



CLÁUDIO ANTÔNIO BARBOSA DE TOLEDO

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo candidato Cláudio A. Barbosa de Toledo, aprovada pela Comissão Julgadora.

Elenice A. de Moraes Ferrari 6/ dezembro/ 89

**FACILITAÇÃO DA HABITUAÇÃO
DA RESPOSTA EXPLORATÓRIA
A ESTÍMULOS SONOROS
EM POMBOS DESTELENCEFALADOS**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de Fisiologia.

ORIENTADORA: PROFA. DRA. ELENICE A. DE MORAES FERRARI

CAMPINAS

- 1989 -

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

AGRADEÇO

ao Professor Francesco Langone, pelo primeiro incentivo.

ao Prof. Dr. Ernesto José Dottaviano, em cuja sala de aula compreendi o significado da palavra "Fisiologia".

à Inez Z. Miotti Valim, pelo apoio, amizade e, sobretudo, um "formulário"; os três inesquecíveis.

ao Avelino, colega de sofrimento, professor amigo que ensinou mais do que neurofisiologia: mostrou o valor da amizade.

aos amigos da Pucc, cuja fé espero não ter decepcionado.

aos colegas e amigos da Unicamp, onde cresci por dentro.

à Mabel, pelo carinho e compreensão.

ao Prof. Dr. Isaac Karniol, pela cessão dos equipamentos.

ao inestimável apoio do pessoal do Limec-Unicamp, que não mediram esforços para ajudar-me.

à Fapesp, pelo suporte financeiro.

ao meu tio Elias, por razões que só fazem crescer meu orgulho e admiração.

aos Profs. Cordeiro, Sidnei Ragazzi e Armando Infante, sem os quais, a Bioestatística continuaria um terreno nebuloso.

ao Washington, pelo indispensável auxílio no departamento.

ao amigo e Prof. Dr. Angelo Luiz Cortelazzo, pela utilização das dependências do Departamento de Biologia Celular.

à todos aqueles que, direta ou indiretamente, colaboraram de alguma forma na elaboração deste trabalho.

especialmente:

à Prof. Dra. Elenice A. de Moraes Ferrari, que acreditou, investiu, sofreu e educou.

à amiga Elenice Ferrari (a chefe), simplesmente por tudo.

À Hélia Barbosa, minmha Mãe,
em cuja esperança, seu filho
continua crescendo.

DEDICO

ODE AOS COMPANHEIROS

A você, cujo nome é múltiplo
em cujo coração, porém uno.

A você cuja visão, dentro em breve,
não será mais concreta.

Distanciada pela vida, necessidade imperiosa,
é o progresso pessoal.

Entretanto, não tema jamais,
pois na lembrança,
esta sim, eternamente jaz;

Inapagável

Impossível

Intangível

Fundamentalmente,

Inesquecível.

À você, que foi
colega na partida,
amigo na caminhada,
distante na chegada

OFEREÇO

SUMÁRIO

- INTRODUÇÃO	
O animal e o meio ambiente-----	2
Bases neurais do processamento do sinal sonoro-----	9
Correlatos comportamentais do comportamento exploratório e habituação-----	12
1) As características físicas do estímulo-----	17
2) Os estados do sujeito-----	20
Os fundamentos neurais da habituação-----	24
O estudo da habituação e a estimulação sonora-----	29
- OBJETIVOS	
-----	41
- MATERIAL E MÉTODOS	
Sujeito-----	43
Equipamento-----	44
O estímulo sonoro-----	46
Procedimento-----	47
Cirurgia-----	50
Gravação-----	51
Observação e registro do comportamento-----	52
O critério de habituação-----	55
O critério de fidedignidade-----	56
Análise histológica-----	56
Procedimento estatístico-----	57
- RESULTADOS	
Sessões experimentais-----	59
Histologia-----	62

- DICUSSÃO	
Os parâmetros do estímulo sonoro-----	74
Os dados-----	77
Estudando a resposta de Sobressalto & Exploração---	82
A habituação da resposta: Um aspecto comparativo---	84
A recuperação da resposta: Percepção diferencial do estímulo?-----	89
O telencéfalo e a habituação-----	93
- CONCLUSÕES	
-----	100
- RESUMO	
-----	102
- ABSTRACT	
-----	103
- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	
-----	105
- APÊNDICE	
-----	121

1 - Introducao e Objetivos

INTRODUÇÃO

O ANIMAL E O MEIO AMBIENTE

Qualquer organismo tem a necessidade de conhecer e perceber o meio em que ele próprio vive. Por meio ambiente entende-se todo o lugar ou espaço físico com que o organismo interage, e suas características condicionais geofísicas. Na medida em que o organismo é dependente da condição geofísica do sítio que ocupa, pode-se dizer, portanto, que é de fundamental importância que ele detecte as possíveis mudanças e variações que este mesmo meio possa sofrer. As mudanças que ocorrem no meio ambiente, como em toda matéria física, podem ser detectadas devido a (a) propriedades próprias de refração e absorção de feixes luminosos portanto, codificadas pela visão; (b) características mecânicas e químicas, codificadas pelos sentidos (tato, olfato, paladar) e; (c) movimentos e vibrações (audição).

Os animais, por outro lado, não estão completamente sozinhos neste meio físico. Existe uma quase infinidade de outros seres vivos com os quais estão em constante interação. Temos, portanto, uma dicotomia no meio em que o organismo vive: o ambiente biótico e o ambiente físico (abiótico).

Dentro dos fatores bióticos, temos que, no ambiente social, o contato entre indivíduos necessariamente requer comunicação, seja ela amistosa (por exemplo: acasalamento) ou numa relação presa-predador. Deste modo, além do meio físico, os animais estão em contínua e ininterrupta interação com o meio social em que vivem e neste meio incluem-se as comunicações intra e interespecíficas (KIKKAWA & THORPE, 1971; BEER, 1982).

Forma-se então uma constelação de meios de comunicação: química, por meio de hormônios e ferormônios; visual, na forma de colorações variáveis, padrões comportamentais; e sonora, como gritos ou chamados e cantos. Inúmeros exemplos de tipos de transmissão de informação têm sido descritos e relacionados a várias funções compreendendo desde marcação de territórios até reconhecimento interespecífico passando por jogos sexuais e sinais de interação social. (KIKKAWA and THORPE, 1971; MANNING, 1979; CARTHY & HOWSE, 1980; ALCOCK, 1984).

Partindo do princípio que temos então duas entidades distintas que interagem, o meio e o organismo, qual ou quais dispositivos permitem ao ser vivo captar e identificar o ambiente em que ele se encontra?

Pode-se, de uma forma direta, dizer que são os órgãos dos sentidos ou mais precisamente, os receptores sensoriais. Os receptores sensoriais são compostos por numerosas unidades sensoriais que, num sentido mais amplo, incluem células não neurais (ex. células ciliadas da cóclea, as Células de Corti). Por unidade sensorial entende-se uma fibra nervosa aferente primária incluindo todos os seus ramos periféricos e centrais (MOUNTCASTLE, 1974).

Os receptores sensoriais são capazes de detectar formas de informação que o meio possa oferecer (assim como alterações que ocorrem no próprio corpo), baseados nas suas propriedades estruturais e ainda, gerando sinais que permitam sua identificação (TIMO-IARIA, 1985). Assim sendo, por exemplo: a energia contida num raio luminoso (fótons) induz a modificações de uma substância química (rodopsina) em células existentes na retina (cones e bastonetes), já a consistência física de certos materiais (textura, dureza) são dados pela sensibilidade táctil e à pressão que ativam receptores específicos para pequenas deformações mecânicas (receptores de Ruffini, receptores de Pacini, etc.). Existem, ainda, receptores capazes de detectar o som, que é a vibração de moléculas de características físicas definidas exercendo pressão mecânica no ouvido.

Em síntese, um receptor nada mais é do que um conversor, codificando um tipo de energia recebida (química, mecânica, etc.) em outra (elétrica, como potenciais de ação) o que por sua vez permite uma posterior interpretação pelo

Sistema Nervoso Central. Portanto, temos que "a imagem perceptual do mundo externo é sempre, até certo ponto, uma abstração da realidade física, abstração essa determinada em grau e espécie pelas transformações iniciais que ocorrem ao nível das fibras nervosas de primeira ordem e pelas transformações que se interpõem, nos estágios subsequentes, ao longo de uma cadeia de eventos neurais que conduz à percepção". (MOUNTCASTLE, 1974, pág. 284).

O sistema sensorial é, então, de indispensável importância nos seres vivos cuja evolução logicamente parece também atrelada à própria sequência evolutiva deles mesmos. Conforme a progressão da filogenia no reino animal, os seres divergiram cada vez mais, ocupando os diversos estratos ambientais. Uma das cinco classes em que se dividem os vertebrados: as aves (animais de sangue quente, bípedes, ovíparos, de corpo coberto de penas, bico córneo, sem dentes) foram dotados de uma conquista extremamente particular: são voláteis, ou seja, podem voar. Essa capacidade propiciou a esses animais uma extrema mobilidade e rapidez de locomoção fazendo com que distâncias aparentemente enormes sejam transpostas com relativa facilidade. Tudo isso lhes confere uma gigantesca autonomia territorial em relação a animais predominantemente terrestres (MACPHAIL, 1982). A rapidez e velocidade desfrutadas pela presença de asas, aliadas à possibilidade de ter um excelente ponto de observação (do alto) dado pela capacidade de voar, correlacionam-se com a evolução de um

complexo e acurado sistema visual (HODOS, 1976; DONOVAN, 1978).

Deve-se considerar, porém, que uma forma de informação que cobre grandes distâncias são as ondas sonoras. Na realidade, o som em aves tem sido tão bem utilizado que o grau de especialização alcançado por essa classe de vertebrados em comunicação sonora nos permite utilizá-lo até como caráter taxonômico (BECKER, 1982). O aproveitamento desta forma de energia é tão eficiente que vocalizações curtíssimas e cantos aparentemente simples carregam um tão alto padrão de informação que são capazes per se, de alterarem padrões e respostas comportamentais de todo um bando de aves. Um piado curto pode carregar uma complexa carga de múltiplas informações, cujo significado era desconhecido e desprezado até bem poucos anos (FANDINO-MARINO, 1986; KROODSMA & MILLER, 1982).

O estudo da utilização de sons como forma de comunicação entre os animais foi o substrato para o advento de um novo e recente ramo da ciência. A Bio-Acústica, cuja proposta é o estudo dos diversos aspectos da comunicação sonora, utiliza-se de gravações do sinal sonoro o que possibilita que o mesmo seja decomposto nos três primordiais parâmetros físicos que compõem a onda sonora: Frequência, Amplitude e Duração (NEPUMOCENO, 1977). Uma vez que todo e qualquer som é uma combinação múltipla destes três fatores, são esses parâmetros físicos os que, na verdade, fornecem a

informação biológica do sinal de comunicação sonora (VIELLIARD, 1987).

O sinal sonoro em aves, dito canto, é emitido por quase todas as espécies e tem inúmeras funções não apenas de reconhecimento específico mas também de defesa territorial ou atração sexual (VIELLIARD, 1987; NELSON & MARLER, 1989).

As aves têm se utilizado de informações sonoras até para localizar uma futura presa. KONISHI (1973), por exemplo, demonstrou que uma coruja (*Tyto alba*), mesmo empoleirada, é capaz de localizar e atacar uma presa no chão apenas pelo ruído que a própria presa faz.

De posse do conhecimento de que a comunicação sonora tem, em aves, um alto grau de importância, passou-se então, a dedicar igual valor ao seu sistema auditivo que é o órgão responsável pela captação e decodificação do sinal sonoro (DOOLING, 1982). Por muito tempo, subestimado e esquecido, o sistema auditivo em aves passou despercebido. Contudo, trabalhos como o de KONISHI (1973) revelam que sua aparente simplicidade anatômica iludiu os pesquisadores escondendo o que na verdade posteriormente viria a ser descoberto: um intrincado mecanismo de mais alta eficiência funcional (DOOLING, 1982).

Porém, para uma exata interpretação do estímulo ambiental faz-se necessário identificar a função biológica do sinal em questão correlacionando o som (sinal) com as condições ecológicas (meio) e, ainda, com o produto final dessa interação (resposta).

Essa resposta se traduz em comportamento, ou seja, o comportamento é emitido pelo organismo mediante o aporte de pistas ou informações sensoriais recebidas do meio (SABBATINI, 1977). Em uma abordagem simplista, temos que esse meio pode ser interno, dentro do organismo (intrínseco) ou ainda externo, fora dele (extrínseco) incluindo-se no segundo o meio ambiente físico e social; deste modo, podemos ter também, respostas ou comportamentos intrínsecos (por exemplo: descarga de adrenalina) e/ou extrínsecos (por exemplo; um movimento do animal) (LEHNER, 1979; MANNING, 1979; CARTHY & HOWSE, 1980, DRUMMOND, 1981; HUNTINGFORD, 1984).

Temos portanto, que o comportamento passa a ser uma resposta emitida como função a um estímulo e que é no meio ambiente que este detém o seu mais alto grau de influência e importância. De posse deste raciocínio TINBERGEN (1951, 1965) introduziu a chamada escola naturalista compartilhada por LORENZ (1965) e HINDE (1970), onde o organismo era observado em um ambiente natural. Essa mesma abordagem naturalista é defendida por outros etólogos (ALCOCK, 1984) que acreditam serem três as funções primordiais de um estímulo ambiental (físico ou social): (a) Ativar o animal; (b) Eliciar uma resposta e; (c) Orientar o comportamento (SAZIMA, comunicação pessoal). Portanto, estes etólogos clássicos denominaram o estímulo de estímulo-sinal ou liberaadores ("releasers").

Deste modo, o estímulo ambiental faz parte de um sistema de sinalização (comunicação) onde existe uma responsividade específica, ou seja, que desencadeia uma resposta específica.

Utilizando-se da metodologia etológica (baseado na escola naturalista), a bio-acústica poderia então dissecar o sinal sonoro e inseri-lo em um contexto ecológico, possibilitando a interpretação deste mesmo sinal como veículo de comunicação, eliciador de respostas comportamentais.

BASES NEURAIIS DO PROCESSAMENTO DO SINAL SONORO EM AVES

A utilização de sons como fonte de informação por aves, tomou um novo impulso somente a partir das últimas duas décadas (BEER, 1982). Ao mesmo tempo, e, em decorrência disso, a decodificação e o processamento desta informação sonora passou a ser investigada (WILEY & RICHARDS, 1982).

Um fato a ser considerado é que, após a recepção ou captação do estímulo, há a necessidade de sua análise e interpretação para que haja uma correta percepção. Deste modo, as ondas sonoras penetram pela cavidade auricular pressionando a membrana timpânica que por sua vez transmite a vibração ao único ossículo do ouvido médio das aves, a columela, o qual, pela janela oval, faz vibrar em última instância, a membrana basilar. Essa membrana possui a

propriedade de ter uma elasticidade variável ao longo do comprimento (BÉKÉSY, 1944) o que se permite supor que ela vibre diferentemente em toda sua extensão (para detalhes ver LEWIS et alli, 1985). As fibras auditivas primárias, que vem da cóclea (inervando a membrana basilar) terminam em dois núcleos bulbares: o núcleo magnocelular e o núcleo angular. A organização das fibras é tonotopicamente mantida (BOORD & RASMUSSEN, 1963).

Nos núcleos cocleares de aves, os neurônios são sistematicamente arranjados de acordo com suas frequências características. No núcleo magnocelular, a frequência aumenta em direção a porção rostromedial. No terço rostromedial o núcleo contém respostas a altas frequências, no terço médio a frequências intermediárias e no terço caudal a baixas frequências (KONISHI, 1974). O núcleo angular exibe uma organização tonotópica mais clara do que o magnocelular. As regiões relativas às altas frequências localizam-se na porção caudal e lateral. A frequência decresce gradualmente em direção às áreas mais rostrais e mediais. É interessante notar que a organização tonotópica do núcleo angular é na direção vertical.

KONISHI (1974), ainda numa comparação entre essas características de arranjo tonotópico nos dois núcleos cocleares e os campos de inervação da membrana basilar, propõe que a porção basal desta membrana detecta altas frequências, a porção medial, capta frequências intermediárias e a região apical é responsável por baixas

frequências. É possível ainda que o núcleo magnocelular e parte do núcleo angular possam corresponder ao núcleo coclear ventral de mamíferos, sendo o remanescente do núcleo angular correspondente ao núcleo coclear dorsal de mamíferos (CAMPBELL & BOORD, 1974; KARTEN & COHEN, 1974).

O núcleo magnocelular tem projeções bilaterais para ambas as olivas superiores e para o núcleo mesencefálico lateral dorsal (BOORD, 1961). CAMPBELL e BOORD (1974) sugerem que o núcleo laminar é homólogo à oliva média superior em mamíferos.

O núcleo angular e núcleo magnocelular projetam, também, diretamente à oliva superior, ao núcleo do lemnisco lateral e ao núcleo mesencefálico lateral dorsal, este último podendo ser homólogo ao colículo inferior de mamíferos (MACPHAIL, 1982). Fibras do núcleo mesencefálico lateral dorsal são dirigidas para o núcleo ovoidal do tálamo e daí para a região caudal medial do neostriado previamente designada como Campo L (Field L) por ROSE (1914).

É interessante lembrar que o telencéfalo de aves é descrito compreendendo cinco massas celulares divididas sob critérios citoarquitetônicos (KARTEN & COHEN, 1984): (1) hiperestriado: ocupa a posição dorso medial do hemisfério e pode ser diferenciado em hiperestriado acessório (correspondendo a parte do Wulst) e um grupo do núcleo hiperestriado ventral situado abaixo da lâmina frontal superior (2) paleostriado: pode ser dividido prontamente em dois segmentos, o primitivo e o aumentado. O primeiro é

composto por um grupo distinto de grandes neurônios, o primitivo é uma zona pouco celulada de posição ventral: o núcleo interpeduncular; (3) ectoestriado: está inserido na porção anteroventral do neoestriado, imediatamente dorsal à lâmina medular dorsal; (4) arquiestriado: localiza-se no terço caudal do telencéfalo ventral do neoestriado caudal; e o (5) neoestriado, a maior das cinco grandes massas celulares, é separado do complexo hiperestriado pela lâmina hiperestriada; é ainda diferenciado em neoestriado frontal, intermediário e caudal. O neoestriado tem sua maior massa concentrada na porção caudal e decresce gradualmente em direção ao pólo hemisférico rostral. (BENOWITZ, 1980). E é no campo L (neoestriado caudal) que terminam as aferências auditivas telencefálicas.

CORRELATOS COMPORTAMENTAIS DO COMPORTAMENTO EXPLORATÓRIO E HABITUAÇÃO

Como vimos anteriormente, os animais necessitam constantemente averiguar o meio ambiente onde se situam. Nessa investigação territorial utilizam-se de seus sistemas sensoriais no intuito de perceber o meio. Supondo-se um animal inserido num contexto ambiental, quando do aparecimento repentino de um estímulo, esse animal realiza uma série de atos cujos objetivos é o novo reconhecimento do

ambiente. Esses atos que incluem reações de reconhecimento, investigação e orientação foram agrupados convencionalmente em um padrão de comportamentos dito exploratório (BERLYNE, 1960 citado em RIBEIRO DO VALLE, 1982) visto que são emitidos com o intuito de literalmente explorar o ambiente. Ele proporciona, por exemplo, captar informações do meio no sentido de se localizar alimento ou água que permitam a subsistência do animal e também o "reconhecimento de perigos em potencial, constituindo-se em condições para o desenvolvimento de respostas de fuga e esquiva" (SALLES, 1984, pág.10) no caso de detecção de um possível predador.

O comportamento exploratório é tão importante nos animais a ponto de BERLYNE (1960 , 1966) ter creditado o enorme desenvolvimento adaptativo do homem à sua "bem desenvolvida atividade exploratória aliada a uma atividade mental privilegiada" (RIBEIRO DO VALLE, 1982, pág.3) (ver ainda SOKOLOV, 1963 e FOWLER, 1965).

O comportamento exploratório, ou reflexo de orientação (OR) como muitos autores preferem chamar, não passa de uma resposta do organismo frente à uma estimulação, e, como tal, é possível de ser modulada (modificada). Todo e qualquer comportamento, por mais complexo que seja, é composto de unidade simples, desde reflexos até mecanismos mais elementares de processamento de informação (STADDON, 1983). Todo comportamento emitido é resultado de uma soma entre comportamentos inatos e aprendidos. O primeiro refere-se como tendo um desenvolvimento gradual nas espécies, é

modificado pela seleção natural e geneticamente transmitido. No comportamento aprendido, observa-se a grande capacidade de modificação de propriedades nas respostas em função de exposição e interação com estímulos ambientais. Temos então que a aprendizagem é uma mudança adaptativa no comportamento como resultado de experiência individual (STADDON, 1983) que persiste no tempo (ADES, 1985). Ou seja: a manutenção e a fixação desta mudança requer que a informação dada pela experiência adquirida seja mantida (memorizada).

Qualquer forma de aprendizagem envolve alterações de algum modo nas entradas e saídas de informação no Sistema Nervoso Central (THOMPSON & GLANZMAN, 1976). Como as formas de interação específicas entre neurônios são as sinapses, parece lógico supor que mecanismos envolvidos nas sinapses, fazem o suporte da aprendizagem. Devemos porém, ter sempre em mente que nem todas as modificações do comportamento são consideradas aprendizagem, como por exemplo, fadiga e adaptações sensoriais.

Imaginemos um animal reagindo a uma fonte estimuladora. A constante emissão do comportamento exploratório sempre que houvesse a percepção de um estímulo igual, e desde que este estímulo não traga nenhuma consequência para o animal, o tornaria desadaptativo (SALLES, 1984). Seria interessante que o animal gradualmente reduzisse a emissão desse comportamento inibindo parcial ou totalmente uma resposta desnecessária. Ao decremento ou diminuição de uma resposta comportamental, frente a

apresentação contínua e/ou recorrente de um mesmo estímulo chamamos de habituação (THOMPSON & SPENCER, 1966; GROVES & THOMPSON, 1970).

Parece coerente pensar que se um dado estímulo não se relacionar com qualquer tipo de evento, ele passa a não ter um grau de significação; permitindo ao organismo classificar os estímulos regulares como não importantes, destacando os mais significativos do ambiente.

O estudo da habituação se faz importante pois é um mecanismo extremamente simples de aprendizagem não associativa, ou seja, de uma modalidade de processamento neural onde o animal não faz qualquer associação entre o estímulo e a resposta, mas é capaz de modificar sua resposta em função desta apresentação de estímulo. E, como se sabe (STADDON, 1983; TIMO-IARIA, 1985), a emissão de comportamentos complexos se faz pela intercorrelação de padrões simples. O estudo deste substrato simples é fundamental para uma compreensão futura do intrincado funcionamento do sistema nervoso central.

