

ADRIANA DO CARMO GENTIL FORNEL



HABITUAÇÃO DO COMPORTAMENTO EXPLORATÓRIO A SONS
EM POMBOS (*COLUMBA LIVIA*): EFEITOS DE LESÕES
TELENCEFÁLICAS E DE ORDEM DE ESTÍMULOS

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Adriana do Carmo
Gentil Fornel $\frac{22}{12}$
e aprovada pela Comissão Julgadora. $\frac{12}{94}$

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

Orientador: Profa. Dra. Elenice A. de Moraes Ferrari

Campinas, 1994



AGRADECIMENTOS A

Profa. Dra. ELENICE A. MORAES FERRARI, a orientadora e amiga, que educou e que esteve sempre presente com seu carinho, amizade e incentivo;

Ao Prof. Dr. CARLOS A. B. TOMAZ, pelas valiosas sugestões, sendo tão generoso com seu tempo e conhecimento;

Aos Profs. Drs. LUIZ EDUARDO RIBEIRO DO VALLE e GILBERTO A. FERNANDES, pelas valiosas e enriquecidas sugestões;

Ao prof. Dr. ARÍCIO XAVIER LINHARES, que sempre disposto, orientou na análise estatística dos dados;

à FAPESP, pelo suporte financeiro;

ao CAPES, pela concessão de bolsa;

Aos COMPANHEIROS do nosso grupo, companheiros da caminhada;

a todos os FUNCIONÁRIOS do Departamento de Fisiologia e Biofísica da Unicamp, em especial ao WASHINGTON, pela presteza e amizade mostrada nesse período;

a CLEUZA DE OLIVEIRA FRANCO e MARTA BEATRIZ LEONARDO, do Departamento de Histologia da Unicamp, pelo auxílio nas preparações histológicas;

Ao Prof. Dr. EDSON RODRIGUES (USF), pelo auxílio na execução dos trabalhos de ilustração, e que jamais exitou em fazê-lo;

a CHRISTINA, pelo apoio e amizade;

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

A Lola,

minha mãe

DEDICO

Ao meu pai

que partiu muito cedo,

"in memoriam"

Este é para você PAULO

Porque você é por mim

OFEREÇO

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	3
2. OBJETIVOS GERAIS	31
3. EXPERIMENTO I	
3.1. Objetivos	35
3.2. Materiais e Métodos	36
3.3. Resultados	49
3.4. Discussão	68
4. EXPERIMENTO II.	
4.1. Objetivos	76
4.2. Materiais e Métodos	77
4.3. Resultados	82
4.4. Discussão	100
5. DISCUSSÃO GERAL	106
6. RESUMO	117
7. ABSTRACT	118
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	119
9. APÊNDICE	136

INTRODUÇÃO

Pode-se considerar que o estudo do comportamento animal tenha se iniciado com as primeiras tentativas do homem primitivo em predizer e/ou tirar conclusões sobre a vida dos seres que o cercavam (SILVA, 1990). Porém, sem dúvida, o grande inspirador dos estudos biológicos do comportamento animal foi Charles Darwin (1884, apud KANDEL, 1976), por meio de seus estudos sobre a evolução orgânica. Para ele, a evolução era um processo contínuo, e, todo comportamento tinha uma base biológica. Assim, as diferenças comportamentais entre o homem e outros animais seriam puramente quantitativas.

Como KANDEL (1976) enfatiza, esta noção estimulou o estudo comparativo do comportamento e levou ao desenvolvimento de modelos animais designados a relacionar o sistema nervoso ao comportamento, trazendo a idéia de que, todo comportamento, mesmo os mais complexos, deriva do sistema nervoso.

Para KANDEL (1976) comportamento deveria ser definido como "todos os processos observáveis emitidos pelo organismo ao perceber alterações no seu meio interno (dentro do organismo, intrínseco) ou no mundo externo (extrínseco), incluindo o ambiente físico e social" (p. 32). Considerando que os processos observáveis são o produto final (resposta) resultantes da interação entre a identificação da função biológica do sinal com as condições ecológicas (meio), podemos portanto, considerar como comportamento toda resposta emitida pelo animal, em função de um estímulo, seja ele do ambiente interno ou externo.

O comportamento pode ser classificado em inato e aprendido . Os comportamentos inatos são pré-programados geneticamente, devido à adaptação da espécie ao meio, que acontece lentamente, de geração em geração, pela seleção natural. Esses comportamentos são exibidos por todos os animais de uma determinada espécie, desde que a condição ambiental seja adequada. No entanto, a maioria das respostas animais não são rigidamente fixas nem estereotipadas e o comportamento pode ser modificado por uma ampla variedade de influências ambientais. Os comportamentos aprendidos se desenvolvem em função da interação com o meio ambiente, dependendo portanto, da experiência individual do animal. Assim, esse tipo de comportamento permite a adaptação do indivíduo a circunstâncias particulares no transcurso de sua vida (ROSENZWEIG & LEIMAN 1982).

A capacidade de aprender, de memorizar experiências específicas e de modificar o comportamento de acordo com elas, acrescenta uma nova dimensão à adaptação comportamental. O aprendizado possibilita ao organismo ajustar seu comportamento diante de requisitos específicos do ambiente, a capacidade de modificar esse comportamento à medida em que muda o ambiente ou repetir seu comportamento em termos de experiência memorizada (GLEITMAN, 1955; TIMO-IARIA, 1985).

Assim, aprendizagem pode ser definida como um aumento na probabilidade de ocorrência de uma resposta a um estímulo específico, como consequência de relações temporais ou condicionais entre esse estímulo e esse comportamento (ROSENZWEIG & LEIMAN, 1982 ; TOLEDO, 1989). O conceito de memória está relacionado ao

armazenamento de informação referente a essas relações funcionais, e o seu correlato neural postulado seria considerado como o engrama ou traço de memória (COHEN & SHERMAN, 1990; COTMAN & MCGAUGH, 1980; THOMPSON, 1985).

