241- 257.
- WEINBERGER, N. M. & DIAMOND, D. M. (1987). Physiological plasticity in auditory cortex: rapid induction by learning. *Progress in Neurobiology*, 29: 1- 15.

o final da