Um aspecto importante a ser levantado num estudo deste tipo vem a ser o pareamento estímulo-resposta (E-R), que permite uma ampla gama de variações, elevando de sobremaneira a multiplicidade de resultados possíveis, dificultando a comparação entre resultados, uma vez que cada autor os analisa segundo o critério que lhe convier, a despeito de tentativas de homogeneização (por ex. LÁT, 1973).

CRUZ (1989) aborda justamente essa incerteza de definições que cerca o conceito de habituação, relacionando E-R, (levando muitas vezes a interpretações errôneas);

"...os dois termos são muitas vezes empregados para descrever principalmente três aspectos distintos: algumas vezes são empregados para descrever o procedimento ou técnica de apresentações repetitivas de um estímulo, outras vezes são usadas como constructo hipotético para explicar o aumento ou declínio de uma resposta em função das apresentações do estímulo e, por fim muitas vezes os termos habituação e sensitização são empregados como fenômenos comportamentais subjacentes à apresentações repetitivas do estímulo." (pág 12-13).

Parece oportuno então, deter-se somente ao aspecto descritivo do comportamento, ou seja: habituação refere-se a uma diminuição na taxa de respostas, resposta essa eliciada por uma apresentação repetitiva de um mesmo estímulo segundo os moldes da definição operacional proposta por Harris (1943).

A velocidade ou rapidez com que a habituação se dá depende fundamental, mas não exclusivamente, como veremos a seguir, (a) das características do estímulo e, logicamente, (b) dos estados do próprio sujeito como atenção e/ou motivação.

1) As características físicas do estímulo

THOMPSON & SPENCER publicaram, em 1966, um trabalho que se tornou um marco no estudo desta forma de aprendizagem com a enumeração dos chamados nove parâmetros característicos da habituação, a saber:

1- Dado que um estímulo particular elicia uma resposta, repetidas aplicações do estímulo resultam em um decréscimo da resposta;

2- Se o estímulo é suprimido, a resposta tende novamente a reaparecer;

3- Se repetidas séries de treinamento de habituação e recuperação espontâneas forem dadas, a habituação tornar-se-á sucessivamente mais rápida;

4- Para estímulos semelhantes quanto mais rápida a frequência de estimulação, mais rápida e/ou pronunciada é a habituação;

5- Quanto mais fraco for o estímulo, mais rápida e pronunciada é a habituação. Estímulos fortes podem produzir uma habituação não significativa;

6- Os efeitos de treinamento de habituação podem produzir uma resposta além do nível zero ou um nível de resposta assintótica;

7- A resposta de habituação para um dado estímulo exibe uma generalização para outro estímulo;

8- A apresentação de um outro estímulo (normalmente forte) resulta num reaparecimento da resposta habituada;

9- Nas aplicações repetidas de um estímulo desabitante, a soma de desabituções produz habituação (isto pode ser chamado de habituação de desabitução),

Todos os nove critérios foram exaustivamente discutidos (HINDE, 1970; GROVES & THOMPSON, 1970; THOMPSON & GLASMAN, 1976; TIGHE & LEATON, 1976; SATO, 1982), e estes autores concordam que não se admite mais a inflexibilidade destes nove parâmetros. Aliás, não é necessário nem mesmo que todos os nove sejam observados na ocorrência de um evento em que a habituação se faça presente; são porém, extremamente úteis como descritivos do fenômeno. Todavia, para estudos comportamentais, ROSENZWEIG & LEIMAN (1982) didaticamente resumiram-nos em quatro:

1- Estimulações repetitivas levam a uma habituação progressiva na amplitude da resposta. À medida em que são liberados estímulos da mesma força, as respostas declinam progressivamente;

2- Quanto mais fraco o estímulo, mais rapidamente a resposta declina em amplitude. Estímulos fortes podem não levar à habituação e podem porém, aumentar a força da resposta;

3- Quanto mais frequentemente o estímulo é apresentado num dado período de tempo, mais rápida e pronunciada é a diminuição da resposta;

4- Se o estímulo não é mais apresentado por um período de tempo suficientemente longo, a resposta mostrará recuperação espontânea.

Vemos então que os padrões de estimulação são importantes, influenciando na velocidade da habituação (DAVIS, 1970). DAVIS & WAGNER (1968) observaram inclusive, que intensidades crescentes do estímulo podem, às vezes, produzir uma habituação mais rápida do que intensidades físicas invariáveis.

2) Os estados do sujeito

A exploração do ambiente pelo animal está também intimamente ligada a suas condições fisiológicas na medida em que esse comportamento pode ser controlado e modulado em duração, intensidade e frequência de ocorrência pelo próprio animal.

SATO (1982), estudando a reação de sobressalto ("startle"), chamou essa inconstância de um padrão de resposta (de gênese subjetiva) de "flutuações motivacionais" os quais são independentes da apresentação do estímulo.

Tal ponto nos leva a uma abordagem um pouco mais detalhada do conceito de motivação, ainda um dos mais polêmicos temas da Psicologia, só encontrando consenso quando relacionado como causa da emissão de comportamento. "All behavior is motivated" é a primeira frase de PAUL YOUNG (1948, pág.1) onde ainda afirma que o estudo da motivação é também o estudo de todas as condições que eliciam e regulam o comportamento dos organismos.

"The arousal of behavior necessarily implies a release of physical energy by the tissues. The through purposive determinations, as well as the restriction of activity by organic structure" (YOUNG, 1948, pág.45)."

A bem da verdade, com uma abordagem e definição tão amplas, os pesquisadores estudam-na sob os auspícios de quatro grandes correntes teóricas amplamente discutidas por WEINER (1972): A Teoria Dirigida ou do Impulso (Drive Theory); Teoria de Campo (Field Theory); Teoria da Realização (Achievement Theory) e Teoria da Atribuição (Attribution Theory) cuja discussão detalhada vai além dos objetivos deste trabalho (para maiores detalhes ver MANNING, 1972; COFER & APPLEY, 1966; HOYENGA & HOYENGA, 1984; YOUNG, 1948; FOWLER, 1965; HULL, 1943).

A despeito de tamanha complexidade, certos fatores motivacionais são e devem ser levados em consideração como os ritmos biológicos, fome, sede e, na medida do possível, controlados para que uma possível interferência no curso da resposta possa ser detectada e quantificada.

Isso equivale a dizer que para um mesmo estímulo, o animal pode responder com maior ou menor ênfase, dependendo da sua predisposição para tal. Contudo, faz-se necessário uma certa cautela com o uso do termo **independência** do

estímulo como condição ou propriedade dos fatores motivacionais, pois em certos casos ele não se mostra adequado para referir-se à mudança de estado do animal como consequência unicamente dessa possível "flutuação motivacional": "... se a habituação tornar o estímulo não prioritário para o animal, fatores motivacionais independentes da apresentação do estímulo poderiam atuar sobre o sistema estado. Nesse caso a habituação, produzida pela apresentação do estímulo, seria um fator permissivo para a atuação de fatores motivacionais que seriam, em si mesmos, independentes da apresentação do estímulo" (SATO, 1982, pág.46).

Aliado à motivação, a atenção detém, do mesmo modo, importante valor para a detecção do estímulo e posterior elaboração de uma resposta (GROVER & THOMPSON, 1970) (SOKOLOV, 1960 ; 1963). Por atenção, entendemos o fixar da percepção sobre alguma coisa ou evento. BINDRA (1959) relatando uma observação acidental em experimentos com aprendizagem, observou que uma mudança não planejada (por exemplo: uma alteração súbita no meio ambiente não prevista) na situação experimental "distraia" (SIC) o animal produzindo uma diminuição na resposta.

Para FORRESTER & BROOM (1980) a variação de atenção implica em orientação seletiva dos receptores, ou seja, à importância relativa atribuída pelas diferentes entradas sensoriais e ao conjunto do processamento de informações realizado pelo animal através do tempo. DAVIS (1974) por

exemplo, postulou que a habituação seria devido à "diminuição progressiva da intensidade (percebida) do estímulo".

Em uma possível detecção de um estímulo que não faz ou fazia parte do cotidiano do animal, é de se supor que este tenha uma potência maior para desencadear respostas exploratórias. BARRY (1977) e O'GORMAN (1979) estudando estímulos novos já discutiam esse problema adventando a hipótese de que o fator novidade é fundamental nesta questão, assim como o é, o teor de significância para o animal que o próprio estímulo traz (BERNSTEIN, 1979); (MALTZMAN, 1979). ZUCCHI & BERGMAN (1975) utilizando gritos de alarme espécie-específicos como estímulo, estudaram a habituação de um pássaro (*Fringilla coelebs* L.) a esse som (apresentado gravado em fita) medindo sua resposta comportamental. Eles observaram o aparecimento de habituação a longo prazo, pois consideraram que o decréscimo na resposta foi consequência de um não reforçamento (o que originalmente era) ou seja, do não pareamento com a condição aversiva (a visão de um inimigo, por exemplo). Entretanto, com uma clara preocupação etológica, eles mesmos sugerem que esta forma de habituação (longo-prazo) a um som de (a) enorme grau de significância, e (b) obtida em laboratório; difere em muito da habituação a curto prazo, comum em pássaros. ZUCCHI & BERGMAN, (1975) ainda levantam a hipótese deste tipo de habituação por eles encontrado, ter, no campo,

muito pouco valor adaptativo dada a contínua variação das circunstâncias no meio ambiente.

NELSON & MARLER (1989), também utilizando-se de "playback", mostraram que pássaros podem categorizar a percepção de sons em diferentes categorias apenas por uma pequena alteração nas notas iniciais.

OS FUNDAMENTOS NEURAIS DA HABITUAÇÃO

O estudo desta forma de aprendizagem, em que a resposta é alterada a partir da repetição de um estímulo, aparentemente sem associação nenhuma, vem sendo, desde o início do século, objeto de uma série de pesquisas mesmo quando ainda não abrangidas sob o termo habituação. Incluem-se desde os trabalhos de SHERRINGTON (1906) citado em GROVES & THOMPSON (1970) que chamou a queda de resposta de fadiga; PAVLOV (1927) que denominou de extinção⁴ assim como GLANZER (1953) que exprimiu-se como saciação de estímulos e HULL (1943) como inibição reativa; porém, todos os autores reportavam-se a uma diminuição de uma resposta nos moldes da atual definição de habituação (ver excelente revisão de THOMPSON & SPENCER (1966) e GROVES & THOMPSON (1970)).

⁴ Por extinção, define-se a diminuição de uma resposta condicionada, ou seja, o desvanecimento de uma resposta aprendida por processos associativos dada pelo rompimento dessa associação. O mesmo Pavlov verificou que a resposta "extinta" tornava a aparecer quando um novo estímulo era apresentado. Pavlov chamaria de "desinibição latente" (PAVLOV, 1927, pág.66).

Assim sendo, duas grandes áreas da Ciência prosseguiam no estudo da habituação. De um lado, a neurofisiologia, por meio de potenciais evocados (HERNÁNDEZ-PEON, JOUVET & SCHERRER, 1957; HERNÁNDEZ-PEON & SCHERRER, 1955; SHARPLESS & JASPER, 1956), eletroencefalografia (ROIG & SOMMER-SMITH, 1959; SHARPLESS & JASPER, 1956) e Reflexos espinhais mediante a clássica preparação de SHERRINGTON (1956). Por outro lado, a Psicologia, que se ateve ao estudo da habituação utilizando uma abordagem comportamental (MONTGOMERY, 1953; HINDE, 1954; DEMBER, 1956; THORPE, 1956).

Estes e muitos outros trabalhos pioneiros serviram de suporte para que novos estudos culminassem, finalmente, com a proposta basicamente de duas grandes teorias: a Teoria Comparadora de Modelo de Estímulos levantada por EUGENE NIKOLAIEVICH SOKOLOV na década de 60 e posteriormente a Teoria do Duplo Processo elaborada por PHILIP GROVES e RICHARD THOMPSON em 1970.

Para GROVES & THOMPSON, a habituação (decremento de uma resposta) e seu processo antagônico, a sensitização (incremento de uma resposta), detêm características diferentes a nível de processamento de sistema nervoso central seguindo até vias diversas e ocupando substratos neuronais distintos.

Já a linha mestra em que SOKOLOV se baseava era a de que o sistema nervoso central "formulava e aprendia" um padrão do(s) estímulo(s) e elaborava uma atenuação da

responsividade que culminava com a eliminação da resposta exploratória (no caso) dada a uma situação de generalidade ou perda do fator "incomum" do estímulo.

Em uma análise mais acurada, a bem da verdade, têm sido propostos vários modelos neurofisiológicos para o processo de habituação, porém, nota-se uma clara dicotomia onde certos autores propõem que ele se realize em um ou dois estágios.

Os defensores do modelo de um estágio ("one-stage model"), onde se incluem PAVLOV (1972), SHARPLESS & JASPER (1951) e ROITBAK (1960), consideram que quando o neurônio (ou um certo local nele) é continuamente estimulado, um processo inibitório é formado, no próprio neurônio, impedindo a detecção do estímulo (não deflagrando potenciais de ação) e conseqüentemente eliminando a resposta.

No modelo de dois estágios ("two-stage model"), existe o pressuposto de que para que a habituação realmente ocorra é necessário que, primeiro, (a) na detecção do estímulo, exista um mecanismo que analise e processe esse estímulo, classificando-o e verificando se o mesmo requer ou não uma resposta de orientação a ser dada pelo animal. Neste caso o critério seria a novidade ou significância do estímulo. O passo seguinte seria (b) desencadear um outro mecanismo que poderia ser inibitório e/ou excitatório para suprimir ou não a resposta (no caso, a reação de orientação). O grande defensor desta teoria foi o russo SOKOLOV (1960 , 1963) que teve ainda em JOUVET (1961)

(citado em SOUZA, 1980) e MORUZZI (1960) seus mais importantes aliados.

Contudo, um enorme impulso, no tocante à elucidação dos possíveis mecanismos que levam à uma resposta habitante, foi dado com os trabalhos do grupo de ERIC KANDEL percebendo que qualquer forma de aprendizagem tinha necessariamente que ser ou ter componentes interneuronais (sinapses). Partindo desse pressuposto, ele passou a estudar o sistema nervoso de invertebrados que, com cadeias neuronais de pequenas dimensões, células neurais de grande tamanho e facilidade de replicações de experimentos, presta-se de sobremaneira a estudos deste quilate (KUPFERMANN et al, 1970; KUPFERMANN, 1970; CASTELLUCCI et alli, 1970 e CAREW & KANDEL, 1973).

VICENT CASTELLUCCI e ERIC KANDEL (1976) demonstraram a participação de mecanismos celulares no processo de habituação, apresentando, inclusive, modelos neuronais (CASTELLUCCI, et alli, 1970; CASTELLUCCI & KANDEL, 1976) e bioquímicos (CEDAR, et alli, 1972) e (CEDAR & SCHWARTZ, 1972). Estudaram ainda os mecanismos subjacente ao processo de diminuição da resposta, cujo final se daria (a) pela ação de interneurônios inibitórios (KUPFERMANN, et alli, 1974) e (b) pela depressão dos potenciais excitatórios pós sinápticos oriundos de uma diminuição da quantidade de neurotransmissores liberados após cada impulso sensorial (KANDEL, 1976).

Sabe-se que em sinapses químicas, o potencial de ação produz modificações metabólicas no neurônio pós sináptico (BARRY, 1969). CEDAR, KANDEL & SCHWARTZ (1972), após um mínimo de quinze minutos de estimulação elétrica em neurônios de moluscos *Aplysia* sp, encontraram um aumento na síntese de monofosfato de adenosina cíclica (AMPC). Em uma estimulação por períodos menores que este, não foi constatada nenhuma mudança significativa. Os neurotransmissores serotonina e dopamina foram relacionados com essa estimulação na formação de AMPC (CEDAR & SCHWARTZ, 1972) porém, o mesmo não ocorreu com a acetilcolina, glutamato, carbacol, noradrenalina ou mesmo histaminas.

KLEIN & KANDEL (1978) estudando sensitização supõe que o AMPC pode aumentar, na célula neuronal, a entrada de íons cálcio livres no terminal sináptico. A liberação dos neurotransmissores de dentro de suas vesículas é cálcio dependente, uma porcentagem de cálcio elevada pode significar um aumento no "pool" de neurotransmissores na fenda sináptica (KLEIN & KANDEL, 1980).

Desta forma, nos casos de habituação, o que ocorreria seria que impulsos repetidos fariam diminuir o número de canais de cálcio abertos e, com isso diminuir a concentração de íons Ca^{2+} intracelulares pré sinápticos que por sua vez limitam sua liberação de neurotransmissores na fenda sináptica resultando, como produto final, uma queda de resposta do neurônio pós sináptico.

O ESTUDO DA HABITUAÇÃO E A ESTIMULAÇÃO SONORA

Desde o início das pesquisas sobre habituação, um dos mais utilizados padrões de estimulação foi a apresentação de sons. Um dos mais completos e abrangentes estudos foi realizado por SHARPLESS & JASPER (1956), que se tornou uma referência obrigatória, direcionando linhas de pesquisa e aclarando pontos dúbios. Trabalhando com gatos e medindo a resposta de alerta ("arousal reaction"), eles quantificaram o padrão de ondas cerebrais por meio de eletrodos após a estimulação sonora (pulsos de frequência variada entre 500 e 1000 ciclos por segundo (Hz) de aproximadamente 65 dB de intensidade e 4 segundos de duração). Para o estudo dos substratos anatômicos envolvidos no processo, utilizaram lesões corticais, realizadas por ablação. Estes autores sugeriram que a reação de alerta era específica em qualidade, modalidade ou padrão de um determinado estímulo, e que havia, ainda, dois tipos de reações diferentes - a de curta e a de longa duração - correlacionadas com o fim da estimulação. As duas diferiam também na suscetibilidade à habituação, a de longa latência (dita reação tônica) era mais sensível e muito menos resistente à habituação do que a de curta (dita reação fásica).

As ondas elétricas ativadoras (baixa voltagem e atividade rápida) corticais, talâmicas e mesencefálicas desapareciam após a repetição dos estímulos, e a habituação da reação de alerta não dependia também de mudanças ocorridas especificamente no sistema auditivo, a julgar pela persistência dos potenciais no córtex auditivo com a repetição do estímulo, produzindo completa habituação na resposta de alerta, que também não é afetada por uma completa ablação de toda a área cortical auditiva e estruturas adjacentes (lesões bilaterais na zona auditiva I, II, somática II, suprasylviana e giro marginal posterior).

A discriminação entre padrões tonais (frequências sonoras) pode ser prejudicada pela destruição cortical. A secção bilateral do brachium e colículos inferiores, abole a rápida resposta fásica e aumenta a velocidade de habituação, diminuindo grandemente a especificidade tonal da habituação. Os autores (SHARPLESS & JASPER, 1956) posturam então, que o retardo da resposta tônica e a persistência da resposta de alerta seria provavelmente mediada pelas porções baixas do sistema reticular ascendente, o qual é capaz de habituação seletiva para uma determinada modalidade de estimulação sensorial (auditiva versus somática), mas não a uma alta diferenciação no estímulo. A mais rápida e mais diferenciada resposta de alerta seria então, possivelmente mediada pelas porções superiores do sistema ativador, particularmente as projeções do sistema talâmico inespecífico e estruturas sensoriais circunvizinhas.

Ainda utilizando o gato como sujeito experimental, já na década de 60, MARSH & WORDEN (1964) estudaram a habituação acústica medindo os potenciais evocados dos neurônios auditivos; desta vez, além do córtex auditivo, eles implantaram cronicamente eletrodos também no núcleo coclear e no cerebelo. O estímulo, que vinha de um fone de ouvido, era um click de 1 msec com a intensidade de 65 dB, em intervalos de 10 segundos. Nos núcleos cocleares não foi observada nenhuma mudança de amplitude do potencial evocado, mas já no córtex auditivo um decaimento progressivo foi detectado quando o animal estava no estado ou condição de alerta, mas não na que os autores chamaram de condição não alerta. No cerebelo, perceberam largas ondas de potenciais evocados no flóculo e cerebelo adjacente e mostraram também, uma perda de amplitude nas ondas durante a habituação nas fases de alerta mas não na condição não alerta. Os autores sugerem que a diminuição do potencial evocado talvez possa estar correlacionada com a perda de significância do estímulo, pois a resposta de orientação desaparece após a apresentação de somente alguns clicks; mas a mudança (decaimento) de amplitude do potencial, só acontece após algumas horas de repetição. Contudo, eles mesmos afirmam que a relação entre a significado do estímulo e a reação de alerta, não está clara neste estudo, pois não fazia parte dos objetivos propostos por eles neste trabalho.

Entretanto, para THOMPSON & WELKER (1963), a idéia era exatamente esta, estudar o papel do córtex auditivo no

reflexo de orientação da cabeça em gatos utilizando estímulo auditivo. Utilizaram dois estímulos com diferentes durações; o primeiro de 0.1 s , o outro de 2.0 s , ambos a 65 dB de intensidade. O som era emitido por um dos dois alto-falantes existentes na caixa experimental e a sequência de estimulação, qual som e qual alto-falante, era determinada randomicamente ao longo das cinco sessões (dias 1, 3, 10 e 28), com dez tentativas cada. Os sujeitos podiam receber em um dia, dez tentativas com somente um dos estímulos, ou cinco, com um e as outras cinco, com o outro. A cirurgia consistia em remover, por ablação, todo o córtex auditivo adjacente aos sulcos suprasylviano e rhinal. O estudo demonstrou que a ablação bilateral desta região influencia na frequência e rapidez na resposta correta de orientação. Os autores relatam ainda, que a habituação a curto prazo não foi afetada pela lesão, porém, um interessante dado foi que, para o estímulo de 2 segundos (o mais longo) houve uma sequência de habituação, o que originou uma ressalva por eles feita no sentido de se dar a devida importância aos parâmetros, e condições dos testes, de habituação, para uma perfeita confiabilidade dos resultados.

A discussão prosseguiu com excelente trabalho (KITZLS & BUCHWALD, 1969) onde estudou-se uma parte da via auditiva compreendida pelo núcleo coclear, colículo inferior e corpo geniculado medial. Eles relacionaram esses núcleos como uma via única, parte de uma "múltipla unidade integrada", notando que, de fato, as alterações nas

respostas se dão de forma integrativa com uma mudança progressiva na resposta da "unidade" como um todo durante a habituação a um estímulo acústico. Os estudos em gatos, neste campo, prosseguem, atualmente, analisando os mecanismos excitatórios e inibitórios (PHILLIPS, 1988) dos neurônios corticais auditivos e suas propriedades (CLAREY & IRVINE, 1986).