Uma das classes de comportamento de fundamental valor adaptativo para os seres vivos é o comportamento exploratório. Quando o animal entra em contato com um ambiente novo ele move-se lentamente, investigando várias características do ambiente, não parecendo visar uma meta específica. Os animais podem investigar periodicamente o ambiente em que vivem por meio de ambulação. Os mamíferos geralmente farejam, olham, mordem e até mesmo lambem os estímulos presentes no ambiente (BERLYNE, 1966). Os pombos estendem o pescoço, giram e inclinam a cabeça lateralmente e sucessivamente, ou então, estendem e encolhem o pescoço várias vezes, inclinando a cabeça em várias direções e muitas vezes, bicam repetidamente um local inespecífico do ambiente em que se encontram (SILVA, 1990). Essas reações de investigação alternam-se com atividades de manutenção, como alimentação, defecação, repouso, cópula. Quando ocorre algum estímulo novo e/ou desconhecido, o animal também se orienta para a fonte de estímulo, respondendo ao fator novidade, com a reação chamada de resposta de orientação (PAVLOV, 1932), que muitas vezes, é seguida por investigações mais prolongadas do ambiente (BERLYNE, 1960). Estas reações de investigação, reconhecimento e orientação constituem o que é chamado de **comportamento exploratório** (BERLYNE, 1960) cuja função é localizar, identificar e analisar qualquer alteração significativa do meio ambiente (BUZSÁKI, 1982).

De acordo com BERLYNE (1966), o comportamento exploratório parece depender essencialmente da interação entre as características físicas do estímulo, tais como, intensidade, complexidade e novidade do estímulo e das características fisiológicas do organismo. Assim, como o fator novidade é de fundamental importância nesta questão, o teor de significância ou valor biológico de um estímulo de espécie considerada também o é (MILLENSON, 1967).

Da mesma forma que outras classes comportamentais, o comportamento exploratório depende também de vários fatores, tais como idade do sujeito, sexo e experiência prévia na situação. A experiência prévia do animal compreende o acúmulo de experiências de relações estímulo-resposta e controla o comportamento de um organismo uma vez que determina a característica funcional dos estímulos e das respostas (MILLENSON, 1967).

Uma vez que o comportamento exploratório depende da experiência prévia na situação, podemos considerar que está sujeito a modificações características do processo de aprendizagem.

Uma das formas mais simples de aprendizagem é a habituação. Conforme definição de HARRIS (1943) habituação é a diminuição gradual da resposta em função de apresentações repetidas de um estímulo. É encontrada em todo reino animal, desde invertebrados até mamíferos e, talvez, seja a forma mais elementar de plasticidade comportamental (HARRIS, 1943; HUMPHREY, 1933; THOMPSON & SPENCER, 1966) . Vários autores (JORDAN & LEATON, 1982;

SHARPLESS & JASPER, 1956) tem sugerido uma distinção direta entre dois processos de habituação: habituação a curto prazo e habituação a longo prazo. Habituação a curto prazo é um processo transitório que se desenvolve em questão de minutos ou segundos, no decorrer de uma mesma sessão de treino. A recuperação da resposta ocorre espontaneamente após a remoção do estímulo, e, dependendo do número de estímulos apresentados, a redução da resposta pode durar minutos ou horas (HORN, 1967; SHARPLESS & JASPER, 1956). A habituação a longo prazo é um decremento da resposta que persiste por dias ou semanas. Neste tipo de habituação as respostas comportamentais provocadas por uma apresentação posterior do estímulo são de magnitudes cada vez menores que aquelas exibidas inicialmente, durante a primeira exposição ao estímulo (CASTELLUCCI, PINSKER, KUPFERMANN & KANDEL, 1969; LEWY & SEIDEN, 1972;).

A redução ou eliminação de respostas comportamentais apresenta funções tão importantes quanto o desenvolvimento de novas respostas. Parece coerente pensar que, se um dado estímulo não se relaciona com qualquer tipo de evento positivo ou negativo, ele seria classificado pelo organismo como não importante (TOLEDO, 1989). Essa ausência de valor funcional ou de novidade determinaria a diminuição da resposta ao estímulo (SHARPLESS & JASPER, 1956). Como resultado da habituação a estímulos comuns e inofensivos, um organismo poderia, então, avaliar e dar atenção a estímulos novos ou àqueles que se tornaram associados com consequências ameaçadoras ou gratificantes. Portanto, habituação é importante, tanto no desenvolvimento da sensibilidade seletiva ao

meio ambiente, quanto na organização da percepção (KANDEL, 1976).

O ESTUDO DA HABITUAÇÃO

Desde o início deste século, muitos são os trabalhos realizados sobre habituação, tornando cada vez mais claro sua importância como forma fundamental de plasticidade comportamental (CASTELLUCCI & KANDEL, 1976; GROVES & THOMPSON, 1970; KLEIN & KANDEL, 1978; SHERRINGTON, 1906; SOKOLOV, 1963; THOMPSON & SPENCER, 1966).

Historicamente, SHERRINGTON (1906) foi o primeiro a estudar habituação em um modelo animal. Em 1898 ele já havia observado uma diminuição da flexão de dígitos em macacos após repetidas estimulações cutâneas. Contudo, somente em 1906 é que veio a analisar a habituação de reflexos espinais em detalhes. Estudando certas formas reflexas de comportamento em cães espinais ele observou que estimulações, elétricas ou mecânicas, contínuas ou repetidas, de uma região da pele resultava em uma redução do reflexo de coçar e do reflexo de flexão. Ambos os reflexos apresentavam recuperação espontânea após muitos segundos de repouso, sem estimulação. Apesar dele ter chamado esta redução de respostas de fadiga, evidências indiretas de uma variedade de estudos de interação reflexa levaram SHERRINGTON a concluir que os neurônios motores, não eram fatigados (SHERRINGTON, 1906). Extensos estudos da habituação de reflexos espinhais demonstrando habituação, recuperação espontânea e desabituação foram comple-

mentados por KOZAK, MCFARLANE & WESTERMAN (1962); LENHER (1941); LETHLEAN (1965); PROSSER & HUNTER (1936); SHURRAGER & CULLER (1941); SHURRAGER & SHURRAGER (1941); e os excelentes trabalhos desenvolvidos por SPENCER, THOMPSON & NEILSON, (1964) e THOMPSON & SPENCER (1966) em gatos espinhais agudos.