Se a década de 60 foi fecunda aos estudiosos da habituação a estímulos sonoros usando gatos como sujeitos, na década seguinte foram iniciados estudos com ratos os quais culminaram com um interessante trabalho de HOWARD S. HOFFMAN que em 1965, em conjunto com SEARLE, muito embora não estivessem objetivando a habituação, iniciaram o estudo da reação de sobressalto ("startle reactions") em ratos e suas modificações eliciadas por uma variável acústica. No experimento 1, eles submeteram os ratos a apresentações de ruídos com a intensidade de 50, 70 ou 90 dB. Relataram que o sobressalto é mais evidente e efetivo conforme a intensidade aumenta. Nos experimentos 2 e 3, os autores estudaram o fenômeno inibitório produzido quando um pulso de menor intensidade (80 dB) antecede um pulso mais intenso (120 dB). Os resultados indicariam que o sobressalto é sensível a sons cuja intensidade é comparável aos sons encontrados no meio ambiente acústico normal, e ainda sugerem que os mecanismos envolvidos neste comportamento são continuamente, hora mais, hora menos ativados, ainda que isso seja raramente evidente. Isto motivou HOFFMAN & STITT (1969) os quais sugeriram que a

habituação do sobressalto acústico se deve em parte por um declínio emocional do estado do sujeito. Dois anos antes, SZABÓ e KOLTA (1967) já levantaram uma hipótese altamente curiosa ao supor que o aumento transitório no sobressalto acústico logo ao início das sessões experimentais correspondesse a um necessário e concomitante processo de condicionamento. Os autores relataram que, se um estímulo auditivo é suficientemente forte para eliciar a resposta de orientação, o mesmo ocorreria com a resposta de condutância galvânica da pele; e, a uma resposta não específica de potenciais, captada pela eletroencefalografia. Eles lembram ainda que em pacientes ansiosos, essas duas primeiras respostas são muito mais frequentes do que em pacientes normais.

Este tipo de estudo, entretanto, prosseguiu fascinando os pesquisadores que verificaram, dentre outros aspectos, os efeitos da duração dos estímulos e repetições de sessões (ASKEW, et alli, 1969), ordem de apresentação destes estímulos (GLINER, et alli, 1971), intervalos entre eles (DAVIS, 1970), alterações na resposta devidas às diferentes intensidades do som (DAVIS & WAGNER, 1968) e ao próprio contexto em que o som era apresentado (CONNOLLY & FRITH, 1978).

Grande importância tiveram DAVIS & GENDELMAN (1976) que transecionaram o cérebro de ratos desde o esplenum do corpo caloso descendo até os corpos mamilares. Sabendo que a resposta de sobressalto mantém-se mesmo após a

descerebração (FORBES & SHERRINGTON, 1914; SZABÓ & HAZAFI, 1965, citados por esses últimos) o que indica que a circuitaria neuronal que media esse reflexo possa situar-se no mesencéfalo ou ainda, mais abaixo. Eles, então, aplicaram estímulos sonoros entre 60 e 100 minutos logo após a cirurgia, e verificaram que a resposta de sobressalto não diferia do controle, comprovando ser este um ótimo modelo para o estudo da habituação.

Administrando intraperitonealmente a clonidina, um agonista alpha-adrenérgico, DAVIS et alli. (1971) mostraram que essa droga potencializava a queda de amplitude na resposta do sobressalto facilitando a habituação. Do mesmo modo, em ratos descerebrados agudamente ou com lesão no locus coeruleus, viram que a clonidina também potencializa a habituação. Os autores sugerem que a adrenalina possa ter um importante papel na habituação do sobressalto acústico, já que a clonidina, aparentemente, altera a resposta de sobressalto, acelerando as sessões de habituação tanto nos animais intactos como nos descerebrados agudos ou com destruição do locus coeruleus.

O direcionamento das pesquisas indicava um fato muito sugestivo: que a capacidade de habituação do reflexo de sobressalto acústico aparentemente independia da presença das regiões superiores do sistema nervoso central. FOX (1973) comprovou isto estudando habituação a curto prazo em animais descerebrados e testados entre 24 e 48 horas após a cirurgia. Lesionando os colículos inferiores e, em alguns

casos, no pontino ou formação reticular mesencefálica caudal, ou pontina, o reflexo foi abolido. Para LEITNER et alli. (1980) a elaboração dessa resposta seria originária no núcleo reticular pontino caudal.

JORDAN & LEATON (1983) destruíram grandes porções da formação reticular mesencefálica observando que a resposta inicial do sobressalto não era alterada, mas os animais eram incapazes de alcançar as curvas assintóticas típicas da habituação a longo prazo dos animais controle. Já as lesões nos colículos inferiores não interrompem a habituação a longo prazo, mas os animais, por sua vez, não tinham habilidade suficiente para atenuar suas respostas (da mesma forma que o controle) a um estímulo intenso apresentado com rapidez (resposta a curto prazo). De posse destes resultados, eles sugerem que a formação reticular mesencefálica faça parte de um mecanismo inibitório extrínseco da habituação a longo prazo e, que a região do colículo inferior, ou, (a) integre um mecanismo de habituação a curto prazo, ou, (b) pela lesão, faça aumentar a resposta (sensitização) possivelmente modulando a resposta imediata do sobressalto em função do estímulo auditivo recebido.

Em animais cronicamente descerebrados, mantidos nestas condições entre 31 e 84 dias após a cirurgia, Leaton e colaboradores (1985) mostraram uma significativa manutenção da habituação da resposta de sobressalto auditiva com, entretanto, algumas diferenças com relação ao controle.

Aparentemente eles são mais suscetíveis à sensitização, o que segue de encontro com o que eles chamam de Teoria do Modelo Intrínseco. Assim sendo, o mecanismo de habituação a curto prazo seria interno (intrínseco) para uma via estímulo-resposta (S-R) na porção baixa do mesencéfalo. Por outro lado, a habituação a longo prazo dessa resposta pode ser mediada por um mecanismo extrínseco, mais rostral da via S-R, o qual é sujeito a uma influência inibitória da outra via.

Mais recentemente, WILLOTT & DEMUTH (1986) procuraram medir a influência da repetição de estímulos no sobressalto acústico em camundongos; e discutem os papéis de núcleos do colículo inferior, dividindo-os, anatomicamente e funcionalmente, em neurônios internos e externos, com papéis complementares na modulação da resposta de sobressalto acústico. Os neurônios do núcleo externo não respondem satisfatoriamente a estímulos repetidos e, nitidamente, nem a taxas moderadas de estimulação. Dessa forma estariam menos relacionados funcionalmente com a percepção do estímulo, ao contrário dos neurônios dos núcleos externos, reconhecidos como perceptivos e extremamente habéis em manter as respostas após os treinos. Os autores sugeriram, então, um "sistema lemniscal" que incluiria os núcleos internos (centrais) e um "sistema adjunto", compreendido pelos neurônios dos núcleos externos (periféricos).

Em busca da compreensão dos mecanismos envolvidos neste tipo de habituação, os pesquisadores seguiram por

caminhos lógicos e sequenciais, como vimos acima, sempre formulando hipóteses e testando-as por manipulações experimentais. Um fato curioso é o de que os cientistas, preferencialmente, trabalharam com mamíferos por, provavelmente, facilidades anatômicas e/ou semelhanças funcionais.

Uma das poucas exceções foi a publicação dos resultados de MARINO-NETO & SABBATINI (1983), que estudaram a habituação da resposta de orientação e sobressalto de um peixe (*Betta splendens*) a estímulos e vibrações aplicados a um dos lados do aquário. Após lesões discretas no telencéfalo, os animais apresentavam uma habituação mais rápida do que os controles (não operados e fictícios).

Outro trabalho inovador, nesta área, foi o de ADAMO & BENETT (1967), que procuraram estudar o papel de estruturas hiperestriatais do telencéfalo de galinhas no reflexo de orientação da cabeça e sua posterior habituação por estímulos sonoros. Os sujeitos foram divididos em dois grupos: um grupo recebia pulsos sonoros de 0,2 segundos e, o outro, de 2,0 segundos de duração, provenientes de um dos quatro alto-falantes existentes nos cantos da caixa; em dez tentativas por cinco sessões diferentes. Eram medidas as respostas comportamentais incluídas em quatro categorias: 1) respostas corretas (orientação da cabeça em direção ao alto-falante que emitia o som); 2) respostas incorretas (respostas de orientação para local diferente da apresentação do estímulo); 3) e 4) não resposta e resposta

não orientada (outros comportamentos que não a orientação da cabeça). Após estes testes, os animais tiveram lesionadas, bilateralmente, as regiões hiperestriais e, após sete dias, os sujeitos eram retestados. Foi observado um aumento da habituação inter-sessão (longo-prazo) da resposta de orientação somente no reteste (pós cirúrgico) e não foi notada nenhuma diferença na habituação intra-sessão (curto-prazo) em nenhum dos grupos. Os autores sugeriram, ainda, que o hiperestriado, em galinhas, exerceria um importante papel funcional na habituação da orientação da cabeça a estímulos sonoros por um aumento das respostas incorretas nos pós-operados e, que o hiperestriado acessório seria importante para a orientação sonora espacial, insinuando que ele teria, em relação à localização de sons no espaço, um paralelismo com as projeções corticais do córtex auditivo nos mamíferos.

Com a ressalva de alguns aspectos falhos, como, por exemplo, a não mensuração de importantes parâmetros tais como a intensidade do som, este trabalho detém enorme valor por seu ineditismo, abrindo caminho, a despeito da grande lacuna existente, para a procura dos substratos neurais desta forma de aprendizagem (habituação de respostas comportamentais por estímulos sonoros) em outras espécies de animais.

"...cada espécie tem seus recursos próprios de processar uma informação sensorial e, portanto, não se pode afirmar que um mesmo estímulo seja assimilado da mesma maneira por um rato e por um peixe e, mesmo, por outro mamífero." (SOUZA, 1980. pag.25).

OBJETIVOS

O presente trabalho pretendeu estudar o papel do telencéfalo de pombos (*Columba livia*), na aquisição e manutenção da habituação de uma resposta comportamental, de cunho exploratório, a um estímulo de gênese sonora.

Pretendeu-se, também, verificar se esta habituação a um pulso sonoro se modificaria com a introdução de um estímulo novo e, deste modo, analisar a importância funcional das estruturas telencefálicas na capacidade de percepção diferencial entre dois sons diferentes.

MATERIAIS E MÉTODOS

SUJEITOS

Foram utilizados 54 pombos adultos, de ambos os sexos, derivação não controlada da espécie *Columba livia*, mantidos na sala biotério do Laboratório de Estudos de Sistemas Neurais e Comportamento no Departamento de Fisiologia e Biofísica da UNICAMP, sob condições de água e alimentos à vontade, ciclo claro-escuro de 12 horas. Destes, apenas 16 sujeitos foram aproveitados, dado que durante o experimento, 38 animais foram desprezados por diferentes razões, como descrito na seção Dificuldades Encontradas.

Os 16 animais utilizados foram divididos em dois grupos de 8 pombos cada:

Grupo Controle : Animais submetidos a uma cirurgia simulada.

Grupo Experimental : Animais submetidos à cirurgia de retirada do tecido neural.

- Dificuldades Encontradas

Dada a extensão da intervenção cirúrgica a qual os animais foram submetidos, a taxa de mortalidade é extremamente alta. Foram operados 38 pombos sendo que dos quais 3 morreram durante o ato cirúrgico, 13 no intervalo entre a cirurgia e a última sessão de teste, 4 foram

descartados durante a análise histológica pelas lesões não terem sido de acordo com o padrão de destelencefalação, 2 fugiram de suas gaiolas e, em 6 animais os resultados não foram computados por: falha do equipamento durante as sessões (5), ausência de fidedignidade entre os observadores (2) e em uma sessão interrompida por falta de condições para o procedimento experimental (1).

Nos animais do grupo controle, alguns foram descartados por falha no equipamento (3), ausência de fidedignidade entre os observadores (1) e, condições adversas (hiperatividade anormal dos sujeitos) (4).

EQUIPAMENTO

A fonte sonora era um estimulador de áudio (marca Berger AS-109) acoplado a um programador automático de intervalos temporais (contruido no Instituto de Física da UNICAMP) que controlava a duração dos pulsos de estímulos e o intervalo entre eles. A frequência e intensidade do som foram medidos com um aparelho da marca NAGRA E + SENHEIZER - MKH B16.

No tocante à câmara de observação, esta era composta de uma caixa de cimento (50 x 50 x 130 cm) revestida por isopor onde estavam instalados: no teto, uma lâmpada fluorescente, e, em um canto superior, um alto falante Novik de 80 Watts. A caixa era mantida em um ambiente isolado acusticamente por paredes de aglomerado recobertas por um material isolante o que assegurava que um baixo nível de sons provenientes do meio externo penetrasse no interior da sala. O resíduo sonoro era dissimulado pela ação permanente de um circulador de ar.

A caixa de observação comportava ainda, um espelho unidirecional em um dos lados, o mesmo acontecendo em uma das paredes da sala que consistia o ambiente do local de experimento.

O observador se situava fora deste recinto em uma sala anexa, registrando, através deste espelho, os comportamentos apresentados pelo animal. Isto fazia com que o isolamento do sujeito experimental fosse ainda mais efetivo. O espaço entre a caixa e o observador faz o papel de uma outra interface sem mencionar o fato de, estando a luz também apagada neste local, os vestígios e sombras que por ventura o primeiro vidro mantivesse, o segundo espelho os anularia.

Para gravação das sessões, o equipamento utilizado foi um aparelho de vídeo cassete SHARP modelo VC-9520 aliado à uma câmara também SHARP modelo QC-70 e um tripé VIOLA acoplado a um monitor tipo PHILCO PB-12A1 gentilmente cedidos pelo laboratório do Centro de Comunicação da UNICAMP (LIMEC).

O ESTÍMULO SONORO

Foram utilizados como estímulo sonoro dois sons cuja única diferença residia na frequência utilizada: primeiro um pulso de 1.000 Hz, intensidade de 110 dB com a duração de 1 segundo (estímulo A); o segundo era um pulso de 500 Hz, intensidade de 110 dB também com a duração de um segundo.

PROCEDIMENTO

Foi fixado como o período diário para a realização das sessões, o final da tarde, sempre no período compreendido entre 17:00 e 19:00 horas, respeitando o ciclo circadiano, pois nesta faixa de tempo existe um pico de atividade comportamental semelhante ao verificado ao início da manhã.

O animal a ser submetido à situação experimental era escolhido aleatoriamente em um dos dois grupos, controle ou experimental, alterando-os de modo que pudéssemos sempre parear os futuros resultados.

O procedimento experimental se deu da seguinte forma:

1 - Adaptação à situação experimental

Consistiu de duas sessões nas quais, em cada uma, o sujeito ficava 60 minutos na câmara experimental. Foi realizada em dois dias consecutivos, imediatamente anteriores às sessões de habituação propriamente ditas.

2 - Aquisição da Habituação

A duração máxima de uma sessão neste estágio foi de 50 minutos divididos em duas etapas: (a) adaptação e (b) apresentação do estímulo. O período destinado à adaptação tinha como objetivo propiciar ao animal tempo para o mesmo

retornar ao seu comportamento habitual atenuando-se o caráter exploratório do ambiente novo.

-Introdução do Estímulo A-

Após os 20 minutos de adaptação, passava-se à segunda etapa (apresentação do estímulo). Amplitude (volume), 110 dB e frequência de 1.000 Hz. A duração do estímulo foi de 1 segundo e o intervalo entre eles de 30 segundos.

A apresentação máxima de estímulos por sessão foi de 60 vezes. Todas as sessões de habituação foram gravadas em vídeo cassete para posterior análise do repertório comportamental emitido pelo sujeito.

Com a finalidade de quantificar e detectar rapidamente se o sujeito atingia ou não o critério de habituação (ver pág. 52), o método de observação direta do comportamento foi usado. O comportamento do pombo foi registrado imediatamente após cada estímulo em um protocolo previamente elaborado.

Nesta folha de registro (ver figura 1), os seis grupos comportamentais: Pré-exploratório (Pré-Exp), Exploratório (Exp), Locomoção (Loc), Movimentos isolados de partes do corpo (Mov), Parado (Par) e Manutenção (Man) (ver pág. - observação e registro do comportamento), estão relacionados ao número do estímulo. Deste modo era possível assinalar em cada locus de acordo com o comportamento apresentado pelo animal.

	MOV	PRÉ	EXP	LOC	PAR	MAN		MOV	PRÉ	EXP	LOC	PAR	MAN		MOV	PRÉ	EXP	LOC	PAR	MAN	
1							21							41							
2							22							42							
3							23							43							
4							24							44							
5							25							45							
6							26							46							
7							27							47							
8							28							48							
9							29							49							
10							30							50							
11							31							51							
12							32							52							
13							33							53							
14							34							54							
15							35							55							
16							36							56							
17							37							57							
18							38							58							
19							39							59							
20							40							60							

SUJEITO :

DATA :

HORÁRIO :

SESSÃO Nº :

ESTÍMULOS :

FITA Nº :

Figura 1. Folha de registro de categorias comportamentais: Movimentos Isolados de Partes do Corpo (MOV); Pré-Exploratórios (PRÉ); Exploratórios (EXP); Locomoção (LOC); Parado (PAR) e; Manutenção (MAN).

Uma vez atingido o critério de habituação a sessão era interrompida e 24 horas após uma nova sessão era iniciada.

-Introdução ao estímulo B:

Os dez primeiros estímulos ainda eram com 1.000 Hz, porém a partir do décimo primeiro estímulo (inclusive) a frequência era alterada para 500 Hz. A habituação à essa nova frequência era testada segundo os padrões desenvolvidos para 1.000 Hz (um máximo de 60 estímulos até que o critério de habituação fosse atingido).

Uma vez que o sujeito fosse considerado habituado a 500 Hz, este era, no dia seguinte, submetido à etapa de cirurgia.

Esse procedimento (A e B) foi aplicado aos oito sujeitos do Grupo Controle, aos oito do Grupo Experimental e replicado na sua totalidade para esses mesmos sujeitos dez dias após a cirurgia dos mesmos (Reteste).

CIRURGIA

Para os animais ditos experimentais, foi realizado o procedimento cirúrgico conhecido como pombo talâmico (BRUNELLI et alli., 1972). O animal foi anestesiado profundamente com éter etílico e colocado no aparelho estereotáxico (David Kopf mod. 1204) acoplado a um adaptador Revzin para pombos. Após a incisão do escalpo e exposição do

crânio, eram feitos dois orifícios dorso-latero-mediais com uma broca de alta rotação. Para a ablação do tecido neural, uma pipeta conectada à uma bomba de sucção era introduzida nos orifícios; o tecido era então removido até a visualização do tecto optico. A cavidade foi limpa e tratada com material anticoagulante (Gelfoam, Up-John) após o que, a incisão foi suturada. A assepsia pós cirúrgica foi feita com mertiolate e aplicação de antibiótico de uso tópico (Nebacetin, BYK/Prociencx). O animal foi mantido em ambiente com temperatura controlada (ao redor de 30 graus centígrados) e a alimentação fornecida diretamente no bico, duas ou três vezes ao dia.

Para os sujeitos do Grupo Controle os tecidos neurais do telencéfalo não foram retirados. A cirurgia simulada foi realizada até o estágio de trepanação, muitas vezes permanecendo intacta, inclusive, a dura-máter. A derme era então suturada e o animal devolvido à gaiola após a assepsia.

GRAVAÇÃO

Todas as sessões foram gravadas em vídeo cassete, de modo a permitir as transcrições dos comportamentos apresentados após a aplicação do estímulo sonoro. Deste modo poder-se-ia obter posteriormente o teor e a sequência dos comportamentos, passando assim à análise dos mesmos.

OBSERVAÇÃO E REGISTRO DO COMPORTAMENTO

Pelas observações realizadas no decorrer das sessões, obteve-se a identificação de certos comportamentos, os quais não haviam sido relacionados anteriormente no catálogo comportamental para pombos, desenvolvido neste laboratório (FERRARI, 1982); e que são descritos a seguir:

Fixar (Fix) - ausência de um padrão motor observado, de qualquer parte do corpo; o pombo mantém a cabeça e o olhar direcionados a um ponto fixo no ambiente, geralmente precedido por extensão restrita do pescoço, com ou sem inclinação da cabeça.

Sobressaltar (Sob) - contração generalizada e brusca da musculatura do tronco, e simultaneamente, extensão do corpo inclinándolo no sentido ântero-posterior combinado com inclinação dorsal da cabeça.

Murchar (Mch) - contração generalizada e lenta da musculatura peitoral, de modo que, ao contrário do que ocorre em sobressaltar, raramente exista a concomitante inclinação do corpo.

As respostas comportamentais subsequentes à estimulação sonora foram registradas pelas observações realizadas nas sessões, e foi feita a identificação dos comportamentos em grupos comportamentais distintos. Os comportamentos apresentados pelos pombos foram agrupados em categorias.

Foram definidos seis grupos ou categorias comportamentais.

a) Movimentos isolados de partes do corpo: como o próprio nome indica, são deslocamentos isolados, independentes de estruturas corpóreas em relação ao próprio corpo sem que o animal se desloque no espaço.

b) Pré-exploratórios: constituem reações que foram observadas geralmente antecedendo o explorar.

c) Exploratórios: reações relacionadas à orientação e à investigação de partes ou do ambiente com um todo.

d) Manutenção: reações que se relacionam à manutenção do estado de equilíbrio fisiológico ou neurovegetativo, que mantém uma reação aparente com outros aspectos do meio externo.

e) Locomoção: deslocamento do pombo no espaço, usando como referencial um ponto qualquer que não ele mesmo.

f) Parado: postura que indica condição antagônica à locomoção; estado de imobilidade observável.

Os comportamentos de maior ocorrência e suas respectivas categorias são sumarizadas na tabela 1.

TABELA 1 - Relação entre as categorias comportamentais e os comportamentos que os compõe.

CATEGORIAS	COMPONENTES COMPORTAMENTAIS
Movimentos isolados de partes do corpo	OSC - Oscila cabeça BAL - Balança corpo ABF - Abre e fecha o bico ABO - Abre o olho IND - Inclina a cabeça dorsalmente INV - Inclina a cabeça ventralmente INC - Inclina a cabeça lateralmente
Locomoção	AND - Andar CIR - Circular
Pré-exploratórios	MCH - Murchar SOB - Sobressalto
Exploração	ESO - Estica o pescoço ALE - Alesrtar EXP - Explorar ROC - Semi rotara cabeça FIX - Fixar
Manutenção	BOC - Bocejo LIP - Limpar DEG - Deglulir ECO - Estremecer o corpo ECA - Estremecer a cabeça
Parado	PAR - Parado

Se importante é a mensuração de que o animal de fato percebe o estímulo, é lógico admitir que os comportamentos realmente relevantes no presente estudo foram os agrupados nas categorias exploratórias e pré-exploratórias. Assim sendo, foram estas duas categorias as respostas quantificadas e de fato importantes como futuras respostas passíveis de habituação.

O CRITÉRIO DE HABITUAÇÃO

Faz-se mister definir o que de fato chamamos de um sujeito habituado, ou ainda, que apresente uma habituação de resposta.

O animal era considerado habituado quando, após 10 estímulos consecutivos, o mesmo não apresentava como resposta imediata os comportamentos incluídos nos Grupos Pré-exploratório e/ou Exploratório. Nesse sentido, o processo de habituação foi considerado em relação a essas duas classes de comportamento.

Um fato importante a levantar é que dez estímulos sucessivos sem apresentar Exp ou Pré-exp não significavam absolutamente cinco minutos de ausência total de "rotação da cabeça" (ROC) ou "alerta" (ALE), por exemplo, (ambos incluídos em Exp). Essa seria uma exigência desproposita, um critério altamente improvável de atingir-se. A resposta comportamental refere-se ao comportamento apresentado

imediatamente após a emissão do estímulo. Apesar disto, os parâmetros foram criteriosos, necessários para que os dados tenham o máximo de validade experimental.

É importante ressaltar que no presente estudo é necessário chegar a uma ausência quase que total de comportamento, ou seja a um processo de habituação bem evidente, para poder-se avaliar os efeitos do estímulo B (500 Hz).

O CRITÉRIO DE FIDEDIGNIDADE

Para aferição da fidedignidade durante as sessões experimentais, dois observadores distintos registravam os comportamentos. Posteriormente a cada sessão discutiam e avaliavam o grau de acordo. Para tal, foi elaborado o seguinte esquema como mostrado na Tabela 2. O cálculo foi realizado da seguinte forma: Somatória dos acordos dividido pela soma das omissões e desacordos; o valor obtido era multiplicado por cem.

ANÁLISE HISTOLÓGICA

Nos sujeitos do Grupo Experimental, após as sessões de reteste (pós-cirúrgicas) os animais foram sacrificados para a verificação da extensão das lesões segundo o seguinte procedimento:

TABELA 2. - Esquema de correlação entre os registros comportamentais observados por observador 1 - observador 2 para apenas 10 tentativas em duas sessões experimentais distintas. As linhas cheias representam os acordos, as tracejadas desacordos e as interrompidas as omissões.

ESTIMULO	OBS ₁	OBS ₂	OBS ₁	OBS ₂
1	SOB _____ ESO ----- Exp _____	SOB _____ MCH ----- Exp _____	MCH _____ Exp _____	MCH _____ Exp _____
2	SOB _____ Deg ----- Exp _____	SOB _____ MCH ----- Exp _____	Exp _____	Exp _____
3	MCH _____ BAO ----- Exp ----- x	MCH _____ Exp _____	Exp _____	Exp _____
4	MCH _____ ROC _____ SOB ----- FIX ----- x	MCH _____ ROC _____ Exp _____	INC _____ OSC -----	INC _____ Exp _____
5	MCH _____ SOB _____ ROC -----	MCH _____ SOB _____ Exp _____	PAR _____	PAR _____
6	_____ x ----- MCH _____ FIX _____	SOB _____ MCH _____ FIX _____	PAR _____	PAR _____
7	MCH _____ ROC _____ FIX ----- x	MCH _____ ROC _____	MCH _____ ROC _____ Exp _____	MCH _____ ROC _____ Exp _____
8	_____ x ----- MCH _____ ROC _____	SOB _____ MCH _____ ROC _____	MCH _____ OSC _____	MCH _____ OSC _____
9	_____ x ----- MCH _____	SOB _____ MCH _____	MCH _____	MCH _____
10	SOB _____ ROC _____	SOB _____ ROC _____	MCH _____ _____ x -----	MCH _____ FIX _____
		_____ ACORDOS	_____ ACORDOS	
		----- DESACORDOS	----- DESACORDOS	
		-----x OMISSÕES	-----x OMISSÕES	

Após anestesia profunda, os animais tinham a cavidade torácica exposta e a perfusão com formalina (formol + salina) foi realizada. A porção cefálica foi isolada e incluída em uma cubeta contendo solução de formol a 40% e esta inserida num dessecador acoplado a uma bomba de vácuo por 10 minutos, aproximadamente, e guardado em geladeira. Após cinco dias o cérebro era retirado da caixa craniana, desidratado e incluído em óleo de cedro por 15 dias, findo os quais; incluído em parafina, cortado antero-posteriormente e montado em lâmina para coloração com azul de toluidina e hematoxilina para determinar-se a extensão das lesões comparando, macroscopicamente, com o animal íntegro.

PROCEDIMENTO ESTATÍSTICO

Foi utilizado o teste de Wilcoxon para amostras emparelhadas dentro de um mesmo grupo ("Signed rank T") e para diferença entre os grupos ("Rank sum T") (HOLLANDER & WOLF, 1973) e ainda o teste "U" de Mann-Whitney, recomendado também para comparar grupos diferentes (SIEGEL, 1975).

3 - Resultados

RESULTADOS

1 - SESSÕES EXPERIMENTAIS

A análise da habituação aos estímulos sonoros A (1000 Hz) e B (500 Hz) foi realizada a partir de curvas de habituação individuais, relacionando o número de registros dos comportamentos Pré-exploratórios e Exploratórios como função do número de apresentações do estímulo, representado em blocos de cinco tentativas experimentais.

As Figuras 2 e 3 mostram as curvas de habituação aos estímulos A e B, respectivamente, para os sujeitos dos dois grupos, na fase Pré-cirúrgica. Observa-se que, na habituação ao estímulo A, embora haja variações entre os sujeitos de um mesmo grupo, a amplitude de variação é muito próxima quando se compara os pombos controles (22-52) e experimentais (25-57). Estes resultados foram confirmados por comparação estatística entre os grupos, com valores indicativos de que os animais controles e experimentais foram extraídos de uma mesma população ($p > 0.05$; Teste "U" de Mann-Whitney). Contudo, quando se comparam os dados relativos à habituação ao estímulo B a amplitude de variação intra-grupo diminui, mas há uma concentração numa faixa de valores mais elevados para os pombos experimentais (17-31) do que para os controles (13-29). A diferença estatística

entre os grupos também não foi significativa ($p > 0.05$; Teste "U" de Mann-Whitney).

Os dados referentes às curvas de habituação e número de tentativas até o critério da fase Pós respectivamente para os estímulos A e B, são mantidos nas Figuras 4 e 5. Considerando-se o estímulo A, verifica-se uma menor variabilidade entre os sujeitos de cada grupo, sendo que os pombos submetidos à lesão telencefálica têm valores menores de tentativas até o critério (15-22) do que os pombos não operados (21-32). A comparação entre os grupos controle e experimentais na fase Pós, mostrou uma diferença estatisticamente significativa entre os animais operados e não operados, ($p < 0.01$; Teste "U" de Mann-Whitney).

Também, para os dois grupos de pombos, o número de tentativas para atingir o critério de habituação ao estímulo B na fase Pós-cirurgia é menor que na fase Pré ($p < 0.05$; para o grupo controle e $p < 0.01$ para o experimental; "Signed rank T" de Wilcoxon). A comparação entre os grupos na fase Pós, indica que para pombos controles e experimentais o critério de habituação é mais facilmente atingido na segunda sessão, entretanto, no grupo experimental, o tempo necessário para a habituação ao estímulo A, na fase pós-cirúrgica, é muito menor ($p < 0.01$; "Signed rank T" de Wilcoxon) do que o exigido para os animais em que não foram feitas lesões cerebrais ($p < 0.05$; "Signed rank T" de Wilcoxon).

Os dados referentes ao número de tentativas necessárias até a habituação são sumarizadas na Tabela 3. Na Figura 6, onde esses resultados foram usados para a construção de curvas médias de habituação vemos que o desempenho médio de cada grupo ilustra as mesmas tendências descritas anteriormente com relação às variáveis intra e entre grupos.

De um modo geral, como indicado na Figura 7, quando se analisa o número médio de tentativas necessárias para a habituação em cada grupo, como função da lesão telencefálica, é verificado que o critério é atingido com um menor número de tentativas na segunda sessão, independentemente da condição controle e experimental. A figura mostra, também, o menor tempo necessário até a habituação ao estímulo A para o grupo experimental na fase Pós comparado ao controle, conforme descrito anteriormente.

Um outro tipo de análise realizado, e apresentada na Tabela 4, é dada pelos valores do coeficiente de percepção diferencial dos estímulos A e B (DIF), nas fases Pré e Pós-cirurgia. Por DIF, entende-se a diferença entre: (a) a soma dos comportamentos emitidos nas cinco primeiras tentativas com o estímulo B e (b) a soma dos comportamentos emitidos nas últimas cinco tentativas com estímulo A na segunda sessão. A Figura 8 mostra esses valores médios em ambas as fases (Pré e Pós) para ambos os grupos. A diferença estatística entre as fases não foi significativa ($p > 0.05$; "Signed rank T" de Wilcoxon) assim como inexistente

diferença entre os grupos ($p > 0.05$; "Rank sum T" de Wilcoxon e Teste "U" de Mann-Whitney).

2 - HISTOLOGIA

A Figura 9 mostra a reconstrução do tecido neural lesado (área escurecida). Todos os animais utilizados no presente estudo apresentaram o mesmo padrão de lesões; caso contrário, o mesmo era descartado. Toda a região superior ao tecto optico e anterior ao núcleo septal lateral foi retirada. Foram observados resquícios de pequenas porções da area parahipocampal porém, as regiões hiperestriatais, neoestriatais e paleoestriatais, bem como o lobo para-olfatório e bulbo olfatório, foram todas retiradas.

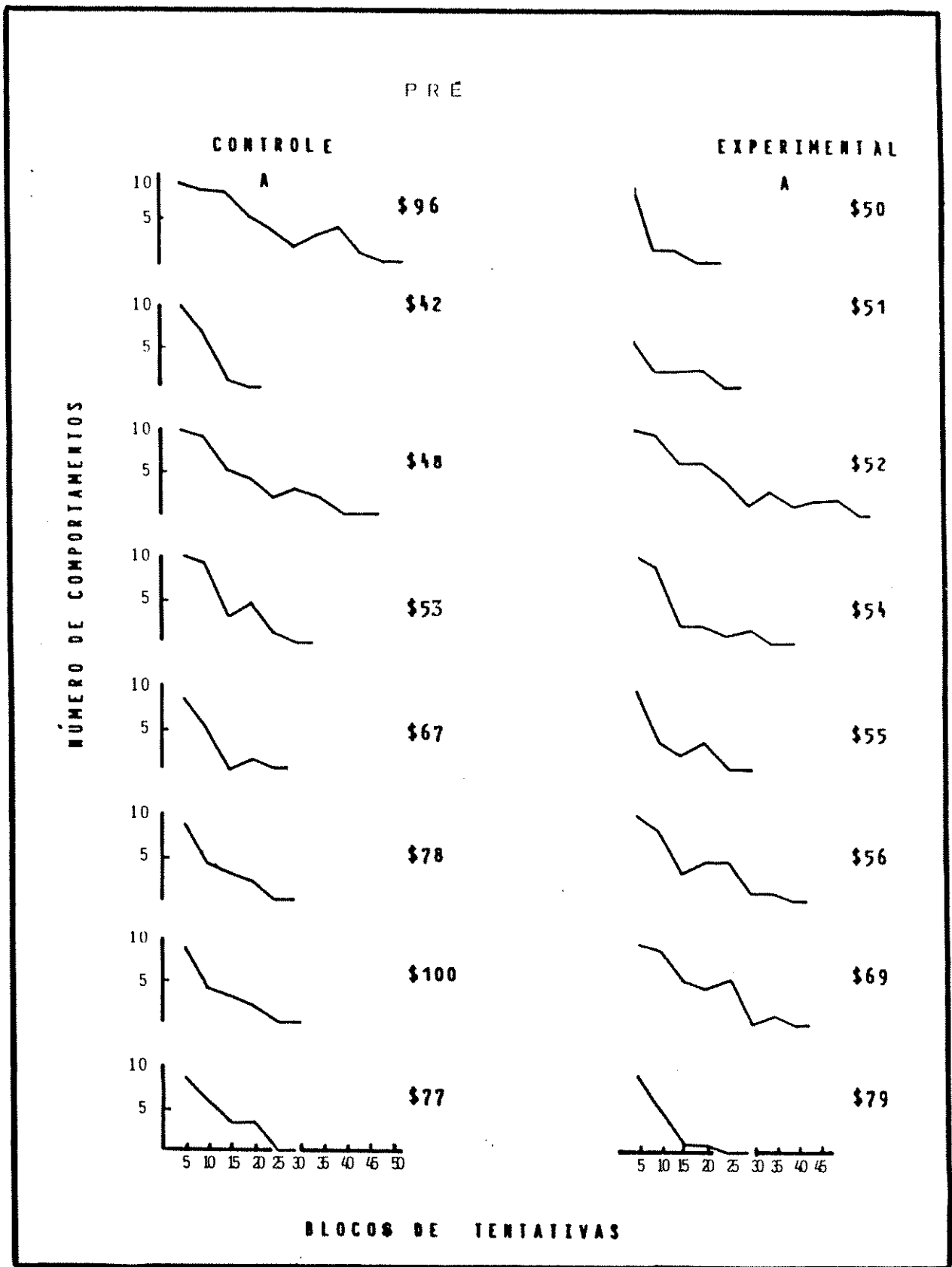


Figura 2. Número de comportamentos (Pré-exploratórios e Exploratórios) computados em blocos de cinco tentativas experimentais, para cada sujeito dos grupos Controle e Experimental, durante a habituação ao estímulo A, fase Pré-cirúrgica.

PRÉ

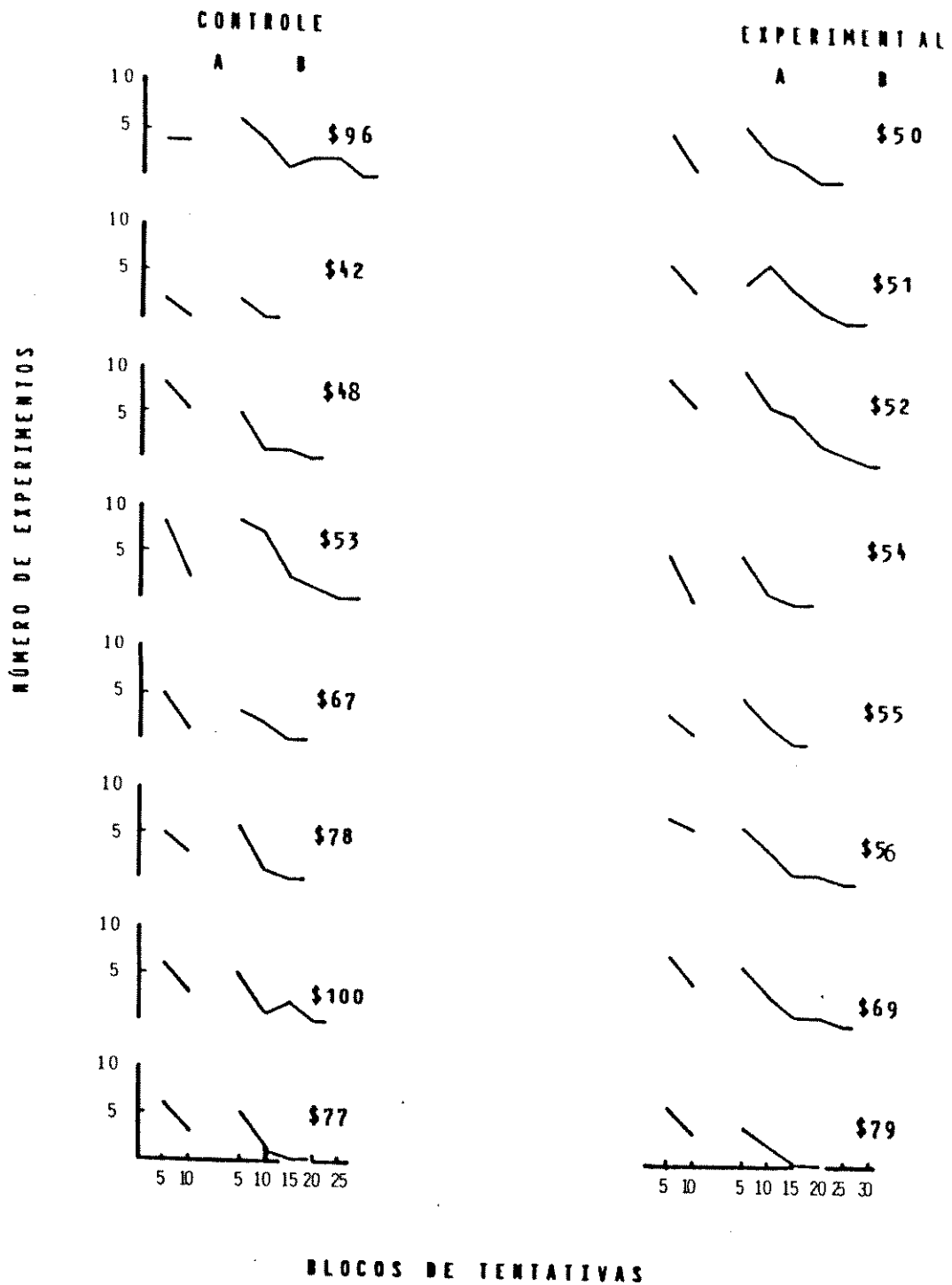


Figura 3. Número de comportamentos (Pré-exploratórios e Exploratórios) computados em blocos de cinco tentativas experimentais, para cada sujeito dos grupos Controle e Experimental, durante a habituação ao estímulo B, fase Pré-cirúrgica. Os dois pontos representados à esquerda de cada curva referem-se às dez tentativas com o estímulo A.

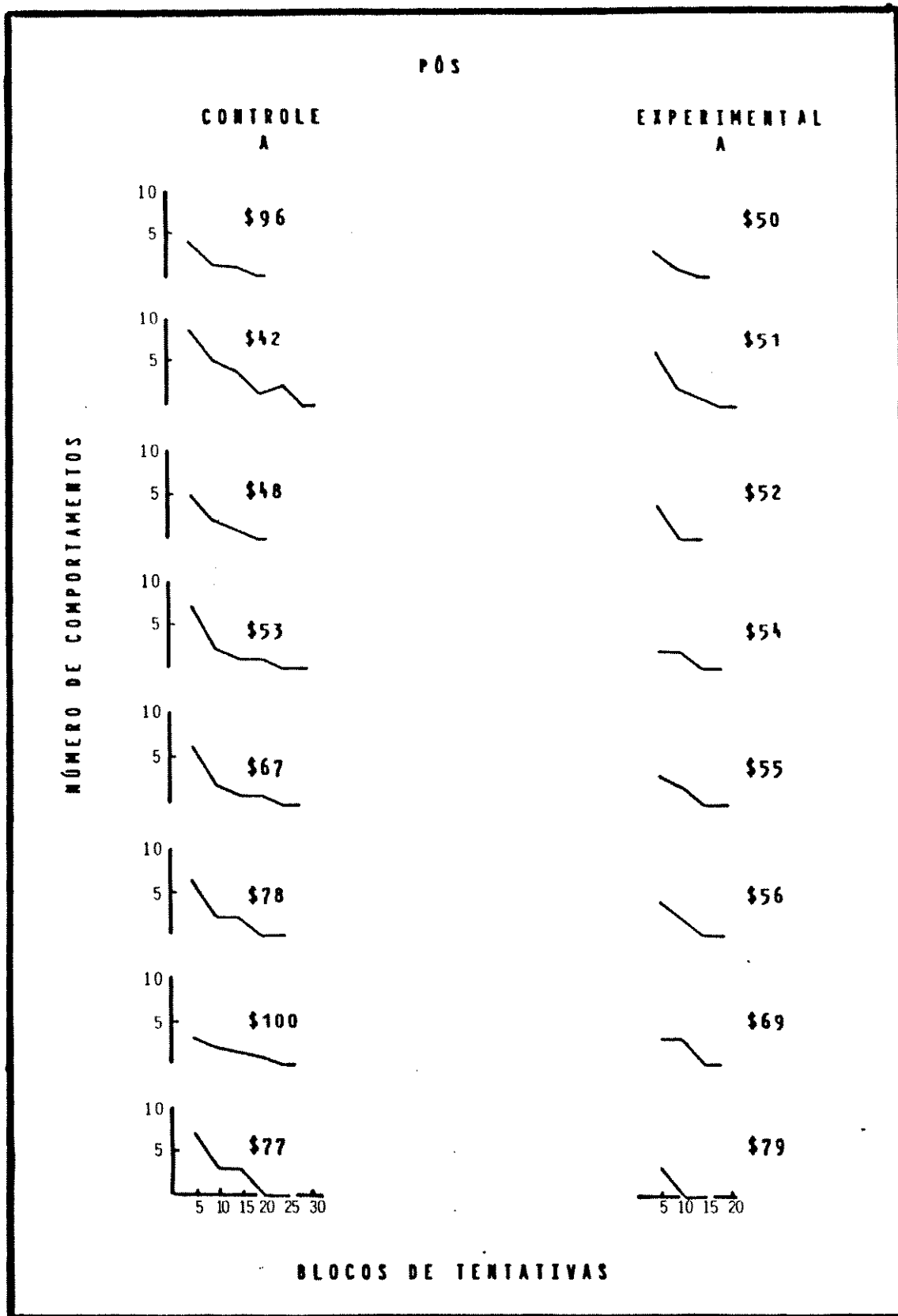


Figura 4. Número de comportamentos (Pré-exploratórios e Exploratórios) computados em blocos de cinco tentativas experimentais, para cada sujeito dos grupos Controle e Experimental, durante a habituação ao estímulo A, fase Pós-cirúrgica.