Várias são as teorias que vêm sendo desenvolvidas na tentativa de explicar os mecanismos de habituação como, a teoria de Inibição Neuronal Aferente (HERNÁNDEZ-PEON, 1960), do Condicionamento Clássico (STEIN, 1966), o modelo de Funções Prosencefálicas Límbicas e habituação (PRIBRAM, 1967) e a teoria do Sistema Colinérgico (CARLTON, 1968). Contudo a teoria Comparadora de Modelos de Estímulos de SOKOLOV (1963) talvez seja a análise de habituação melhor conhecida. Baseado em análises de habituação da resposta de orientação em humanos, Sokolov sugere que as informações aferentes ao córtex e, paralelamente, à formação reticular, formem uma representação neural do estímulo aferente (modelo cortical). Todo estímulo que percorre a via sensorial é comparado com esse modelo. Se a comparação for perfeita, os impulsos descendentes do córtex inibirão a transmissão do impulso nervoso para a formação reticular, que é o sistema amplificador da resposta. Em consequência, a resposta tenderá a desaparecer, isto é ocorrerá habituação. Se houver discrepância, isto é, se os estímulos forem diferentes, impulsos descendentes do córtex facilitarão a passagem da informação para a formação reticular e a resposta será amplificada pelo sistema reticular ativador, resultando em persistência da resposta, uma vez que o estímulo seria considerado novo.

THOMPSON & SPENCER (1966) estudaram o reflexo de flexão em gatos espinhais como um modelo neuronal de aprendizado. Observaram que a resposta do músculo flexor (Tíbia Anterior) decrescia a cada repetição do estímulo cutâneo. O reflexo de flexão em gatos espinhais exibia habituação com características semelhantes às do processo de habituação em animais intactos. Com base neste estudo, THOMPSON & SPENCER (1966) enunciaram os nove parâmetros característicos da habituação, a saber:

1. Dado que um estímulo particular elicia uma resposta, aplicações repetidas do estímulo resultam no decréscimo da resposta (habituação). O decréscimo é geralmente função exponencial negativa do número de apresentações do estímulo.

2. Se o estímulo for suprimido, a resposta tenderá a reaparecer no decorrer do tempo (recuperação espontânea).

3. Com séries repetidas de treinamento de habituação e de recuperação espontâneas, a habituação tornar-se-á sucessivamente mais rápida (potenciação da habituação).

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

5. Quanto mais fraco o estímulo, mais rápida e/ou acentuada é a habituação. Estímulos muito fortes podem não produzir habituação significativa.

6. Os efeitos do treino de habituação podem ir além do nível zero ou de um nível de resposta assintótica .

7. A habituação a um dado estímulo pode generalizar-se

para outro estímulo.

8. A apresentação de um outro estímulo (usualmente forte) resulta numa recuperação da resposta habituada (desabituação).

9. Em aplicações repetidas de um estímulo desabitador, a soma de desabituações produz habituação (habituação da desabituação).

Estas características comuns enumeradas por THOMPSON & SPENCER (1966) podem ser consideradas, no conjunto como uma detalhada definição operacional de habituação.

BASES NEURAIS DA HABITUAÇÃO

THOMPSON & SPENCER (1966), baseados em estudos celulares de neurônios da medula espinhal de gatos realizados por SPENCER, THOMPSON & NEILSON (1966a, 1966b, 1966c), forneceram a primeira evidência de que habituação envolve alterações na transmissão sináptica. A habituação e sensibilização resultariam de ações de duas populações relativamente distintas de interneurônios na substância cinzenta dorsal da medula espinhal. Assim, a plasticidade no animal espinhal seria baseada em ações de interneurônios, demonstradas em estudos subsequentes (GROVES & THOMPSON, 1970).

Esses conceitos forneceram a base da teoria do duplo processo (GROVES & THOMPSON, 1970). Basicamente GROVES e THOMPSON propuseram a existência de estruturas com sinapses habitantes (via estímulo-resposta), que num modelo cerebral geral, seria

representada pelos sistemas sensoriais, córtex cerebral, várias vias córtico-subcorticais e sistemas motores e um sistema estado geral, ou seja, a coleção de vias, sistemas e regiões que determinariam o nível geral de sensibilidade do organismo. O sistema estado seria representado por vários sistemas motivacionais não específicos como sistema ativador reticular ascendente, hipotálamo, sistema límbico e provavelmente certas regiões do córtex cerebral. A habituação supostamente ocorreria na via estímulo-resposta e o seu processo antagônico, a sensibilização, no sistema estado (GROVES & THOMPSON, 1970; THOMPSON & SPENCER, 1966).

Embora sejam numerosas as investigações para explicar o processo de habituação, uma das análises mais completas foi realizada por CASTELLUCCI e KANDEL (1976) em moluscos *Aplysia californica*, os quais apresentam um sistema nervoso bastante simples. Estudando a retração das brânquias que ocorre em resposta à estimulação mecânica de regiões do corpo do animal, eles verificaram que, com repetidas estimulações, ocorria uma redução da amplitude dessa resposta. Assim, este reflexo de retirada habituava, sendo semelhante, portanto, ao reflexo de flexão no gato mediado pela medula espinhal estudado por THOMPSON & SPENCER (1966).