PÓS

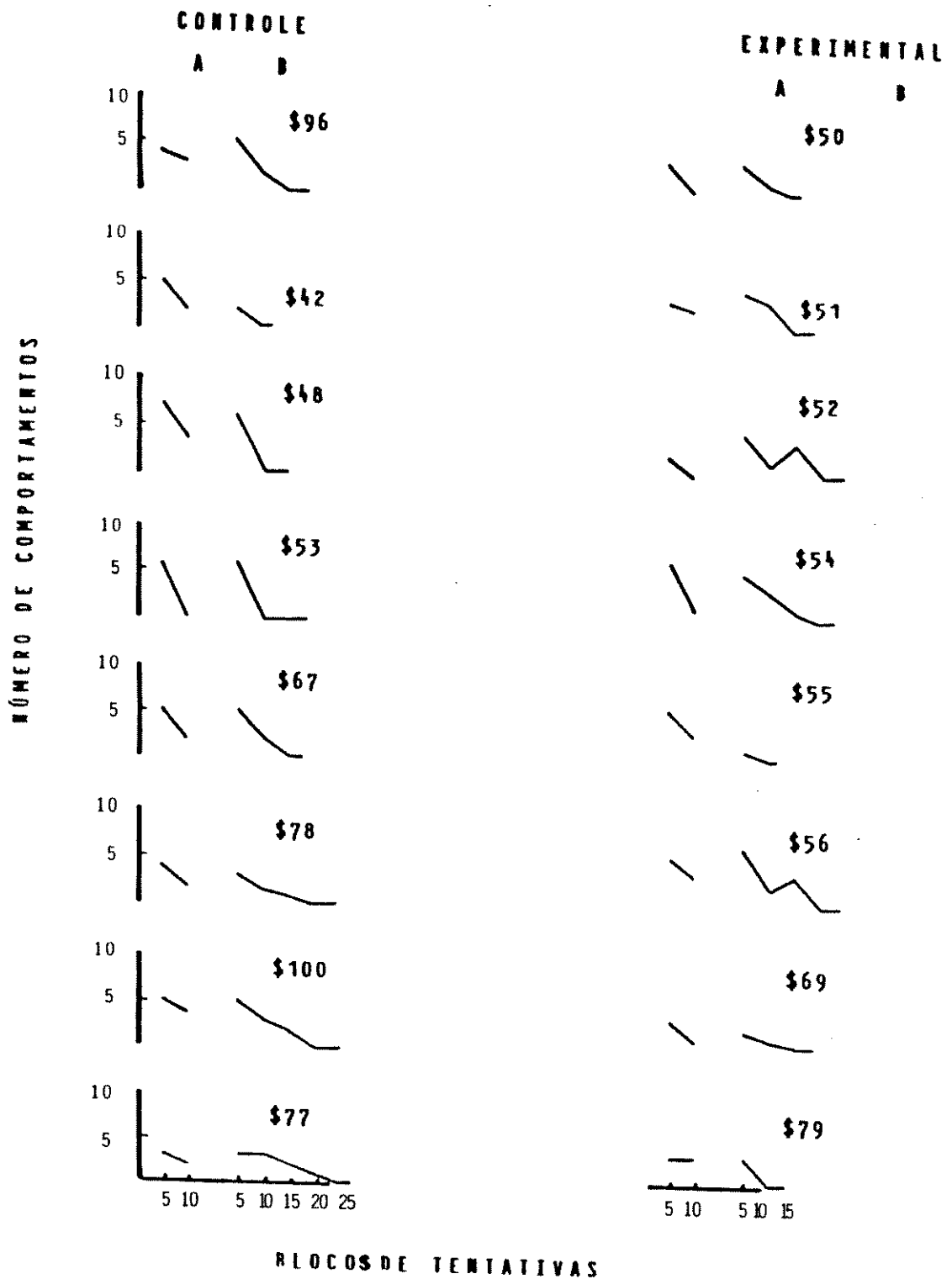


Figura 5. Número de comportamentos (Pré-exploratórios e Exploratórios) computados em blocos de cinco tentativas experimentais, para cada sujeito dos grupos Controle e Experimental, durante a habituação ao estímulo B, fase Pós-cirúrgica. Os dois pontos representados à esquerda de cada curva referem-se às dez tentativas com o estímulo A.

T a b e l a 3

Número de tentativas necessárias para o sujeito atingir o critério de habituação aos estímulos A e B, para os animais dos grupos Experimental (EXP) e Controle (CON), com as respectivas médias e erro padrão da média (EP).

GRUPOS	NUMERO DE TENTATIVAS				
	SUJEITO	A (1000 Hz)		B (500 Hz)	
		PRE	POS	PRE	POS
EXP	50	25	16	24	16
	51	28	22	29	18
	52	57	15	31	24
	54	40	19	18	23
	55	30	20	17	11
	56	42	19	26	24
	69	42	18	26	17
	79	28	15	20	13
		MEDIA	36,5	18,0	23,8
	EP	3,8	0,8	1,8	1,7
CON	42	22	32	13	11
	48	47	21	21	15
	53	33	30	29	18
	67	27	27	18	17
	78	29	25	17	24
	100	30	21	23	25
	77	29	25	18	26
	96	52	21	32	19
		MEDIA	33,6	25,2	21,3
	EP	3,6	1,5	2,2	1,8

Tempo de habituação nas sessões.

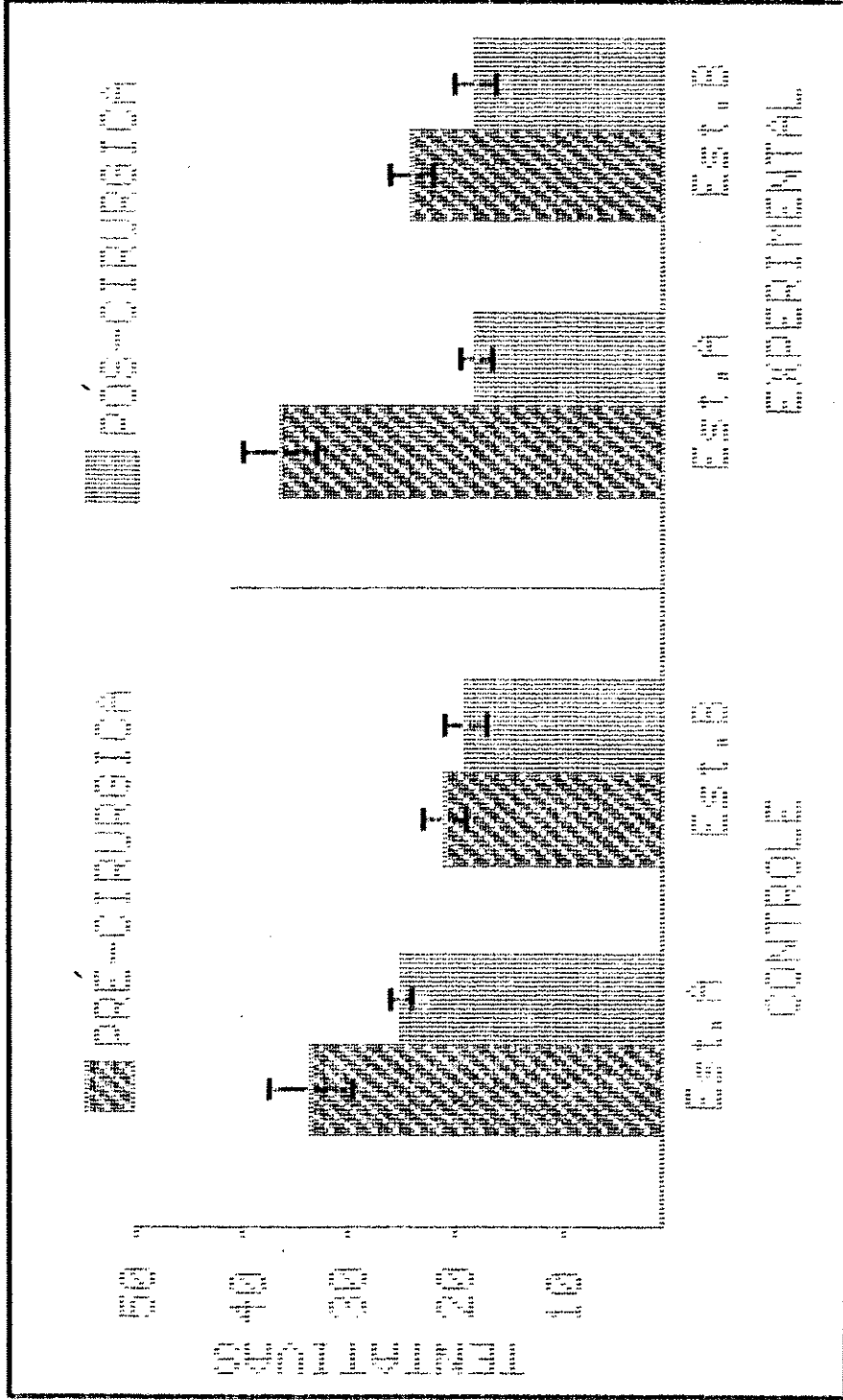


Figura 7. Número médio de tentativas para atingir o critério de habituação a ambos os estímulos (A e B), comparando as fases Pré e Pós do Grupo Controle e as fases Pré e Pós do Grupo Experimental. Linhas verticais indicam valores de Erro Padrão.

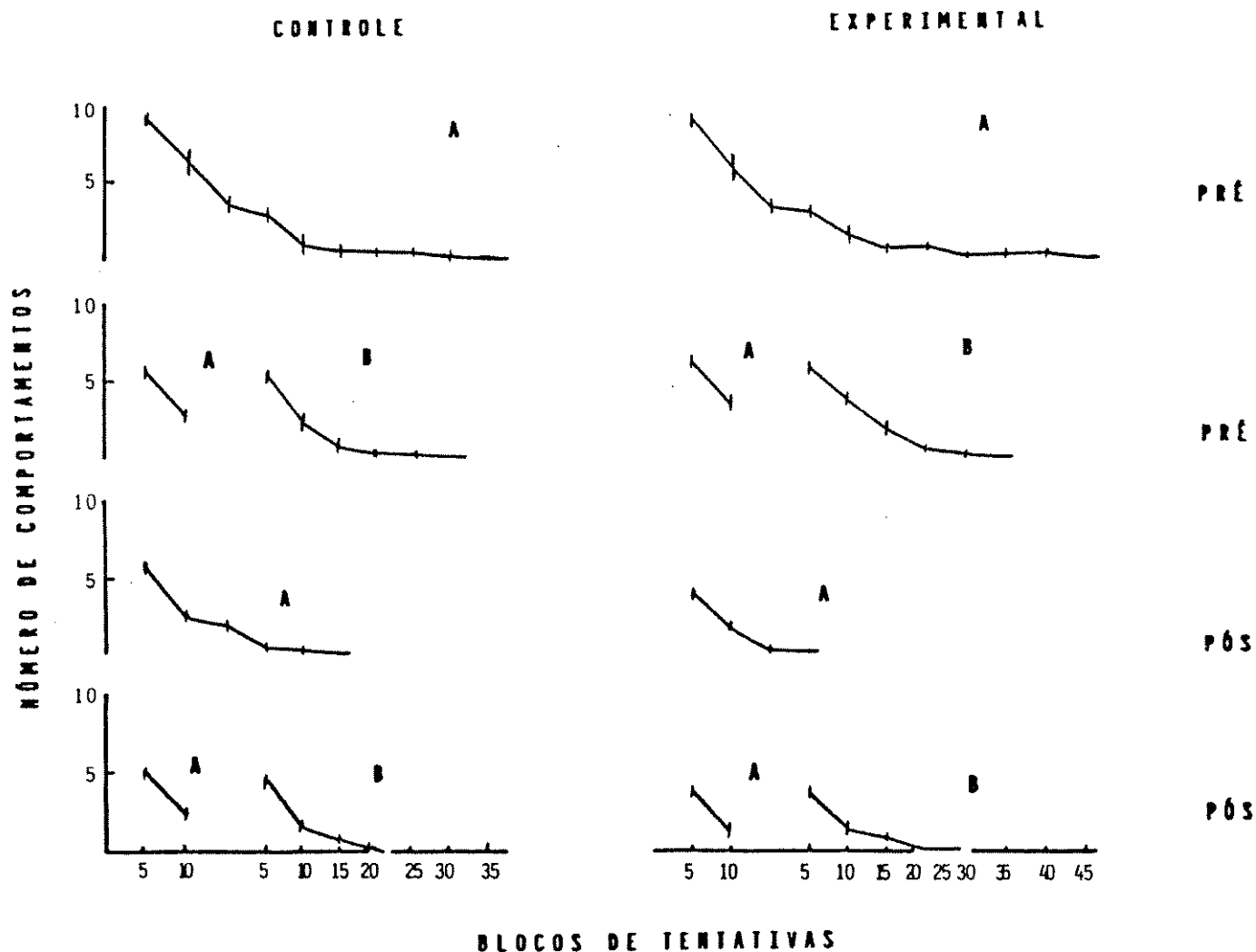


Figura 6. Gráficos do número médio de respostas comportamentais (ordenadas) para as sessões Pré e Pós cirurgicas do estímulo A e B para os animais do Grupo Controle e Experimental. Nas abcissas, blocos de cinco tentativas. As linhas paralelas ao eixo das ordenadas identificam o Desvio Padrão para cada ponto.

T a b e l a 4

Valores do coeficiente de percepção diferencial de estímulo (DIF) entre os estímulos B e A nas sessões Pré e Pós-cirúrgicas, nos Grupos Experimental (EXP) e Controle (CON), com respectivas média e erro padrão da média (EP).

GRUPO	SUJEITO	NUMERO DE RESPOSTAS REGISTRADAS					
		PRE			POS		
		Est. A	Est. B	Dif.	Est. A	Est. B	Dif.
EXP.	50	1	6	5	0	3	3
	51	3	4	1	2	4	2
	52	6	10	4	0	4	4
	54	0	5	5	1	5	4
	55	1	5	4	0	1	1
	56	6	6	0	3	6	3
	69	4	6	2	2	2	0
	79	3	4	1	3	3	0
	MEDIA	3,0	5,7	2,7	1,3	3,5	2,1
	EP	0,8	0,7	0,7	0,5	0,6	0,6
CON.	96	4	6	2	3	5	2
	42	0	2	2	2	2	0
	48	5	6	1	3	6	3
	53	2	8	6	0	6	6
	67	1	3	2	2	5	3
	78	3	6	3	2	3	1
	100	3	5	2	4	5	1
	77	3	5	2	2	3	1
	MEDIA	2,6	5,1	2,5	2,2	4,3	2,1
	EP	0,6	0,6	0,5	0,4	0,5	0,6

Percepção diferencial de estímulo

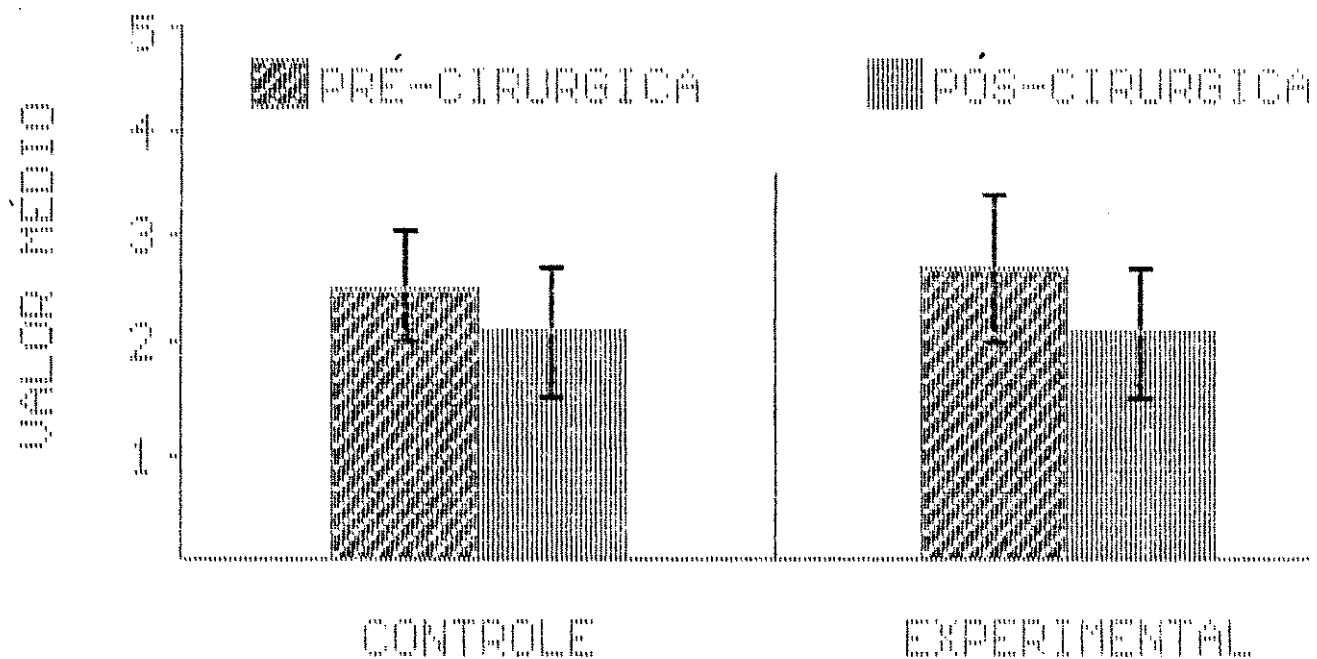


Figura B. Valores médios do coeficiente de percepção diferencial de estímulo para as fases Pré e Pós cirurgicas do Grupo Controle e Pré e Pós cirurgicas do Grupo Experimental. Linhas verticais indicam valores de Erro Padrão.

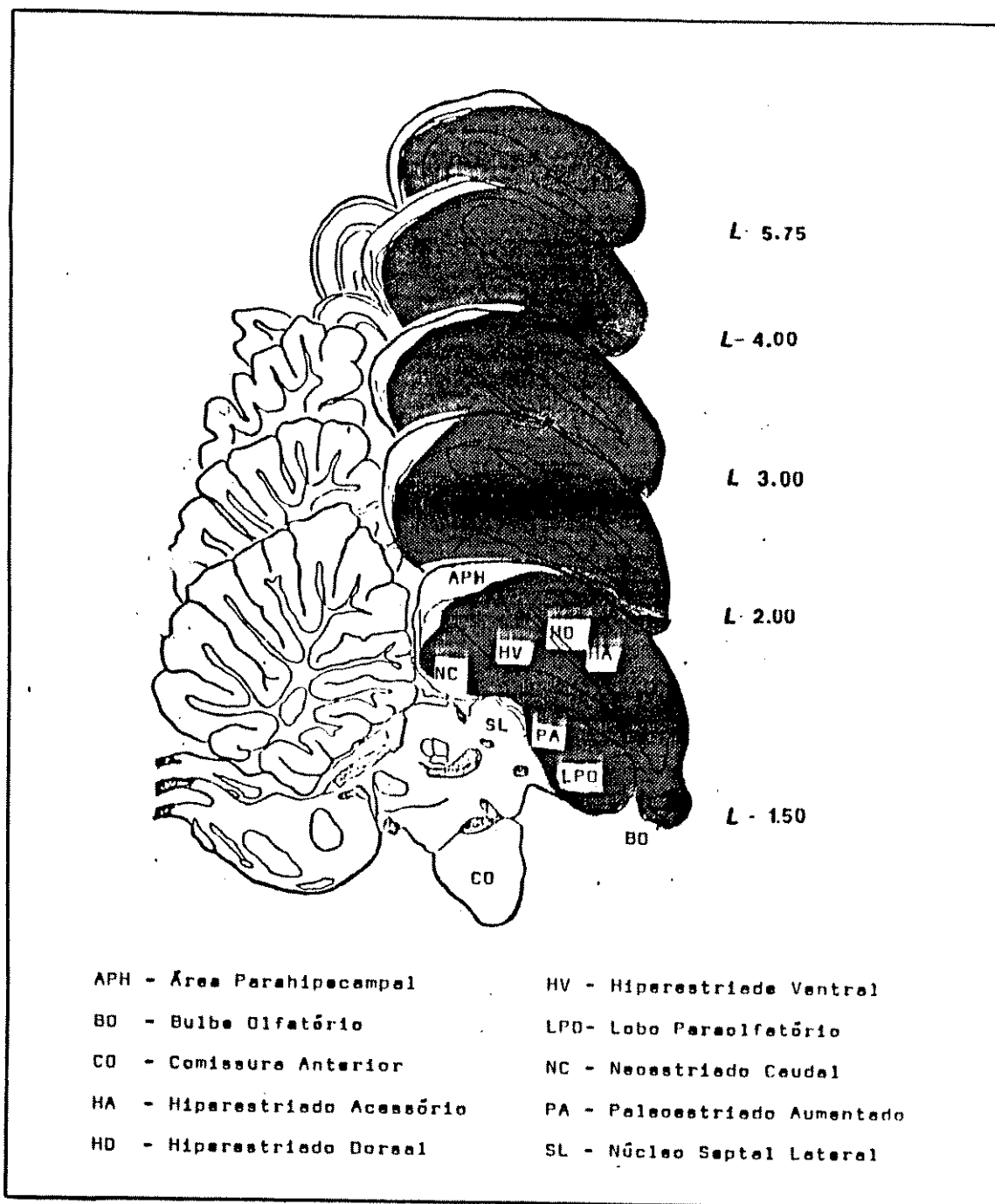


Figura 9. Representação esquemática de cortes laterais do cérebro de pombos (segundo o atlas de KARTEN & HODOS, 1967). A área escurecida indica a extensão da lesão a que foram submetidos os animais experimentais.

4 - Discussao

DISCUSSÃO

OS PARÂMETROS DO ESTÍMULO SONORO

Audiogramas têm sido feitos (HEISE, 1953; HARRISON & FURUMOTO, 1971) no sentido de se determinar o espectro de sensibilidade auditiva em pombos, o qual se mostrou semelhante a humanos para baixas frequências, porém elevando-se a curva de limiar ao redor de 4.000 Hz, para o pombo (HEISE, 1953).

É consensual entre os autores que a frequência média de 1.000 Hz parece ser a melhor para se obter uma resposta, pois é um pouco abaixo dela que se encontram os menores limiares de resposta (WIT & BLECKER, 1982; WIT, et alli, 1985).

É interessante notar que alguns trabalhos identificaram, na medula de aves, a existência de uma maioria de neurônios sensíveis a estímulos sonoros, que respondem melhor à frequência de 1.000 Hz, em detrimento a outras frequências. Isso permite supor que existem mais neurônios (proporcional e preferencialmente) respondendo a 1.000 Hz do que à outras frequências (SCHWARKOPFF, 1963).

Deve-se lembrar também, que trabalhamos em clima quase equatorial, principalmente no verão, onde a sala de experimentação alcança valores termais altos, não se pode

desprezar a variação de sensibilidade dos aferentes auditivos dos pombos que sofrem uma variação da ordem de uma oitava por cada 10 °C (SCHERMULY & KLINKE, 1985) elevando a resposta neuronal ótima de cerca de 800 Hz (para sons puros).

Foram então definidas as frequências para a experiência em questão: 1.000 Hz para o primeiro estímulo (A) e 500 Hz para o segundo (B); escolha lógica para permanecer-se ainda, na faixa ótima de resposta.

Uma vez que a frequência nada mais é do que a quantidade de ciclos que a onda sonora tem por segundo, o volume é uma intensidade física que significa a potência vibratória transmitida numa unidade de tempo numa dada área, no caso, a membrana timpânica do animal. Pode ser traduzida simplesmente por pressão sonora e é medida em decibéis (dB) ou SPL ("Sound Pressure Level").