Analisando os mecanismos de habituação nesse molusco, CASTELLUCCI & KANDEL, (1976) e KLEIN & KANDEL (1978) descreveram a redução progressiva da amplitude dos PEPS (potencial excitatório pós - sináptico) desencadeados nos motoneurônios que acionam a musculatura de retração das brânquias. Essa redução do

PEPS é causada por diminuição da quantidade de mediador liberado pelos terminais dos neurônios sensoriais que ativam os motoneurônios, resultando, em parte, do fechamento prolongado de canais de cálcio no terminal pré-sináptico (CASTELLUCCI & KANDEL, 1976; KLEIN & KANDEL, 1978). Assim, ocorreria uma redução da ativação do neurônio motor e uma diminuição da amplitude da reação comportamental (KANDEL, 1976).

Numerosos estudos (BERNTSON, TUBER, RONCA & BACHMAN, 1983; FOX, 1979; GLASER & GRIFFIN, 1962; JORDAN & LEATON, 1982; KÖHLER, 1976; LOPIANO, SPERATI & MONTAROLO, 1990; TOLEDO, 1989) envolvendo efeitos de ablações cerebrais ou lesões localizadas sobre a habituação, tem sido utilizados para se localizar e/ou correlacionar as estruturas neurais envolvidas neste processo de aprendizagem.

GLASER & GRIFFIN (1962) estudaram a influência do córtex cerebral sobre o processo de habituação. Observaram que a imersão da cauda de ratos a 4° C era acompanhada por um aumento da frequência cardíaca, tanto em ratos normais como em ratos com lesões corticais. Em ratos normais, este aumento de frequência cardíaca tornava-se gradual e significativamente menor, após o resfriamento repetitivo da cauda, o que foi considerado como habituação. Os resultados mostraram que pequenas lesões bilaterais do córtex frontal impediam essa habituação, porém, não impediam a sua manutenção quando esta já havia se estabelecido antes da lesão. As áreas frontais do córtex cerebral foram indicadas como necessárias para a aquisição da habituação, porém não para a manutenção, e também como possíveis moduladoras do nível de respos-

ta em animais normais.

KÖHLER (1976) investigou os efeitos de lesões dos núcleos septal-lateral e medial em ratos sobre a habituação da resposta de orientação a estímulos auditivos (75-dB, 5 s) . Os animais com lesão do núcleo septal lateral, atingiram o critério de habituação com um número de tentativas significativamente maior que os animais com lesão septal-medial e controles . Os animais com lesão septal-medial não diferiram dos controles. Estes resultados indicaram que a habituação normal da resposta de orientação seria dependente do núcleo septal-lateral, mas não do núcleo septal-medial.

FOX (1979), estudando o reflexo de sobressalto em ratos decerebrados, verificou que esse reflexo era abolido após lesão do colículo inferior. O mesmo foi observado para animais com lesões da formação reticular mesencefálica caudal e pontina. Mostrou também que os animais decerebrados habituavam de uma maneira comparável aos normais, ou seja, a amplitude da resposta diminuía progressivamente quando estímulos idênticos eram apresentados ao animal. Esses dados sugeriram que a habituação a curto prazo do reflexo de sobressalto não seria dependente de regiões rostrais ao mesencéfalo e que os circuitos neuronais necessários estariam localizados entre o cérebro caudal e o colículo superior.

JORDAN & LEATON (1982) demonstraram que lesões extensas da formação reticular mesencefálica (FRM) em ratos afetavam a habituação a longo prazo da resposta de sobressalto acústico, mas não a habituação a curto prazo. Os animais com lesão da FRM não

atingiram níveis assintóticos de habituação tão baixo quanto os controles. Esses dados sugeriram que a deficiência na habituação produzida pela lesão da FRM resultou de danos de neurônios associados a um processo inibitório extrínseco de habituação. O modelo neurofisiológico intrínseco-extrínseco de habituação (WAGNER, 1976) supõe que, a habituação a curto prazo resulta de um processo inibitório mediado por alguma região da via estímulo-resposta, provavelmente a formação reticular pontina (modelo intrínseco). Superimposto à via estímulo-resposta, existiria um mecanismo extrínseco, provavelmente envolvendo regiões mais rostrais à formação reticular pontina, que mediaría a habituação a longo prazo. Assim, a destruição de neurônios associados ao mecanismo extrínseco de habituação não afetaria a resposta inicial, porém, os animais poderiam tornar-se mais sensíveis que os controles com apresentações sucessivas de estímulos.

Um dos poucos estudos realizados sobre habituação em humanos descerebrados foi realizado por BERNTSON, TUBER, RONCA & BACHMAN (1983). Neste estudo medidas de alterações físicas na reação cardíaca a estímulos neutros foram usadas para avaliar processos de habituação e aprendizagem associativa em humanos descerebrados. O estímulo utilizado foi um som (1-KHZ; 76-dB ref. p/ 0.0002 ubar) e luz (1.000 lumen/m²). A habituação foi examinada em todos os sujeitos pela alteração da resposta de frequência cardíaca a estímulos pareados durante o curso das sessões de condicionamento. O padrão da resposta cardíaca diferiu de algum modo de sujeito para sujeito, porém consistiu de dois elementos básicos: uma desaceleração com uma latência de 1 a 2 s; e por

último uma aceleração com um latência de 5 a 8 s. Três dos cinco sujeitos estudados apresentaram uma atenuação dos componentes da resposta cardíaca, o que foi indicativo de processos de habituação. Com estes resultados os autores sustentam a visão de que os processos de aprendizagem não envolvem somente a participação dos hemisférios cerebrais, mas refletem uma característica integrativa geral do sistema nervoso central humano.

MARINO-NETO & SABBATINI (1983) estudaram os efeitos de lesões da área dorsomedial do telencéfalo sobre o processo de habituação das respostas de sobressalto e orientação em peixes (Betta splendens). Neste estudo, os peixes lesados mostraram uma aceleração do processo de habituação da resposta de orientação em comparação aos animais controles dentro da mesma sessão. Porém, a retenção da habituação entre sessões mostrou-se reduzida. Estes resultados vieram sugerir que a área dorsomedial do telencéfalo em peixes, teria um importante papel no processo de habituação a longo prazo.

Recentemente, demonstrou-se por meio de lesões do *vermis* cerebelar (LOPIANO, SPERATI & MONTAROLO, 1990) e da oliva inferior em ratos (SPERATI, LOPIANO & MONTAROLO, 1989), que o *vermis* cerebelar parece ser essencial para a aquisição, mas não para a retenção da habituação da resposta de sobressalto acústico. Nestes estudos verificou-se que, após a remoção do *vermis* cerebelar prévia ao treinamento, a habituação a longo prazo não se estabelecia. No entanto, quando a lesão era realizada após o treinamento, o comportamento aprendido não era afetado. Por outro lado, a lesão da oliva inferior (única fonte de fibras trepadei-

ras para o cerebelo), não afetava a habituação a curto e a longo prazo. Assim, sugeriu-se também que as fibras trepadeiras não estariam envolvidas nesta forma de aprendizagem, o que seria mediado portanto, por outros aferentes cerebelares, provavelmente as fibras musgosas.

HABITUAÇÃO A ESTÍMULOS SONOROS

Desde o início das pesquisas sobre habituação, um dos mais utilizados padrões de estimulação tem sido a apresentação de sons (TOLEDO, 1989). Isso tem permitido que a habituação a estímulos sonoros seja amplamente estudada no sistema auditivo, desde as fibras aferentes primárias até o córtex cerebral. Um dos primeiros estudos mais abrangentes foi realizado por SHARPLESS & JASPER em 1956. Trabalhando com gatos com lesões corticais e medindo a resposta de alerta, eles quantificaram o padrão de ondas cerebrais por meio de eletródios, após apresentações repetidas de tons (500 e 1.000-Hz, 65-dB e 4 s de duração). Estes autores sugeriram que a reação de alerta era específica em qualidade, modalidade ou padrão de um determinado estímulo. A estimulação sonora fazia com que o padrão lento de ondas elétricas cerebrais de alta voltagem se transformasse em atividade rápida de baixa voltagem (dessincronização de alerta cortical). O primeiro estímulo produzia um alerta de longa duração, mas após 20 a 30 estímulos, ocorria o desaparecimento das ondas elétricas ativadoras (de baixa voltagem e atividade rápida), ou seja, o alerta deixava de ocorrer.

rer. Após a interrupção do estímulo, ocorria recuperação espontânea. Os autores observaram também que há dois tipos de reação de alerta cortical: um tônico, de longa duração e grande latência, menos resistente à habituação e um fásico, de curta duração e pequena latência. Isso levou os autores a postularem que o decremento do alerta cortical seria independente da atividade nas vias auditivas, uma vez que os potenciais evocados eram observados durante a habituação completa da resposta cortical de alerta. A habituação da reação de alerta dependeria de um sistema telencefálico inibitório que atuaria sobre um sistema ativador reticular ascendente.

WICKELGREN (1968) seccionou os músculos do ouvido médio de gatos e registrou as respostas (potenciais) nos núcleos cocleares, oliva superior, colículo inferior, corpo geniculado medial e córtex auditivo apresentando estimulação sonora (85-dB; 5 s) por meio de fones auriculares diretamente colocados nas orelhas dos animais. Os resultados mostraram decremento dos potenciais apenas no corpo geniculado medial e córtex auditivo, não demonstrando tal decremento no núcleo coclear, oliva superior e colículo inferior.

GOGAN (1970) observou habituação das respostas de sobressalto e orientação em humanos com apresentações breves de estímulos auditivos. Dois diferentes padrões de estimulações foram usados: (1) de intensidade fixa com intervalos variando de 20 a 60 seg. aleatoriamente e (2) com intervalos fixos com três intensidades diferentes em sucessão casualizada (92-dB, 66-dB, 43-dB). As respostas de orientação e de sobressalto foram registradas por

meio de um eletromiógrafo. Registros de EEG foram também obtidos do lobo occipital e vertex-occipital. Os resultados mostraram que, durante algumas sequências de estímulo, era possível observar habituação da resposta de sobressalto e orientação. Contudo, a ocorrência da habituação era inversamente proporcional à variabilidade da atividade do EEG registrado. Esses resultados favoreceram a hipótese de que a habituação da resposta de orientação e de sobressalto pode ser o resultado de um processo decremental ocorrendo principalmente em estruturas nervosas subcorticais, incluindo neurônios espinais envolvidos na resposta observada. As influências exercidas por estruturas nervosas acima do tronco encefálico, poderiam interferir com este processo.

Desde então, uma série de trabalhos medindo diferentes tipos de respostas (potenciais evocados, sobressalto, reação de orientação, vasoconstrição periférica) com diferentes padrões de estimulação sonora (intensidade, intervalo entre estímulos, duração, frequência) vem sendo realizados (BOHLIN, 1971; BUCKLAND, BUCKLAND, JAMIESON & ISON, 1969; DAVIS, 1974; FILE, 1973; GRUZELIER & EVES, 1987; MINO & MIYATA, 1975; RITTER, VAUGHAN JR. & COSTA, 1968; WATERS & MCDONALD, 1975; WHITLOW JR., 1975).