Dentro da câmara experimental tínhamos um ruído de fundo de 60 ± 3 dB o que com o exaustor ligado, utilizado para ruído de mascaramento, fazia com que esse valor subisse para 67 ± 3 dB.

HARRISON & FURUMOTO (1971), obtiveram maior intensidade de resposta utilizando uma intensidade ao redor de 80 dB, seja qual for o padrão utilizado (comportamental ou potencial evocado). Já HEISE (1953) obteve valores diversos de acordo com a intensidade do som tipo puro: para emitir uma resposta coclear de 5,4 micro volts, é necessário entre 70 e 80 dB de intensidade. Heise demonstrou ainda, que

a latência média para a resposta do estímulo auditivo aumenta com a intensidade do estímulo aproximando do limiar. WIT, et alli. (1985) utilizando a técnica de condicionamento de frequência cardíaca⁴ concordam com os valores obtidos por HARRISON & FURUMOTO (1971) mas, para pombos com a membrana timpânica destruída (pombos fenestrados), utilizaram valores de até 115 dB. Esse valor foi, entretanto, menor do que os utilizados em trabalhos sobre a sensibilidade dos sistemas vestibulares para estímulos auditivos (WIT & BLECKER, 1982), onde para 700 Hz utilizaram-se de pulsos da ordem de até 135 dB.

FOX (1979), utilizou estímulos de 1.000 Hz em 110 dB com a duração de 20 ms.. Com a mesma duração de 20 ms., Leitner e colaboradores (1981) aplicaram 120 dB de ruído branco para estudar o papel da formação reticular mesencefálica na inibição da resposta auditiva; porém, em ambos os trabalhos os sujeitos foram ratos. RITTER, et alli. (1968) em estudos de orientação e habituação em humanos, utilizou de aproximadamente 60 dB.

⁴ Essa técnica consistia de aplicar um choque logo após a emissão do som, de maneira que o animal associasse um ao outro. Deste modo, ao final desse condicionamento, o sujeito criava uma expectativa de receber o choque ao ouvir o som. A essa expectativa, medida pela apresentação apenas de pulsos sonoros, estava diretamente ligada a um aumento do batimento cardíaco. Essa taquicardia era detectada e quantificada, permitindo saber assim, se o animal ouviu ou não o ruído emitido.

Experimentos realizados sobre as modificações das reações de sobressalto no rato (HOFFMAN & SEARLE, 1965) utilizaram variações de 50 a 90 dB.

A gama de variação como vimos é muito grande, para pombos está entre 80 a 135 dB, valor, este último, para sujeitos com características patológicas induzidas (pombo fenestrado). O valor de intensidade que julgamos propício ao experimento foi 110 dB; alto, pois quanto maior a amplitude, mais definida e evidente seria a resposta comportamental (de exploração), mas não suficientemente alta que pudesse, talvez, causar lesão ou dano ao animal.

A duração do estímulo, de um segundo, deu-se da necessidade de um estímulo relativamente longo comparado com alguns milissegundos geralmente utilizados (FOX, 1979; LEITNER et alli., 1981) e, ao mesmo tempo não chegando aos 2 segundos utilizados por ADAMO & BENNETT (1967).

OS DADOS

O objetivo do presente estudo foi verificar a participação do telencéfalo de pombos na manutenção da habituação da resposta de exploração utilizando como estímulo pulsos sonoros, e ainda, se essa resposta era recuperada quando alteramos uma das características físicas deste estímulo. Os dados mostram a aquisição da habituação, exibida nitidamente pelas curvas de respostas dos sujeitos

na sessão pré-cirúrgica, tanto para o estímulo A (1000 Hz, 110 dB, 1 s) quanto para o estímulo B (500 Hz, 110 dB, 1s). A típica curva de aceleração negativa é uma clara evidência deste fato (LÁT, 1973; THOMPSON & SPENCER, 1966) e concorda inclusive com o primeiro dos nove já clássicos parâmetros característicos da habituação: "Dado que um estímulo particular elicia uma resposta, repetidas aplicações do estímulo resultam em um decréscimo da resposta. O decréscimo é usualmente uma função exponencial negativa do número de apresentações do estímulo" (THOMPSON & SPENCER, 1966 pág. 18). É imprescindível comentar que as curvas dos gráficos do presente trabalho não foram tratadas matematicamente desta forma (regressão exponencial), visto que o critério de habituação utilizado é fundamentalmente comportamental e não somente dado pelo número de tentativas. O procedimento experimental nos permite também verificar o segundo parâmetro: "Se o estímulo é suprimido, a resposta tende novamente à reaparecer" (idem) pois atingido o critério de habituação na primeira sessão (estímulo A) esta era interrompida. O mesmo procedimento era repetido 24 horas após (segunda sessão) onde foi observada a recuperação da resposta, com inclusive, no início da sessão, um número de respostas menor. Este dado fica evidente quando comparamos (Fig. 8) os dois primeiros pontos das primeiras curvas pré-cirúrgicas (primeira e segunda sessões). Vimos que o número de comportamentos apresentados no início da segunda sessão (primeiro bloco de cinco tentativas) é menor que o primeiro

bloco da segunda sessão, e que o decaimento é ainda mais rápido, ou seja, a inclinação da reta que une os dois pontos dos dois primeiros blocos das sessões é mais pronunciada para a segunda sessão quando comparada à primeira.

O experimento constou ainda, da apresentação de um outro estímulo, semelhante ao primeiro onde a frequência do som era 50% menor (estímulo B). Segundo o oitavo parâmetro: "A apresentação de um outro estímulo (normalmente forte) resulta num reaparecimento da resposta habituada" (idem).

O tempo necessário para os sujeitos atingirem o critério de habituação foi menor quando comparado ao estímulo A, dado que está em concordância com o terceiro e sétimo parâmetros, respectivamente: "Se repetidas séries de treinamento de habituação, e recuperação espontânea, forem dados, a habituação torna-se-á sucessivamente mais rápida" e "A resposta de habituação para um dado estímulo exibe uma generalização para outro estímulo" (THOMPSON & SPENCER, 1966 pág. 18 e 19).

Não é objeto fundamental neste presente estudo, a discussão dos parâmetros de habituação observados e acima citados. Isto já foi anteriormente comentado (pág.). Sua importância, no momento, é de confirmar e endossar a medida e o padrão da resposta comportamental utilizando para a análise deste processo de aprendizagem não associativa, que é a habituação e o papel do telencéfalo de pombos na

reexposição dos sujeitos ao mesmo procedimento experimental comentado.

Na fase pós-cirúrgica, durante a primeira sessão (reteste) para os animais controle, observou-se com relação ao estímulo A, que foi necessário um menor número de tentativas para que os pombos atingissem o critério de habituação, quando comparado com o teste (sessões pré)(Fig.8). Pode-se dizer que esse fato era previsível, dados os princípios da habituação. Além disso, deve-se considerar também que, dado o intervalo entre as sessões de dez dias, torna-se fato incontestável de que os dados referem-se à habituação a longo-prazo ("Long-term habituation") (CASTELLUCCI & KANDEL, 1976). ADAMO & BENETT (1967) consideram inclusive, que habituação a longo prazo é a verificada entre as sessões; o decremento da resposta dentro de uma sessão seria habituação a curto prazo.

As respostas registradas e quantificadas, são importantes para mostrar se a ablação do telencéfalo interferiu ou não. Tal verificação é possibilitada pela comparação entre os dados dos grupos controle e experimental. Isso foi feito para a habituação aos estímulos A e B bem como a observação da recuperação da resposta quando foi introduzido o estímulo B. Se essa recuperação fosse observada isto permitiria supor que o sujeito realmente o identificaria como um novo estímulo.

Neste particular, o objetivo também foi atingido, embora surpreendido pelos resultados encontrados no

reteste (sessões pós-cirúrgicas) do grupo experimental. Foi verificado; (a) uma significativa redução no tempo de habituação ao estímulo A quando comparado ao controle ($p < 0.01$; Teste "U" de Mann-Whitney); (b) nenhuma diferença intra e inter-grupos quanto ao aumento da resposta quando introduzido o estímulo B e; (c) ao mesmo tempo em que a diferença no número de tentativas para se atingir o critério de habituação, a este estímulo B, não foi estatisticamente significativa ("Rank sum T" de Wilcoxon). A análise estatística entre as duas sessões pré-cirúrgicas (teste) para o estímulo A, permite concluir que o efeito observado é realmente produzido pela lesão, visto que ambos são amostras da mesma população ($p > 0.05$; Teste "U" de Mann-Whitney).

A diferença entre pombos destelencefalados e controles, na fase pós-cirúrgica, pode ser interpretada como tendo o telencéfalo de pombos um importante papel na manutenção da habituação da resposta exploratória à estímulos sonoros. Sua ausência contudo, não impede que esta habituação não se faça presente; ao contrário, parece que nessa ausência, o telencéfalo deixa de exercer alguma influência inibitória nesse processo. Essa estrutura aparentemente também não é relevante na percepção diferenciada entre frequências diferentes em um estímulo sonoro.

ESTUDANDO A RESPOSTA DE SOBRESSALTO E EXPLORAÇÃO

A um estímulo novo, o animal apresenta reações de investigação ou orientação, ditas de exploração (BERLYNE, 1960). Uma reação deste tipo não passa de uma resposta do organismo frente a uma estimulação. O sujeito provavelmente procura identificar a importância biológica deste estímulo no meio para produzir uma resposta (MANNING, 1972, 1979; ALCOCK, 1984). Muitas vezes essa resposta é traduzida em comportamento.

Em ratos, utiliza-se a expressão resposta ou reação de sobressalto ("startle-response") que tem sido descrita como eliciada por um estímulo sensorial intenso e que consiste em uma contração muscular generalizada resultando numa postura agachada (LEITNER et alii, 1980).

GOGAN (1970) estudando as características destas respostas (sobressalto e orientação) postula que "quando um sujeito (animal ou humano) é submetido à apresentação de um estímulo, este pode responder com uma série de reações não específicas que incluem ativação motora, mudança no EEG, alterações nos parâmetros vegetativos (batimento cardíaco, pressão sanguínea, respiração, resistência da pele)" pág. 117. Portanto, estas reações e as alterações delas decorrentes, permitem ao observador supor que o animal, de fato, percebeu o estímulo, respondendo a ele. Na verdade, os componentes

motores destas reações são comumente citados (GOGAN,1970) como "reações de sobressalto" ou ainda "reações de orientação" com o autor postulando que ambas tenham a mesma significância: percepção do meio ambiente.

No presente estudo, considerou-se os componentes relativos a essas respostas, orientação ao estímulo e/ou sobressalto, e foram agrupados nas duas categorias de comportamento que justamente englobam estes fenômenos generalizados indicando a possível detecção do sinal e resposta a ele: categorias de comportamentos pré-exploratórios e comportamentos exploratórios.

Quando estudamos a habituação de comportamentos motores como resposta em função de um estímulo ambiental, temos que ter em mente que esta abordagem implica em percepção do estímulo pelo sistema sensorial, no caso o sistema auditivo, e um funcionamento conjunto de sistemas neuronais sensorio-motores, ou seja, envolve uma circuitaria neuronal (RANKIN et alli.,1987; RANKIN & CAREW,1987; NOLEN et alli.,1987). Neste sentido, justificam-se os cuidados tomados com relação à escolha do estímulo e sua resposta subsequente. Este estímulo deveria ser suficientemente forte e poderoso para que pudesse sempre desencadear a resposta. E esta resposta deveria ser ainda muito bem determinada e quantificada. Se a nossa medida era comportamental esse comportamento deveria estar muito bem associado ao estímulo (100% de ocorrência) visto que nosso procedimento

experimental visava exatamente a mensuração da taxa de ocorrência (e, fundamentalmente, da sua variação) desta resposta.

A HABITUAÇÃO DA RESPOSTA : UM ASPECTO COMPARATIVO

Os dados do presente estudo indicam que os animais, mesmo destelencefalados, são capazes de manter a capacidade de habituação, assim como o verificado em ratos descerebrados⁴² (LEATON et alli.,1985).

É conhecido ainda, que as respostas de sobressalto, observáveis em ratos, não diferem entre os animais descerebrados e íntegros (DAVIS & GENDELMAN,1977).

Em ratos, a resposta de sobressalto encontra seu substrato anatômico na formação reticular bulbo pontina, particularmente no núcleo reticular pontino caudal e núcleo reticular gigantocelular (GROVES et alli.,1973; LEITNER et alli.,1980) que, recebendo impulsos sensitivos, produz uma resposta motora cuja informação desce pelo cordão espinhal

⁴² Por decerebração entende-se a transsecção a nível médio colicular após a aspiração do córtex para visualização dos colículos (SAPRU & KRIEGER, 1978). Na destelencefalação a retirada do telencéfalo por ablação não implica em posterior secção mesencefálica, oque significa que permanece íntegra toda a porção diencefálica.

(TORVIK & BRODAL, 1957; LEITON et alli., 1985) controlando o reflexo de sobressalto (MORGAN & RHINES, 1946; SAUERLAND, et alli., 1967; LEITNER et alli., 1981).

Dadas as observações existentes para ratos, poderia ser perguntado se em aves, a circuitaria neural envolvida no comportamento exploratório, estaria também situada a nível mesencefálico, assim como em mamíferos. Tal possibilidade parece ser evidenciada por um estudo realizado por KALLÉN (1962) citado em MacPHAIL (1982) que, baseado em critérios embriológicos, supõe que existam conexões neurais entre núcleos mesencefálicos e diencefálicos com o paleoestriado primitivo (PP) e núcleo intrapedúncular (NIP). KALLÉN sugere ainda, que o complexo paleoestriatal de aves seria homólogo, ou seja, que ambos têm a mesma função, ao globo pálido de mamíferos. Este fato foi favorecido pela descoberta do neurotransmissor dopamina e da enzima colinesterase no paleoestriado aumentado (KARTEN & DUBBELDAM, 1973) que levou os citados autores à compará-lo ao complexo caudado-putamem de mamíferos. Dessa forma, integrou-se uma característica funcional aos dados de KUSUNOKI (1969), que quatro anos antes, apresentara uma excelente descrição sobre as bases bioquímicas da citoarquitetura do cérebro de aves.

Um fato porém, é levantado por BRAUTH et alli. (1978) que lembram que, citoarquiteticamente, o NIP (aves) e o globo pálido (mamíferos) diferem e, ainda, que no NIP

existem interconexões com regiões temporo-parieto-occipitais não encontradas no globo pálido. Apesar dessas controvérsias, o paleoestriado primitivo e o aumentado podem ser homólogos, pelo menos, à grande parte do complexo núcleo caudado-putamem (COHEN & KARTEN, 1974) e não necessariamente a todo o complexo. Funcionalmente, que é o importante, a homologia parece ser real. A lesão unilateral de células do Paleostriado, promovida por administração de Ácido Kainico, acarreta distúrbios na postura e movimentos (RIEKE, 1980) de maneira similar à encontrada em mamíferos com lesão nos gânglios basais (núcleo caudado, putamem e globo pálido).

PHILLIPS (1964) mostrou que a retirada total dos hemisférios cerebrais em marrecos não interfere significativamente nos movimentos da ave. Entretanto, se o animal for descerebrado ele perde todos ou quase todos os movimentos espontâneos (como por exemplo, sacudir a cabeça, coçar a cabeça e habilidade de sacudir o corpo). Isso indicaria que, provavelmente, o telencéfalo não teria uma importância fundamental em alguns comportamentos motores.

Para a discussão da função do telencéfalo na organização de comportamentos é necessário discutir não só a via motora, mas também as relações com a via sensorial. Assim, é importante considerar que nas aves, a primeira via auditiva, que se pensava única, a partir dos núcleos angular e laminar, ascende pelos lemniscos laterais até o núcleo ovoidal talâmico e deste, ascende ao Campo L, no neostriado caudal (NC) (BOORD, 1969). A segunda, recentemente

comprovada (ARENDS & ZEIGLER, 1986), mostrou que algumas fibras, vindas dos núcleos angular e laminar, comunicam-se com o núcleo lemniscal lateral intermédio e núcleo sensorial principal; estes, via tracto quinto-frontal, levam informações auditivas ao núcleo basal (no neoestriado frontal) (WILD, et alli, 1985).

KELLEY & NOTTEBOHN (1979) utilizando a autoradiografia estudaram, em canários, as projeções do campo L (NC) e mostraram que, além do núcleo do hiperestriado ventral, o campo L tem projeções também para regiões mediais do paleoestriado aumentado. Tem sido bem demonstrada, ainda, a existência de projeções do paleoestriado aumentado ao primitivo (COHEN & KARTEN, 1974). No animal íntegro, esta pode ser uma importante via da circuitaria neuronal envolvida na percepção do estímulo e na organização da resposta comportamental à uma estimulação sonora.

Considerando os dados do presente estudo, em que os pombos destelencefalados, como vimos, também respondem e mostram habituação a sons, parece interessante supor que exista ao menos uma via anátomo funcional entre os núcleos sensoriais auditivos e núcleos motores a níveis diencefálicos e mesencefálicos, pois tal qual ocorre em mamíferos, a formação reticular pontina e medular é extensa e muitos núcleos reticulares são similares aos observados em cérebros de mamíferos (MacPHAIL, 1982). Temos ainda, que considerar a constatação de projeções da porção medial do

núcleo angular e do núcleo magnocelular para as olivas superiores contralaterais (constituindo o corpo trapezoidal), de onde as informações ascendem via fibras do lemnisco lateral (de suma importância nos reflexos de origem auditiva) até as porções dorsais dos núcleos mesencefálicos laterais (NML), passando pelo núcleo do lemnisco lateral (CORREIA et alli, 1982; CONLEE & PARKS, 1986).

O núcleo mesencefálico lateral dorsal foi inclusive relacionado como homólogo ao colículo inferior (MacPHAIL, 1982) que em mamíferos é um importante relé da via auditiva, projetando fibras ao corpo geniculado medial (situado no Tálamo) que projeta fibras ao córtex auditivo cerebral. BENDOWITZ (1980, pág. 391) cita inclusive o NML com o colículo inferior entre parênteses fazendo o leitor pensar que o autor os julgue sinônimos. Na verdade, parece que as aves também apresentam uma região anatomicamente descrita como colículo inferior, terminologia proposta recentemente por KNUDSEN (1983) que, estudando corujas (*Tyto alba*) mostrou que esta região recebe aferências vindas do núcleo laminar.

Com base em todo esta circuitaria do sistema neural, é possível considerar a existência de um circuito para a resposta de sobressalto (ou Exploração) eliciada por estímulos sonoros como o sugerido para ratos (LEITNER, et alli, 1980; DAVIS et alli., 1982) e gatos (CLAREY & IRVINE, 1986; PHILLIPS, 1988). Contudo, funcionalmente tal proposição precisaria de estudos adicionais como por exemplo

eletrofisiológicos e/ou lesões localizadas nas estruturas acima relacionadas, supostamente envolvidas neste circuito.

A RECUPERAÇÃO DA RESPOSTA: PERCEPÇÃO DIFERENCIAL DO ESTÍMULO?

Em nossos animais experimentais, após a destelencefalação, na segunda sessão, a partir da décima primeira tentativa, foi introduzido o estímulo B (500 Hz, de frequência) ao invés do estímulo A (1000 Hz).

Chamamos de valor X o número de respostas apresentadas pelo animal no primeiro bloco de cinco tentativas com o estímulo B. O valor de Y significava o número de respostas apresentadas no último bloco de tentativas com o estímulo A. Na diferença entre X e Y ($X-Y$) obtemos um valor que foi chamado de **coeficiente de percepção diferencial de estímulo**. Se obtemos um valor positivo, isto significa um maior número de respostas no primeiro bloco do estímulo B, ou seja um incremento na taxa de resposta. Em ambos os grupos isso ocorreu. A análise estatística (Fig.8) revelou não existirem diferenças nem intra grupos (pré e pós) e muito menos entre os grupos controle e experimental na fase pós o que significa que: (a) além do animal perceber

a mudança do estímulo, mostrando uma recuperação da resposta habituada; (b) o padrão desta recuperação não foi alterado.

Isto demonstra que o telencéfalo não seria fundamental neste tipo de processamento. Este fato concorda com a literatura pertinente, pois sabe-se (KONISHI, 1974) que desde os núcleos cocleares (magnocelular e angular) já existe nas fibras dos nervos cocleares uma organização tonotopicamente mantida desde quando saem da cóclea (BOORD & RASMUSSEN, 1963) (para detalhes histológicos da inervação da membrana basilar ver excelente trabalho de TAKASAKA e SMITH em 1971 e, recentemente o de RUBEL em 1984).

Neste sentido, os dados do grupo californiano de pesquisas liderado por KONISHI, que se dedica há anos ao estudo do processamento auditivo em aves, especialmente em corujas (*Tyto alba*), são de grande interesse na medida em que demonstram que existem, de fato, projeções dos núcleos cocleares (magnocelular e angular) e do núcleo laminar para o colículo inferior (TAKAHASHI & KONISHI, 1988). Estas projeções seriam tonotopicamente separadas, e mantidas assim, segundo critérios neurofuncionais. Teríamos então, fibras (ou projeções) compostas de duas "populações" de neurônios. Uma seria formada por neurônios "tempo-sensíveis" e a outra dita "intensidade-sensíveis" (MOISEF & KONISHI, 1983; SULLIVAN & KONISHI, 1984; TAKAHASHI, et alii, 1984).

A primeira via, "tempo-sensível", seriam algumas projeções do núcleo magnocelular ou núcleo laminar e estas

ao colículo inferior, sendo específicas para as respostas características em frequências sonoras. Como frequência sonora nada mais é do que o número de ciclos de vibrações em um determinado intervalo de tempo (ciclos por segundo), temos uma via de tempo ("time pathway") determinando a frequência. A segunda, que seriam as projeções do núcleo angular ao colículo inferior, seriam sensíveis à níveis de pressão sonora, ou seja, à intensidade do som ("intensity pathway") (MOISEF & KONISHI, 1981; KNUDSEN, 1983).

Deste modo, em corujas, o NMC, especializado em responder (disparar) a frequências diferentes, projeta-se tonotopicamente para o NL; este conjuntamente com o NA, que responde a intensidades; têm projeções aferentes para o colículo inferior.

Estes dados são também confirmados pelo fato de que a lesão unilateral do colículo inferior em gatos, produz deficiência de localização de sons no hemisfério contralateral (JENKINS & MASTERTON, 1982; BARTH & SCHALLERT, 1987).

GLENDENNING & MASTERTON (1983), estudando também em gatos as projeções do núcleo olivar superior lateral para o colículo inferior, sugerem que estes circuitos neurais estariam envolvidos na localização espacial da fonte sonora confirmado por EHRET & MERZENECH (1988) muito embora a representação espacial no Sistema Nervoso seja produto final da integração de informações oriundas de ambos os ouvidos (PHILLIPS & BRUZZE, 1985).