Resultados interessantes foram obtidos por BROWN & BUCHWALD, (1976). Neste estudo, o núcleo coclear de gatos decerebrados foi cirurgicamente isolado de projeções de fibras recorrentes adjacentes ao corpo trapezóide, ou trafegando lateralmente ao núcleo coclear ao nível do complexo olivar superior. Desta forma, a resposta do núcleo coclear a estimulações acústica (75-90 dB, 0.02 dyne/cm², 1 s a cada 5 s) podia ser ava-

liada na ausência de influências recorrentes do sistema nervoso central. Os resultados demonstraram um decremento mais amplo da resposta (de 10 a 60%) no núcleo coclear isolado do que nos núcleos não isolados (<10%), levando os autores a sugerirem que, o decremento da resposta no núcleo coclear pode ser gerado por mecanismos intrínsecos ao núcleo.

GONZALES-LIMA, FINKENSTADT & EWERT (1989) forneceram o primeiro mapa das estruturas do cérebro de mamíferos com alterações metabólicas relacionadas ao aprendizado de habituação a curto prazo (intra sessão) e a longo prazo (entre sessões). Autoradiografia com [¹⁴C] 2-deoxiglicose (2-DG) foi utilizada para examinar a atividade funcional do sistema auditivo de ratos durante as sessões de habituação. O estímulo foi um som de 100-dB e 1 s de duração. Os autores constataram uma atividade metabólica aumentada nas diversas estruturas do sistema auditivo durante os processos de habituação a curto e a longo prazo. Este aumento foi localizado no núcleo central do colículo inferior, núcleo do lemnisco lateral, núcleo olivar superior e núcleo coclear, com exceção daquelas localizadas a nível talamocortical. O interessante é que a maior diferença na captação da 2-DG encontrada entre os ratos submetidos a habituação a curto prazo e os ratos submetidos a habituação a longo prazo foi no núcleo olivar superior. Isso levou os autores a sugerirem que a habituação a longo prazo para sons repetidos poderia envolver um mecanismo de retroalimentação via feixe olivo-coclear por meio do qual, estruturas centrais auditivas poderiam exercer influências sobre a aferência auditiva periférica durante a habituação a longo prazo. O aumento

do metabolismo observado desde o núcleo coclear até o núcleo central do colículo inferior, sugeriu que devem ocorrer processos ativos de plasticidade neuronal em regiões auditivas localizadas a níveis caudais (por. ex. núcleos auditivos periféricos) durante a habituação a longo prazo.

MCINTOSH & GONZALES-LIMA (1991) usaram um modelo estrutural para examinar alterações na captação da [^{14}C] 2-deoxiglicose nas estruturas dos sistemas auditivos de ratos durante habituação a curto e a longo prazo do sobressalto acústico. Esse modelo permite avaliar associações direcionais em um sistema e as alterações dessas interações sob diferentes condições. Foram analisadas as conexões anatômicas entre as estruturas centrais do sistema auditivo. Usando os dados da densidade e da captação da 2-DG, foram identificadas as correlações entre estas estruturas e foram calculadas e atribuídos pesos numéricos para cada ligação anatômica. Os dados demonstraram que a via lemniscal foi dominante durante a habituação a curto prazo, ou seja, todas as vias do núcleo coclear ventral foram positivas, e a influência pareceu continuar ao longo do núcleo central e externo do colículo inferior e para o córtex auditivo via geniculado medial. Por outro lado, durante a habituação a longo prazo o efeito direto do núcleo coclear ventral ao núcleo central do colículo inferior foi negativo. A influência positiva pareceu ser transmitida via núcleo olivar superior (componente do sistema extra-lemniscal). Assim, parece que na habituação a longo prazo, o processamento auditivo é transferido de vias lemniscais para vias extra-lemniscais com um forte envolvimento do núcleo olivar superior e núcleo

externo do colículo inferior. Além disso, foi sugerido que a influência descendente do córtex auditivo e núcleo externo do colículo inferior podem agir reduzindo o componente de alerta associado com o sinal, uma vez que o núcleo externo do colículo inferior está associado ao sistema extra-lemniscal.

Em busca da compreensão e substratos neurais correlacionados ao processo de habituação, os cientistas seguiram por vários caminhos, formulando várias hipóteses e teorias como vimos acima. No entanto, os sujeitos preferenciais destes pesquisadores tem sido os mamíferos, provavelmente por semelhanças anatômicas e/ou funcionais com os seres humanos. Trabalhos deste tipo em aves são poucos.

Um dos primeiros estudos em aves foi realizados por ADAMO & BENNETT (1967). Esses autores estudaram o papel funcional de estruturas hiperestriatais de galinhas na habituação da resposta de orientação da cabeça a estímulos sonoros. Um grupo de sujeitos foi exposto a 0,2 s de pulsos sonoros e outro grupo a 2,0 s do mesmo estímulo em dez tentativas por cinco sessões diferentes. Após os testes iniciais de habituação, os animais sofreram lesões hiperestriatais, bilateralmente e, foram retestados após sete dias. Os resultados demonstraram um aumento da habituação inter-sessão (longo prazo) da resposta de orientação somente no teste pré-cirúrgico para ambos os grupos e uma redução na capacidade de habituação intra (curto-prazo) para os animais lesados. Estes dados indicaram que o hiperestriado, especialmente o hiperestriado acessório em galinhas, exerceria um importante papel funcional na habituação da resposta de orientação a estímulos

acústicos e na orientação de sons no espaço.

Em outro estudo, TOLEDO (1989; TOLEDO & FERRARI, 1991) ao estudar o papel funcional do telencéfalo de pombos na habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros, expôs pombos a sessões que consistiam em apresentações de sons, com 1 s de duração, a cada 30 s. Inicialmente eram testados com um estímulo A (1.000-Hz, 83-dB) e, 24 horas após atingir habituação a esse estímulo, eram testados com o estímulo B (500-Hz, 85-dB). O reteste era feito dez dias após a cirurgia de ablação do telencéfalo. Os dados obtidos mostraram uma aceleração da habituação após a lesão, sugerindo um efeito facilitatório da lesão telencefálica.