A organização anátomo-funcional separada por bandas de frequência já foi observada e comprovada também para outras espécies de pássaros como o estorninho (MANLEY et alli., 1985) e que inclusive, permanece constante até núcleos talâmicos (BIJALKE-KUNZ, et alli, 1987) e mesmo até o telencéfalo (RUBSAMEN & DORRSCHIEDT, 1986).

O grau de especialização na detecção de características sonoras é tal que já foi reportado que áreas talâmicas de anfíbios anuros (pererecas da espécie *Hyla cinera*) são capazes de perceber e responder diferentemente a chamados espécie-específicos num contexto claramente etológico (MUDRY & CAPRÂNICA, 1987). A níveis mesencefálicos, os potenciais evocados auditivos estão sendo utilizados clinicamente em pacientes humanos no diagnóstico de deficiências auditivas (MALLINSON, 1986).

O TELENCEFALO E A HABITUAÇÃO

Os dois aspectos mais intrigantes que os dados mostraram foram: (a) a significativa diminuição do tempo levado pelos sujeitos experimentais para a habituação ao estímulo A na sessão pós-cirúrgica quando comparado ao grupo controle na primeira sessão ($p < 0.01$; Teste "U" de Mann-Whitney); e (b) a também aparente diminuição para a habituação ao estímulo B pelo grupo experimental nas sessões pós-cirúrgicas. Muito embora esta diferença (para o estímulo B) não tenha sido significativa ($P > 0.05$; "Rank sum T" de Wilcoxon) ela mostra uma tendência para isto. Em estatística, tendência é uma diferença não significativa, sendo apenas indicativa da probabilidade de um fato. Existe a possibilidade de, ao aumentarmos o número de sujeitos, esta tendência tornar-se de fato um dado estatístico significativo.

Em 1967, ADAMO & BENNETT lesaram regiões do hiperestriado acessório de galinhas, e estudaram a habituação da resposta de orientação da cabeça encontrando um déficit na capacidade de habituação dos animais lesados, quando comparados aos controles. Isso significa que os animais levaram um tempo maior para habituação. Os autores, citando, na página 176, THOMPSON & SPENCER explicitavam a teoria vigente na época: "Lesões cerebrais tendem a produzir

uma redução na extensão da resposta comportamental de habituação" (THOMPSON & SPENCER, 1966). Ou seja, à apenas duas décadas atrás era concordância quase que unânime entre os pesquisadores de que lesões cerebrais sempre significavam prejuízos funcionais em processamentos superiores como a aprendizagem.

Na verdade, é bastante provável que o hiperestriado acessório tenha, de fato, um importante papel funcional na habituação da resposta de orientação da cabeça a estímulos sonoros em vários pássaros, como por exemplo galinhas (ADAMO & BENNETT, 1967), periquitos (PHILLIPS, 1968) e pombos (ZEIGLER, 1963), e que as bases neuroanatômicas para isso são ainda hoje desconhecidas (BENOWITZ, 1980). Entretanto, mais recentemente verifica-se que não é qualquer lesão cerebral que pode produzir alterações sobre a resposta de habituação (BUCHWALD & BROWN, 1976; MILLER & TREFT, 1979). Então, não basta o simples dano cerebral, mais sim onde esta lesão é realizada, qual a modalidade do estímulo utilizada nesta resposta e, qual o critério com que ela foi avaliada (GRILL & NORGEEN, 1978; IRLE, 1987).

BUCHWALD & BROWN (1976) que estudaram a habituação da resposta a um estímulo auditivo em gatos descerebrados (transsecção mesencefálica a nível colicular) afirmam que a influência de estruturas mais superiores ao nível da secção não é essencial para o fenômeno da habituação, e que os sistemas recorrentes, cuja influência é

fundamental, situam-se a níveis inferiores, como por exemplo os próprios colículos inferiores, o núcleo do lemnisco lateral, complexo olivar superior ou núcleo do corpo trapezóide. Teria, então, o telencéfalo um papel apenas "modulatório" neste sistema?

TOMAZ & HOUSTON (1986) treinaram ratos em testes de esquiva inibitória e verificaram que a resposta aprendida continuava a se manifestar, mesmo após a decerebração. Os autores argumentam que houve uma transferência desta resposta aprendida do que eles chamaram de "estado intacto" (pré-cirúrgico) para o "estado de lesão" (pós-cirúrgico). Esse fato implica em que o sistema de retenção deste tipo de processamento "sobreviveu à ablação de estruturas telencefálicas supra-talâmicas" (pág. 193) ao mesmo tempo, ao menos parte da informação aprendida foi retida em estruturas mais inferiores (no mínimo talâmicas) no cérebro destes animais.

IRLE (1987) sugere que lesões extensas podem produzir deficiências funcionais diferentes das encontradas com lesões mais restritas. Isso pode ser explicável se pensarmos no sistema nervoso como uma rede de circuitos independentes. "É possível que algumas redes de neurônios possam inibir o objetivo (ou alvo) de outras redes de neurônios, e deste modo, a desinibição do segundo grupo de regiões cerebrais é somente possível quando significativas, se não todas, regiões cerebrais que formam o circuito forem destruídas" (IRLE, 1987. Pág.314).

Podemos interpretar o aumento desta habituação, verificada em nossos dados, como produto da remoção de uma área normalmente excitatória? MARINO-NETO & SABBATINI (1983) estudaram a habituação da resposta de sobressalto e orientação de um peixe de briga (*Betta splendens*) e obtiveram o mesmo resultado de aumento da habituação após lesões telencefálicas. Os autores supõem ainda, que o telencéfalo de peixes controla dois processos funcionalmente antagonistas, e a retirada total do telencéfalo pode indicar que o "saldo do balanço neste sistema é inibitório sobre o processo inteiro da habituação" pág. 277. Em pombos a literatura não relata nada semelhante, mas não temos porque não crer que o processo não seja diferente para aves.

Para levantar hipóteses sobre quais estruturas neurais estariam envolvidas nessa modulação, seriam necessários procedimentos experimentais totalmente voltados para isso como por exemplo lesões localizadas.

LeVERE (1984) coloca a hipótese de que lesões neocorticais possam "modular a utilização da memória". Não se pode subestimar os dados da segunda sessão pós cirúrgica (habituação ao estímulo B) onde os animais levaram um tempo maior para habituarem em comparação à sessão do dia anterior (estímulo A). Essa aparente contradição não poderia ser olhada sob um outro ângulo? Que os dados "tenderiam" a aproximar os valores do grupo experimental aos valores do grupo controle?

Cada vez mais o sistema nervoso passa a ser considerado dinâmico e plástico com relação a recuperação de funções afetadas por lesões cerebrais (FINGER & ALMLI, 1985; IRLE, 1987). Seria este um exemplo? Quais resultados encontraríamos se tivéssemos um grupo sem o teste (primeiras sessões pré-cirúrgicas)? Um protocolo experimental em que destelencefalássemos os animais e somente após a cirurgia os colocássemos para realizar os testes seria interessante para podermos verificar se o tempo necessário para a aquisição da habituação se alteraria.

Para tantas suposições, aparentemente sem resposta no momento, só a realização de mais pesquisas voltadas a este campo, que se antes esquecido, agora retorna sob uma nova visão, muito embora muitas questões anteriormente formuladas permaneçam ainda aguardando solução.

"Previous experiments... suggested the possibility that habituation may have some functional localization in the brain, and the present experiments have shown that comparatively small areas of the frontal cortex can have an important influence upon habituation; but it does not follow that the frontal areas of the Brain contain a kind of "Habituation centre".

(GLASER & GRIFFIN, 1962. pág442)

5 - Conclusoes

CONCLUSÕES

1 - Houve transferência da habituação dos pombos íntegros para os animais lesados.

2 - O telencéfalo de pombos (*Columba livia*) não é necessário para a aquisição e manutenção da habituação a estímulos sonoros.

3 - A participação do telencéfalo parece ser a nível modulatório neste processo, sua ausência implica em aceleração da habituação.

4 - A percepção entre estímulos de frequências diferentes não é afetada pela retirada do telencéfalo.

5 - A habituação a um segundo estímulo, de mesma modalidade sensorial, aparentemente, não é modificada quando o telencéfalo é retirado.

6 - Resumo

RESUMO

Habituação, um processo de aprendizagem não associativa, refere-se ao decréscimo de uma resposta frente a apresentação contínua e recorrente de um mesmo estímulo. Qualquer alteração deste estímulo é suficiente para uma reascensão transiente da resposta.

Este trabalho investigou o papel de estruturas telencefálicas no processo de habituação a estímulos sonoros em pombos.

Foram utilizados 16 pombos divididos em dois grupos: Controle e Experimental. Todos os sujeitos foram submetidos a uma sessão experimental que consistia em apresentações do estímulo A (1000 Hz, 110 dB, 1 s), a intervalos de 30 segundos, até que o critério de habituação fosse atingido (dez apresentações do estímulo sem o aparecimento de comportamentos Exploratórios ou Pré-exploratórios). Após 24 horas, numa segunda sessão, eram apresentados dez estímulos A e, em seguida, introduzia-se o estímulo B (500 Hz, 110 dB, 1 s) até que o mesmo critério fosse observado. No dia seguinte os pombos experimentais foram submetidos a cirurgia de destelencefalação. Decorridos dez dias os animais foram retestados com o procedimento de habituação.

Os dados sugerem que a lesão se correlaciona com uma aceleração da habituação para o estímulo A ($p < 0.005$). Quando da introdução do estímulo B, todos os sujeitos apresentaram aumento na resposta, indicando a manutenção do processamento diferencial da informação auditiva. No tocante ao estímulo B, observou-se semelhança entre os grupos, o que não permite concluir sobre o papel de estruturas telencefálicas neste segundo processo de habituação.

ABSTRACT

Habituation refers to a kind of non-associative learning described by a decrease in response correlated with the repetitive or continuous stimulus presentation. Recovery of response can be observed when parameters of the stimulus situation are modified.

In the present work the process of pigeons habituation to auditory stimuli was analysed regarding the functional role of telencephalon on learning. Sixteen adult pigeons were exposed to 1000 Hz, 110 dB, 1 s sound (stimulus A) presented in 30 s intervals. The orientation and startle responses were directly observed and videotaped during the sessions. The learning criterion was 10 trials with no orientation or startle recordings. The session ended after 60 trials or when the learning criterion was attained. Between sessions interval was 24 hr. After habituated to stimulus A the birds were exposed to a similar habituation procedure to a 500 Hz, 110 dB, 1 s (stimulus B) sound. The sessions with stimulus B was introduced began with 10 stimulus A trials. The lesions were made in the day following habituation to stimulus B: eight pigeons suffered telencephalon ablation and eight pigeons were sham operated. Retest in the same experimental procedure occurred ten days after surgery.

The results showed a decrease in the number of trials until stimulus A habituation for the telencephalon ablated birds. This acceleration of post-lesion habituation to stimulus A is suggestive of a facilitatory effect of the telencephalic lesion. Response increases correlated with the introduction of stimulus B were considered as indicative of the maintenance of differential auditory processing after lesion.

7 - Referencias Bibliograficas

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ADAMO, N.J. & BENNETT, L. Jr. (1967). The effect of hiperstriatal lesions on head orientation a sound stimulus in chicken. **Experimental Neurology**, 19:166-175.
- ADES, C. (1985). Aprendizagem: Uma abordagem psico-etológica. **Anais do III Encontro Paulista de Etologia**. Ribeirão Preto - SP.
- ALCOCK, J. (1984). **Animal Behavior, an Evolutionary Approach**. Sinaver Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- APPLEWHITE, P.B. (1968). Non-local nature of habituation in a rotifer and protozoan. **Nature**, 219: 91-92.
- ARENDES, J.J.A. & ZEIGLER, H.P. (1986). Anatomical identification of an auditory pathway from a nucleus of the lateral lemniscal system to the frontal telencephalon (Nucleus Basalis) of the pigeon. **Brain Research**. 398: 375-381.
- ASKEW, H.R.; LEIBRECHT, B.C. & RATNER, S.C. (1969). Effects of stimulus duration and repeated sessions on habituation of the Head Shake Response in the rat. **Journal of Comparative and Physiological Psychology** 67(4): 497-503.
- BARTH, T.M. & SCHALLERT, F. (1987). Sonatosensorimotor function of the Superior Colliculus, Somatosensory Cortex and Lateral Hypothalamus in the rat. **Experimental Neurology**, 95: 661-678.
- BARRY, R.J. (1977). The effect of "significance" upon indices of Sokolov's orienting response: A New Conceptualization to replace the OR. **Physiological Psychology**, 5: 209-214.
- BECKER, P.H. (1982). The coding of species-specific characteristics in birds sounds in **Acoustic Communication in Birds** (vol. I) - Edited by Donald E. Kroodsma, Edward H. Miller and Henri Owellet Academic Press, New York.
- BEER, C.G. (1982). Conceptual Issues in the study of Communication in Birds sounds in **Acoustic Communication in Birds** (Vol. II) - Edited by Donald E. Kroodsma, Edward H. Miller and Henri Owellet Academic Press, New York.

- BÉKÉSY, G.V. (1944). Über die Mechanische Frequenzanalyse in der Schencke Verschiedener Tiere Akustische Zietschrift, 8, 3-11, In Irving J. Goodman and Martin W. Schein (Eds.) **Birds, Brain and Behavior**. Academic Press, New York, pag. 78.
- BENDWITZ, L. (1980). Functional Organization of the Avian Telencephalon. In Sven O. Ebbesson **Comparative Neurology of the Telencephalon**. Plenum Press, New York.
- BERLYNE, D.E. (1960). **Conflict, arousal and curiosity**. Mc Graw-Hill Book Company. (new York),
- BERLYNE, D.E. (1966). Curiosity and Exploration. **Science**, 153, 25-33.
- BERNSTEIN, A.S. (1979). The orienting reflex as novelty and significance detector: reply to O Gorman. **Psychophysiology**, 16: 263-273.
- BERRY, R.W. (1969). Ribonucleic acid metabolism of a single neuron: correlation with electrical activity. **Science**, 166: 1021.
- BIGALKE-KUNZ, B.; RUBSAMEN, R. & DORSCHIEDT, G.J. (1987). Tonotopic organization and functional characterization of the auditory thalamus in a songbird the european starling. **Journal of Comparative Physiology A**. 161: 255-265.
- BINDRA, D. (1959). Stimulus change, reaction to novelty, and response decrement. **Psychological Review**, 66(2): 96-103.
- BOORD, R.L. (1969). The Anatomy of the Avian Auditory System. **Annals of New York Academy of Sciences**, 167, 186-98.
- BOORD, R.L. & RASMUSSEN, G.L. (1963). Projection of the Cochlear and Lagenar Nerve on the cochlear Nuclei of the Pigeon. **Journal of Comparative Neurology**, 120: 463-475.
- BRAUTH, S.F.; FERGUSON, J.L.; & KITT, C.A. (1978). Prosencephalic pathways related to the paleostriatum of the pigeon (Columba livia). **Brain Research** 147: 205-221.
- BRUNELLI, M.; MAGNI, F.; MORUZZI, G. & MUSUMECI, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in pigeon. **Archives Italiennes de Biologia**, 285-321

- BUCHWALD, J.S. & BROWN, K. A. (1973). Subcortical mechanisms of Behavioral Plasticity. In: **Efferent organization and the Integration of Behavior**, edited by J. Maser. New York: Academic Press.
- CAMPBELL, C.B.G. & BOORD, R.L. (1974). Central Auditory Pathways of Non-Mammalian Vertebrates. In: E.M. Macphail, **Brain and Intelligence in Vertebrates** (1982). Clarendon Press, Oxford.
- CAREW, T.J. & KANDEL, E.R. (1973). A Cellular analysis of acquisition and retention of long-term habituation in Aplysia. **Science**, **182**: 1158-1160.
- CARTHY, J.D. & HOWSE, P.E. (1980). **Comportamento Animal**. E.P.U. Edusp, São Paulo.
- CASTELLUCCI, V. & KANDEL, E. (1976). An invertebrate system for the cellular study of habituation and sensitization in T.J. Tighe and R.N. Leaton (Eds.) **Habituation Perspectives from Child Development, Animal behavior and Neurophysiology**. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. Hillsdale, New Jersey.
- CASTELLUCCI, V., PINSKER, H., KUPFERMANN, I. & KANDEL, E.R. (1970). Neuronal mechanisms of habituation and dishabituation of the Gill-Withdrawal Reflex in Aplysia. **Science**, **167**: 1745-1748.
- CEDAR, H., KANDEL, E.R., SCHWARTZ, J.H. (1972). Cyclic Adenosine Monophosphate in the nervous system of Aplysia californica. **The Journal of General Physiology**, **60**: 558-569.
- CEDAR, H. & SCHWARTZ, J.H. (1972). Cyclic adenosine monophosphate in the nervous system of Aplysia californica. **The Journal of General Physiology**, **60**: 570-587.
- CLAREY, J.C. & IRVINE, D.R.F. (1986). Auditory response properties of neurons in the Anterior Ectosylvian sulcus of the cat. **Brain Research**, **386**: 12-19.
- COFER, C.N. & APPLEY, M.H. (1966). **Motivation: Theory and Research**. John. Wiley & Sons, Inc. 3rd edition. New York.
- COHEN, D.H. & KARTEN, H.J. (1974). The structural organization of avian brain: An Overview. In: **Birds, Brain and Behavior**, I.J. Goodman and M.W. Scettein (eds). Academic Press Inc. New York.

- CONLEE, J.W. & PARKS, T.N. (1986). Origin of ascending auditory projections to the nucleus mesencephalicus Lateralis Pars Dorsalis in the Chicken. *Brain Research* 367: 96-113.
- CONNOLLY, J.F. & FRITH, C.D. (1978). Effects of a varying stimulus context on habituation and sensitization of the OR. *Physiology and Behavior*, 21(4): 511-514.
- CORREIA, M.J.; EDEN, A.R.; WESTLUND, K.N. & COULTER, J.D. (1982). Organization of an ascending Auditory Pathways in the Pigeon (*C. Livia*) as determined by autoradiographic methods. *Brain Research*, 234: 205-212.
- CRUZ, A.P. M. (1989). *Inibição Latente: Efeitos da Habituação prévia de contexto e CS no Condicionamento Clássico Aversivo*. Tese de mestrado apresentada à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.
- DAVIS, M. (1970). Interstimulus interval and startle response habituation with a "control" for total time during training. *Psychonomic Science*, 20: 39-41.
- DAVIS, M. (1974). Signal-to-noise ratio as a predictor of startle amplitude and habituation in the rat. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 86(5): 812-825.
- DAVIS, M.; CEDARBAUM, T.M.; AGHAJANIAN, G.K. & GENDELMAN, D.S. (1977). Effects of clonidine on habituation and sensitization of acoustic startle in normal, decerebrate and locus coeruleus lesioned rats. *Psychopharmacology*, 51: 243-253.
- DAVIS, M. & GENDELMAN, P.M. (1977). Plasticity of the acoustic startle response in the acutely decerebrate rat. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 91(3): 549-563.
- DAVIS, M. & WAGNER, A.A. (1968). Startle responsiveness after habituation to different intensities of tone. *Psychonomic Science*, 12(7): 337-338.
- DAVIS, M. & WAGNER, A.R. (1969). Habituation of startle response under incremental sequence of stimulus intensities. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*. 67(4): 486-492.
- DAVIS, M.; GENDELMAN, D.S.; TISHER, M.D. & GENDELMAN, P.M. (1982). A primary acoustic startle circuit: lesion and stimulation studies. *Journal of Neuroscience*, 2: 791-805.

- DEMBER, W.N. (1956). Response by the rat to environmental change. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 49: 93-95.
- DONOVAN, W.J. (1978). Structure and function of the pigeon visual system. *Physiology and Psychology*, 6: 403-37.
- DOOLING, R.J. (1982). Auditory perception in birds in *Acoustic communication in Birds*. Edited by Donald E. Kroodsma, Edward H. Miller and Henri Owellet. New York. Academic Press.
- DRUMMOND, H. (1981). The nature and descriptions of behavior patterns in *Perspectives in Ethology*. Edited by P.P. G. Bateson and Peter H. Klopfer. Plenum Press, New York.
- EHERT, G. & MERZENICH, M. M. (1988). Complex sound analysis (frequency resolution, filtering and spectral integration) by single units of the inferior colliculus of the cat. *Brain Research Reviews*, 13: 139-163.
- FANDINO-MARINO, J.H. (1986). *Análise da comunicação sonora no Anú-Branco Guira-Guira (Aves: Cuculidae) - Avaliações Eco-Etológicas e Evolutivas*. Tese de mestrado apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas - SP.
- FINGER, S. & ALMLI, C.L. (1985). Brain Damage and neuroplasticity. Mechanisms of recovery or development? *Brain Research Reviews*, 10: 177-186.
- FORBES, A. & SHERRINGTON, C.S. (1914). Acoustic reflexes in the decerebrate cat. *American Journal of Physiology*, 34: 367-376.
- FORRESTER, R.C. & BROOM, D.M. (1980). On going behavior and startle responses of chicks. *Behaviour*, 73: 51-63.
- FOWLER, H. (1965). *Curiosity and Exploratory Behavior*. The MacMillan Company. New York.
- FOX, J.E. (1979). Habituation and prestimulus inhibition of the auditory startle reflex in decerebrate rats. *Physiology and Behavior*, 23: 291-294.
- GLANZER, M. (1953). Stimulus satiation: An explanation of spontaneous alteration and related phenomena. *Psychological Review* 60(4): 257-268.
- GLASER, E.M. (1958). Adaptation, learning and behavior. *London Hospital Gazette*, 61: Suppl. 2.

- GLASER, E.M. & GRIFFIN, J.P. (1962). Influence of the cerebral cortex on Habituation. *Journal of Physiology*, **160**: 429-445.
- GLASER, E.M. & GRIFFIN, J.P. (1962). Influence of the cerebral cortex on habituation. *Journal of Physiology*, **160**: 429-445.
- GLENDENNING, K.K. & R.B. MASTERTON (1983). Acoustic chiasm: Efferent projections of the lateral superior olive. *Journal of Neuroscience*, **3**: 1521-1537.
- GLINER, J.A.; HARLEY, J.P. & BADIA, P. (1971). Elicitation and habituation of the orienting response as a function of instructions, order of stimulus presentation, and omission. *Journal of Experimental Psychology*, **89**(2): 414-416.
- GOODMAN, I. G. & SCHEIN, M. W. (1984). *Birds, Brain and Behavior*. Academic Press. New York
- GRILL, H. J. & NORGEN, R. (1978). Neurological tests and behavioral deficits in chronic thalamic and chronic decerebrate rats. *Brain Research*, **143**: 299-312.
- GROVES, P.M. & THOMPSON, R.F. (1970). Habituation: A dual process theory. *Physiological Review*, **77**: 419-450.
- GROVES, P.M.; MILLER, S.W.; PARKER, M.V. & REBEC, G.V. (1973). Organization by sensory modality in the reticular formation of the rat. *Brain Research*, **54**: 207-224.
- HARRIS, J.D. (1943). Habituation response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*, **40**: 385-422.
- HARRISON, J.B. & FURUMOTO, L. (1971). Pigeon audiograms: Comparison of evoked potential and behavioral thresholds in individual birds. *Journal of Auditory Research*, **11**: 33-42.
- HEISE, G.A. (1953). Auditory thresholds in the pigeon. *The American Journal of Psychology*, **66**: 1-19.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R., JOUVET, M. & SCHERRER, H. (1957). Auditory potentials at cochlear nucleus during acoustic habituation. *Acta Neurologica Latinoamericana*, **3**: 144-156.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R. & SCHERRER, H. (1955). Habituation to acoustic stimuli in cochlear nucleus. *Federation Proceedings*, **14**: 71.