Recentemente, VALENTINUZZI (1993), analisou o processo de habituação da resposta exploratória a sons no contexto da organização temporal desta forma de aprendizagem. Foram utilizados pombos atribuídos a três experimentos, conforme condições de iluminação específica. No primeiro experimento os animais foram submetidos a um ciclo luz-escuro de 12:12 h (LE) por um período mínimo de 15 dias e então testados em sessões de habituação. No segundo experimento, os animais tiveram luz contínua por um período mínimo de 20 dias prévios as treinos de habituação (LL). O terceiro experimento se diferenciou dos experimentos 1 e 2 pelo fato dos sujeitos serem submetidos a luz contínua por somente dois dias prévios aos testes de habituação (2L). As sessões matutinas foram realizadas às 7:30 h e as sessões noturnas às 19:30. Os sujeitos foram expostos a um estímulo A (1000-Hz, 83-dB, 1s) a intervalos de 30 s, até atingirem o critério de habituação ou até um máximo de 100 estímulos. Vinte e quatro horas após houve uma

sessão com um estímulo B (500-Hz, 85-dB, 1 s). Dezoito dias depois, ocorreu o resteste na mesma ordem de procedimentos, porém invertendo o horário das sessões. Os testes noturnos mostraram um significativo aumento no número de tentativas nas primeiras sessões para os grupos LE e LL em comparação aos testes matutinos. Nas segundas sessões, apenas o grupo LE habitou com menor número de tentativas nos testes realizados pela manhã. O grupo 2L teve diferenças noite-dia porém não significativas. Esses dados sugeriram a existência de uma variação noite-dia na capacidade de aprendizagem e uma organização temporal do processo de habituação.

Visto que, em mamíferos, vários estudos em habituação a estímulos auditivos sugerem que esta forma de aprendizagem envolva desde os receptores cocleares (HERNÁNDEZ-PEÓN, SCHERRER, & VELASCO, 1956;) até estruturas mais elevadas do sistema nervoso central (GONZALES-LIMA, FINKENSTADT & EWERT, 1989; MCINTOSH & GONZALEZ-LIMA, 1991; SHARPLESS & JASPER, 1956), não existe razão para acreditar que em aves o mesmo não aconteça. Assim, um conhecimento mais preciso da organização neural dos sistemas auditivos em aves permitiria não apenas uma melhor compreensão dos mecanismos neurais envolvidos no processamento da informação sensorial, mas também dos mecanismos envolvidos em aprendizagem e memória.

ORGANIZAÇÃO ANATÔMICA E FUNCIONAL DO SISTEMA AUDITIVO EM POMBOS

O sistema auditivo periférico das aves, como em mamíferos, consiste de um ouvido externo, médio e interno. O ouvido externo é um ducto com abertura para o meio externo, frequentemente coberto por penas, o que de certa forma mantém o ouvido encoberto (COHEN & KARTEN, 1974). Essas penas estão dispostas de tal forma a minimizar turbulências de ar que possam ocorrer, porém não obstruem a transmissão de som para o tímpano (NECKER, 1983). O ouvido médio contém um único ossículo, a columela. Esta apresenta especializações em ambas as extremidades: uma extracolumela, conectada à membrana timpânica, causando uma protusão externa e uma basal, que termina na janela oval da cóclea. A cóclea é dividida por estruturas cartilaginosas que sustentam a papila basilar, estrutura semelhante ao órgão de Corti em mamíferos (COHEN & KARTEN, 1974). Em contraste ao ouvido interno de mamíferos, que é encaracolado, o das aves é quase reto, sendo composto por diferentes células epiteliais especializadas que contactam o espaço endolinfático da escala média (NECKER, 1983).

A papila basilar é formada pela membrana basilar, com dois tipos de células ciliadas: as células sensoriais do ouvido interno e as células externas (de sustentação). As células ciliadas contém muitos estereocílios que emergem de uma substância densa, a cutícula, e um quinocílio localizado no lado externo da placa cuticular. Os receptores auditivos (células ciliadas) são inervadas por fibras do nervo coclear, e em contraste com os ma-

míferos, apenas um número restrito de células são supridas por uma fibra nervosa (NECKER, 1983). Na membrana basilar a porção basal é rígida, a porção média é mais elástica, sendo a porção apical a mais flexível, criando um gradiente de elasticidade provavelmente responsável pelo deslocamento diferencial da membrana, em resposta a sons de diferentes frequências (KONISHI, 1974).

Na extremidade apical da papila basilar existe uma segunda porção sensória, a mácula lagenar, cuja função é incerta. Contudo, como o nervo lagenar projeta-se tanto para o núcleo vestibular quanto para o auditivo, acredita-se que a mácula lagenar além de ter função no equilíbrio, como órgão otolítico (NECKER, 1983), possa estar relacionada também com a vibração de baixa frequência (COHEN & KARTEN, 1974).

Em aves, as ondas de som são transmitidas, via columela, para a endolinfa no ouvido interno, a qual oscila resultando no movimento da membrana basilar. Os movimentos particulares da membrana basilar agem como um estímulo mecânico, podendo causar uma deformação do cílio da célula ciliar, com resultante despolarização do nervo coclear (NECKER, 1983).

De acordo com BOORD (1969) o prolongamento periférico do oitavo par de nervo craniano é formado de um ramo anterior e de um ramo posterior constituído pelos nervos lagenar, coclear e vestibular inferior (ver Figura 1).