- HINDE, R.A. (1954). Changes in responsiveness to a constant stimulus. *British Journal of Animal Behavior*, 2: 41-55.
- HINDE, R.A. (1970). *Animal Behavior. A Syntesis of Ethology and Comparative Psychology*. (2nd ed.). McGraw-Hill. New York.
- HOFFMAN, H.S. & SEARLE, J.L. (1965). Acoustic variables in the modification of startle reaction in the rat. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 60(1): 53-58.
- HOFFMAN, H.S. & STITT, C. (1969). Behavioral factors in habituation of acoustic startle reactions. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 68(2): 276-279.
- HOLLANDER, M. & WOLFE, D.A. (1973). *Nonparametric Statistical Methods*. New York. John Wiley and Sons Inc.
- HOODS, W. (1976). Vision and the visual system: A Bird's eye view in *Progress in Psychobiology* - vol. 6; Edited by J.M. Sprague and A.N. Epstein. Academic Press, New York.
- HOYENGA, K.B. & HOYENGA, K.T. (1984). *Motivational Explanations of Behavior: Evolutionary, Physiological and Cognitive Ideas*. Brooks/Cole Publishing Company Monterey, California, 470pg.
- HULL, C.L. (1943). *Principles of Behavior an Introduction to Behavior Theory*. D. Appleton-Century Company New York.
- HUNTINGFORD, F.A. (1984). *The Study of Animal Behavior*. Chapman and Hall, London.
- IRLE, E. (1987). Lesion size and recovery of function: Some New Perspectives. *Brain Research Reviews*, 12: 307-320.
- JENKINS, W.N. & MASTERTON, R.B. (1982). Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system. *Journal of Neuroscience*, 47: 987-1016.
- JORDAN, W.P. & LEATON, R.N. (1983). Habituation of the acoustic startle response in rat after lesions in the mesencephalic reticular formation or in the Inferior Colliculus. *Behavioral Neuroscience*, 97(5): 710-724.
- KALLEN, B. (1962). Embryogenesis of brain nuclei in the chick telencephalon. *Ergebnisse der Anatomie Entwicklungsgeschichte*, 36: 62-82.

- KANDEL, E.R. (1975). The Cellular Basis of Behavior. San Francisco. Freeman Press In Thomas J. Tighe and Robert N. Leaton (ed.) Habituation. Perspectives from child Development, Animal Behavior and Neurophysiology (1976). Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. Hillsdale, New Jersey.
- KANDEL, E.R. (1976). Cellular basis of behavior. An introduction to invertebrate neurobiology. San Francisco Freeman.
- KANDEL, E.R. & SCHWARTZ, J.H. (1985). Principles of Neural Science (2nd Edition) Elsevier, New York.
- KANDEL, E.R. & SPENCER, W.A. (1968). Cellular Neurophysiological approaches in the study of learning. Physiological Reviews, 48: 65-134.
- KARTEN, H.J. (1968). The Ascending Auditory Pathway in the Pigeons (*Columba livia*) II. Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. Brain Research, 11: 134-153.
- KARTEN, J.H. & COHEN, D.H. (1974). The structural organization of Avian Brain: An Overview in Irving J. Goodman and Martin W. Schein: Birds Brain and Behavior Academic Press, New York.
- KARTEN, H.J. & DUBBELDAM, J. L. (1973). The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). Journal of Comparative Neurology 148: 61-90.
- KARTEN, H.J. & HODDS, W. (1967). A stereotaxic Atlas of the brain of the Pigeon. (*Columba livia*). Johns Hopkins Press, Baltimore, M.D
- KARTEN, H.J. & HODDS, W. (1970). Telencephalic Projections of the Nucleus Rotundus in the Pigeon (*Columba livia*). Journal of Comparative Neurology. 140: 35-52.
- KELLEY, D.B. & NOTTEBOHN, F. (1979). Projections of a telencephalic Auditory Nucleus. Field L - in the canary. Journal of Comparative Neurology, 183: 425-470.
- KIKKAWA, J. & THORPE, M.J. (1971). The Behavior of Animals. Taplinger Publishing Company, New York.
- KITZES, M. & BUCHWALD, J. (1969). Progressive alterations in cochlear nucleus. Inferior colliculus and Medial Geniculate responses during Acoustic Habituation. Experimental Neurology, 25: 85-105.

- KLEIN, M. & KANDEL, E.R. (1978). Presynaptic modulation of voltage-dependent Ca^{2+} current: Mechanism for Behavioral sensitization in *Aplysia californica*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 75(7): 3512-3516.
- KNUDSEN, F.T. (1983). Subdivision of the inferior colliculus in the barn OWL (*Tyto alba*). **Journal of Comparative Neurology**, 218: 174-186.
- KONISHI, M. (1973). How the owl tracks to preys. **Scientific American**, 61: 414-27.
- KONISHI, M. (1974). Hearing and vocalization in songbirds. in Irving J. Goodman and Martin W. Schein (eds). **Birds Brain and Behavior**. Academic Press, New York.
- KUPFERMANN, I.; CASTELLUCCI, V.; PINSKER, H. & KANDEL, E. (1970). Habituation and dishabituation of the Gill-Withdrawal reflex in *Aplysia*. **Science**, 167: 1740-1745.
- KUPLERMANN, I.; CAREW, T. J. & KANDEL, E. R. (1974). Local reflex, and central commands controlling gill and siphon movements in *Aplysia*. **Journal of Neurophysiology**, 37: 996-1019.
- KUSUNOKI, T. (1969). The chemoarchitectonics of the avian brain. **Journal of Hirnforschung** : 477-497.
- LÁT, J. (1973). The analysis of habituation. **Acta Neurobiologiae Experimentalis**, 33: 771-789.
- LEATON, R.N.; CASSELLA, J.V. & BORZEZ, G.S. (1985). Short-term and Long-Term habituation of the acoustic startle response in chronic decerebrate rats. **Behavioral Neuroscience**, 99(5): 901-912.
- LEHNER, P. N. (1979). **Handbook of Ethological Methods**. Garland S.T. PM Press. New York.
- LEITNER, D.S.; POWERS, A.S. & HOFFMAN, H.S. (1980). The neural substrate of the startle response. **Physiology and Behavior**, 25: 291-297.
- LEITNER, D.S.; POWERS, A.S.; STITT, C.L. & HOFFMAN, H.S. (1981). Midbrain reticular formation involvement in the inhibition of acoustic startle. **Physiology and Behavior**, 26: 259-268.
- LEVERE, T.E. (1984). Recoveries of function after brain damage: Variables influencing retrieval of latent memories. **Physiology and Psychology**, 12(2): 73-80.

- LEWIN, R. (1980). Is your brain really necessary? *Science* 210: 1232-1234.
- LEWIS, E. R.; LEVERENZ, E. L. & BIALEK W. S. (1985). *The Vertebrate Inner Ear*. CRS Press Inc. Boca Raton. Florida
- LORENZ, K. (1965). *Evolution and Modification of Behavior*. Chicago.
- MACPHAIL, E.M. (1982). *Brain and intelligence in Vertebrates*. Oxford Clarendon Press. Oxford.
- MAGOUN, H.W. & RHINIS, R. (1946). An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation. *Journal of Neurophysiology* 9: 165-171.
- MALLINSON, B.R. (1986). Brainstem auditory evoked potentials in the assessment of hearing. *South African Medical Journal*. 69(13): 813-816.
- MALTZMAN, I. (1979). Orienting reflexes and significance: a reply to O'Gorman. *Psychophysiology*. 16: 274-282.
- MANLEY, G.A.; GLEICH, D.; LEPPELSACK, H.J. & DECKINGHAUS, H. (1985). Activity patterns of cochlear ganglion neurones in the starling. *Journal of Comparative Physiology A*. 157: 161-181.
- MANNING, A. (1972). *An Introduction to Animal Behavior*. 2a. Edition Addison-Wesley Publishing Company London.
- MANNING, A.W.A. (1979). *An Introduction to Animal Behavior*. 3th edition. Edward Arnold. London.
- MARINO-NETO, J. & SABBATINI, R.M.E. (1983). Discrete telencephalic lesions accelerate the habituation rate of behavioral arousal responses in siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Brazilian Journal of Medical and Biology Research*. 16: 271-278.
- MARSH, J.T. & WORDEN, F.G. (1964). Auditory potentials during acoustic habituation: Cochlear Nucleus, cerebellum and Auditory cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 17: 685-692.
- MILLER, S.W. & TREFT, R.L. (1979). Habituation of the acoustic startle response following lesions of the medial septal nucleus. *Physiology & Behavior*. 23: 645-642.
- MOISEF, M. & KONISHI, M. (1981). Neuronal and behavioral sensitivity to binaural time differences in the barn owl. *Journal of Neuroscience*. 1: 40-48.

- MOISEF, A. & KONISHI, M. (1983). Binaural characteristics of units in the owl's brains tem auditory pathways: Precursors of restricted spatial receptive fields. *Journal of Neuroscience*, 3: 2553-2562.
- MONTGOMERY, K.C. (1953). Exploratory behavior as a function of "similarity" of stimulus situations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46: 129-133.
- MORUZZI, G. (1960). Synchronizing influences of the brain stem and the inhibitory mechanisms underlying the production of sleep by sensory stimulation in H. H. Jasper and G. D. Smirnov (Eds) *Moscow Colloquium on Electroencephalography of Higher Nervous Activity. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. Suppl. 13
- MOUNTCASTLE, V.B. (1974). Mecanismos nervosos centrais na sensação em *Fisiologia Médica*, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- MUDRY, K.M. & CAPRANICA, R.R. (1987). Correlation between auditory thalamic area evoked responses and species-specific call characteristics. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 407-416.
- NELSON, D. A. & MARLER, P. (1989). Categorical perception of a natural stimulus continuum: Birdsong. *Science* 244 (4907): 976-978.
- NEPOMUCENO, L. X. (1977). *Acústica*. Edgard Blucher. São Paulo.
- NOLEN, T.G. ; MARCUS, E.A. & CAREW, T.J. (1987). Development of learning and memory in *Aphysia* III: Central Neural Correlates. *Journal of Neuroscience* 7(1): 144-153.
- O'GORMAN, J.G. (1979). The orienting reflex: Novelty or significance detector? *Psychophysiology*, 16: 253-262.
- PAVLOV, I.P. (1927). *Conditioned Reflexes. An Investigation of the Physiological Activity of the cerebral cortex*. Dover Publications, Inc. New York.
- PHILLIPS, D.P. (1988). Effect of tone-pulse rise time on rate-level functions of cat auditory cortex neurons: excitatory an inhibitory process shaping responses to tone onset. *Journal of Neurophysiology*, 59(5): 1524-1539.

- PHILLIPS, R.E. (1964). "Wildness" in the mallard duck: Effects of brain lesions and stimulation on "escape behavior" and reproduction. *Journal of Comparative Neurology*. 122: 139-155.
- PHILLIPS, R.E. (1968). Approach-withdrawal behavior of peach-faced lovebirds. *Agapornis Roseicolis* and its modification by brain lesions. *Behavior*. 13: 163.
- PHILLIPS, D.P. & BRUGGE, J.F. (1985). Progress in neurophysiology of sound localization. *Annual Review of Psychology*. 36: 245-274.
- RANKIN, C.H. & CAREW, T.J. (1987). Development of learning and memory in *Aphysia* II. Habituation and Dishabituation. *Journal of Neuroscience* 7(1): 133-143.
- RANKIN, C.H.; STOPFER, M.; MARCUS, E. A.; & CAREW, T.J. (1987). Development of learning and memory in *Aphysia* I: Functional assembly of gill and siphon withdrawal. *Journal of Neuroscience*. 7(1): 120-132.
- RIEKE, G.H. (1980). Kainic acid lesions of pigeon paleostriatum: a model for the study of movement disorders. *Physiology and Behavior*. 24: 683-687.
- RITTER, W.; VAUGHAN Jr. & COSTA, L.D. (1981). Orienting and habituation to auditory stimuli: A Study of short term changes in average evoked responses. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 25: 550-556.
- RIBEIRO-DO-VALLE, L.E. (1982). *Bases Neurais da Habituação do Comportamento Exploratório*. Dissertação de doutorado. Instituto de Ciências Biomédicas da Uversidade de São Paulo (SP).
- ROITBAK, A.I. (1960). Electrical phenomena in the cerebral cortex during the excitation of orientation and conditioned reflex in H. H. Jasper and G.D. Smirnov (eds) *Moscow Colloquium on Electroencephalography of Higler Nervous Activity*. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology suppl.* 13.
- ROSE, M. (1914). *Über die cytoarchitektonische gliederung desvorderhirns der vogel*. *Zeitschrift für Psychologie und Neurologie*. 49, 155-222.
- ROSENZWEIG, M.R. & LEIMAN, A.L. (1982). *Physiological Psychology* D. C. Heath and Company. Massachusetts.
- RUBEL, E.W. (1984). Ontogeny of auditory system function. *Annual Review of Physiology*, 46: 213-29.

- RUBSAMEN, R.; & DORRSCHIEDT, G.J. (1986). Tonotopic organization of auditory forebrain in a songbird, the European starling. *Journal of Comparative Physiology A*, 158: 639-646.
- SABBATINI, R.M.E. (1977). *Comportamento espécie-específico e estimulação elétrica cerebral: Uma abordagem neuroetológica e quantitativa*. Dissertação de Doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP.
- SALLES, J.B. (1984). *Habituação de Respostas Exploratórias: Generalização Intermodal e Efeitos de Contexto*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (SP).
- SAPRU, H.N. & KRIEGER, A.J. (1978). Procedure for the decerebration of the rat. *Brain Research Bulletin*, 3(6): 675-679.
- SATO, T. (1982). *Fatores que Afetam o Curso da Resposta de Sobressalto a um Estímulo Repetitivo*. Dissertação de Doutorado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo. (SP).
- SAVERLAND, E.K., NAKAMURA & CLEMENTE. (1967). The role of the lower brainstem in cortically induced inhibition of somatic reflexes in the cat. *Brain Research* 6: 164-180.
- SCHERMULY, L. & KLINKE, R. (1985). Change of characteristic frequency of pigeon primary auditory afferents with temperature. *Journal of Comparative Physiology A*, 156: 209-211.
- SCHWARTZKOPFF, J. (1963). Morphological and Physiological properties of the auditory system in birds. *Proc. XIII International Ornithology Congress*. 1059-1068.
- SIEGEL, S. (1975). *Estatística Não-Paramétrica para as ciências do comportamento*. Editora MacGraw-Hill do Brasil, Ltda. São Paulo.
- SHARPLESS, S. & JASPER, H. (1956). Habituation of the arousal reaction. *Brain*, 79: 655-680.
- SHERRINGTON, C.S. (1906). *The integrative action of the Nervous System*. New Haven: Yale University Press.
- SOKOLOV, E.N. (1960). Neuronal models and the orienting reflex in *Third Conference on the Central Nervous System and Behavior*. Madison Printing Company Inc, Madison, N.J.

- SOKOLOV, E.N. (1963). *Perception and the Conditioned Reflex*. The MacMillan Company (New York).
- SOUSA, J.T. (1980). *Habituação da Retração dos Membros em Resposta Reflexa à Estimulação Algesiôgena no Gato*. Dissertação de Doutorado do Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo - SP.
- STADDON, J.E.R. (1983). *Adaptative Behavior and Learning*. Cambridge University Press. Cambridge.
- STETTNER, L.J. & MATYNIAK, K.A. (1968). The Brain of Birds. *Scientific American*, 218: 64-76.
- SULLIVAN, W.E. & KONISHI, M. (1984). Segregation of stimulus phase and intensity coding in the cochlear nucleus of the barn owl. *Journal of Neuroscience*, 4: 1787-1799.
- SZABO, I. & HAZAFI, K. (1965). Elicitability of the acoustic startle responses after brain stem lesions. *Acta Physiologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 27: 155-165.
- SZABO, I. & KOLTA, P. (1967). Transitory increase of the acoustic startle reaction during its habituation. *Acta Physiologica Academical Scientiarum Hungaricae*, 31(1): 51-56.
- TAKAHASHI, T.; MOISEF, A. & KONISHI, M. (1984). Time an intensity cues are processed independently in the auditory system of the owl. *Journal of Neuroscience*, 4: 1781-1786.
- TAKASAKA, T. & SMITH, C.A. (1971). The structure and innervation of pigeons basilar papilla. *Journal of Ultrastruture Research*, 35: 20-65.
- THOMPSON, R.F. & GLANZMAN, D.L. (1976). Neural and behavioral mechanisms of habituation and sensitization. In *Habituation: Perspectives from Child Development, Animal Behavior, and Neurophysiology*. Thomas J. Tighe and Robert N. Leaton (ed). Lawrence Erlbaum Associates Publishers. Hillsdale New Jersey.
- THOMPSON, R.F. & SPENCER, W.A. (1966). Habituation: A Dual-Process Theory. *Psychological Review*, 77: 419-450.
- THOMPSON, R.F. & WELKER, W.I. (1963). Role of auditory cortex in reflex head orientation by cats to auditory stimuli. *Journal of Comparative Physiology Psychology*, 56(1): 996-1002.

- THORPE, W.N. (1956). *Learning and instinct in Animals*. Methuen and Co LTD. London.
- TIGHE, T.J. & LEATON, R. N. (1976). *Habituation. Perspectives from Child Development, Animal Behavior and Neurophysiology*. Lawrence Erlbaum Associates Publishers Hillsdale. New Jersey.
- TIMO-IARIA, C. (1985). *Sistemas sensoriais in Margarida de Mello Aires (ed.). Fisiologia Básica*. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- TINBERGEN, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford.
- TINBERGEN, N. (1965). *Animal Behavior*. Life Nature Library, New York.
- TOMAZ, C. & HUSTON, J. P. (1986). Survival of a Conditioned Inhibitory Avoidance Response after Decerebration. *Experimental Neurology* 93, 188-194.
- TORVIK, K.A. & BRODAL, A. (1954). The origin of reticulospinal fibres in the cat. An Experimental Study. *Anatomical Record*. 128: 113-137.
- VIELLIARD, J.M.E. (1987). O uso da bioacústica na observação de aves. *Anais do II Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- WEINER, B. (1972). *Theories of Motivation from Mechanism to Cognition*. Chicago. 474p.
- WILD, J.M.; ARENDS, J.J.A. & ZEIGLER, H.P. (1985). Telencephalic connections of the Trigeminal System in the Pigeon (*Columba livia*): A Trigeminal Sensorimotor Circuit. *The Journal of Comparative Neurology* 234: 441-464.
- WILEY, R. H. & RICHARDS, D. S. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: Sound transmission and signal detection in *Acoustic Communication in Birds*. Edited by Donald E. Kroodsma, Edward H. Miller and Henri Quellet. Academic Press. New York.
- WILLOT, J.E. & DEMUTH, R.M. (1986). The influence of stimulus repetition on the acoustic startle response and of response of inferior colliculus neurons of mice. *Brain Research*. 386: 105-112.
- WIT, H.P. & BLECKER, J.D. (1982). Sensivity of the vestibular system to acoustic stimuli. *Archives of Oto-Rhino-Laryngology*, 234: 205-211.

- WIT, H.P.; SCHEURINK, A.J.W. & BLECKER, J.D. (1985). Hearing thresholds of normal and fenestrated deaf pigeons. *Acta Otolaryngology*, 100: 36-41.
- YOUNG, P.T. (1948). *Motivation of Behavior. The fundamental determinants of human and animal Activity*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- ZEIGLER, H.P. (1963). Effects of end Brain lesions upon visual discrimination learning in pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, 120: 161.
- ZEIGLER, H.P. (1974). Feeding behavior in the pigeon: A Neurobehavioral analysis. In *Birds Brain and Behavior* (ed. I.J. Goodman and M. W. Schein) Academic Press New York.
- ZUCCHI, H. & BERGMANN, H.H. (1975). Long-term habituation to species-specific alarm calls in a songbird (*Fringilla coelebs* L.). *Experientia*, 31: 817-818.

T a b e l a 5

Número médio de respostas comportamentais (X) e o Erro Padrão (EP) de todos os sujeitos para cada bloco de 5 tentativas para os estímulos A e B nas sessões Pré e Pós-cirúrgicas para o Grupo Controle.

GRUPO CONTROLE

BLOCOS DE TENTAT.	PRE				POS			
	A		B		A		B	
	X	EP	X	EP	X	EP	X	EP
5	8,87	0,3	5,50	0,7	5,75	0,5	4,87	0,4
10	6,50	0,7	2,62	0,5	2,37	0,4	2,25	0,4
15	3,25	0,8	5,12	0,6	1,75	0,4	4,37	0,5
20	2,62	0,6	2,12	0,8	0,50	0,1	1,50	0,4
25	0,87	0,5	0,75	0,3	0,25	0,2	0,62	0,3
30	0,62	0,4	0,37	0,3			0,12	0,1
35	0,62	0,4	0,25	0,2				
40	0,50	0,5						
45	0,12	0,1						

T a b e l a 6

Número médio de respostas comportamentais (X) e o Erro Padrão (EP) de todos os sujeitos para cada bloco de 5 tentativas para os estímulos A e B nas sessões Pré e Pós-cirúrgicas do Grupo Experimental.

GRUPO EXPERIMENTAL

BLOCOS DE TENTAT.	PRE				POS			
	A		B		A		B	
	X	EP	X	EP	X	EP	X	EP
5	8,75	0,4	6,00	0,6	3,50	0,4	3,75	0,4
10	5,62	1,0	3,00	0,7	1,50	0,3	1,37	0,4
15	3,25	0,5	5,75	0,6	0,12	0,1	3,50	0,5
20	3,00	0,6	3,37	0,6			1,37	0,4
25	1,75	0,7	1,50	0,6			0,87	0,4
30	0,50	0,2	0,50	0,2				
35	0,62	0,3	0,12	0,1				
40	0,12	0,1						
45	0,25	0,2						
50	0,25	0,2						