As fibras lagenar e coclear tem seus corpos celulares localizados em gânglios separados (BOORD, 1969) e, após penetrarem na medula oblonga, bifurcam-se e projetam-se para o núcleo coclear sendo que, a maioria das fibras lagenar projetam-se para

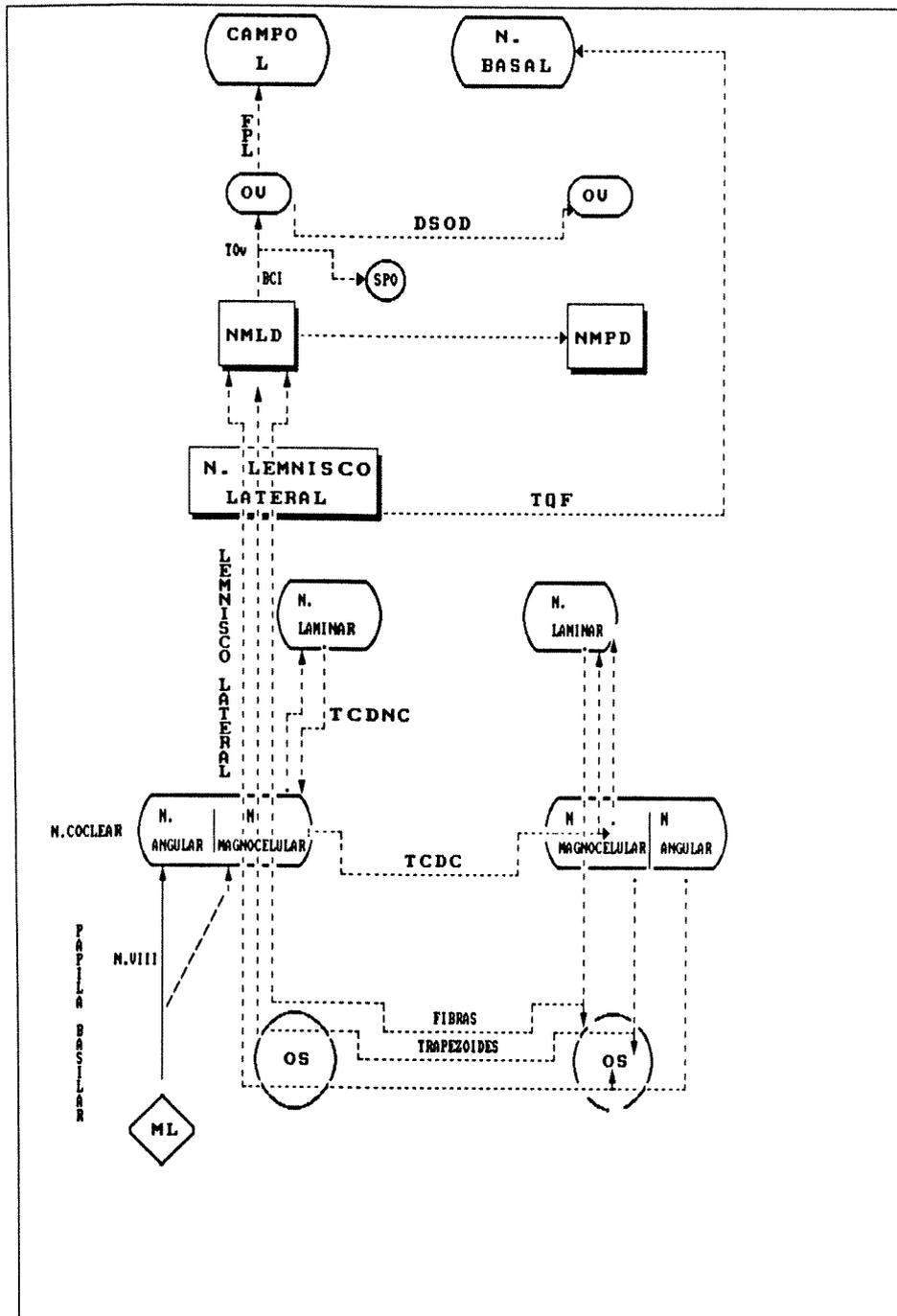


Figura 1. Diagrama das vias ascendentes em pombos. Abreviações: BCl: braço do colículo inferior; DSOD: decussação supra-óptica dorsal; ML: mácula lagena; NMLD: núcleo mesencefálico lateral parte dorsal; NVIII: nervos lagenar e coclear; OS: oliva superior; OV: núcleo ovoidal; SPO: núcleo semilunar paraovoidal; TCDNC: trato coclear dorsal cruzado; TCDNC: trato coclear dorsal não cruzado; TOV: trato do núcleo ovoidal; TQF: trato quinto frontal. As setas indicam o sentido das projeções. (Adaptado de BOORD, 1969; ARENDES & ZEIGLER, 1986).

o núcleo vestibular . O núcleo coclear das aves consiste de duas partes, o núcleo magnocelular e o núcleo angular (KONISHI, 1974).

As fibras auditivas primárias ou cocleares preservam uma sequência de ordem espacial de inervação sobre a membrana basilar na forma como elas trafegam do ouvido interno para a medula oblonga. No núcleo coclear elas terminam de uma forma sistemática, em neurônios arranjados de acordo com suas características de frequência. Em mamíferos essa organização é conhecida como organização tonotópica (KONISHI, 1974).

Quanto ao arranjo tonotópico do 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, enquanto que no terço caudal a baixas frequências . No núcleo angular as regiões relativas a altas frequências localizam-se na porção mais caudal e terminal lateral reduzindo gradualmente em direção às áreas medial ou rostral (KONISHI, 1974).

Embora não exista projeção direta da papila basilar para o núcleo laminar, este núcleo recebe projeções aferentes contralateral e ipsilateral da porção medial do núcleo magnocelular (COHEN E KARTEN, 1974). De acordo com BOORD (1969) o núcleo laminar pode ser comparado ao núcleo acessório medial da oliva superior de mamíferos.

Os axônios da porção medial do núcleo magnocelular apresentam duas projeções que diferem em seus cursos e conexões. Uma projeção constitui o cruzamento coclear dorsal, um trato que

emana da margem ventromedial do núcleo magnocelular e que cursa medialmente para cruzar a rafe e terminar na margem ventrolateral do núcleo laminar. No entanto, outras fibras da porção medial do núcleo magnocelular terminam na margem dorsomedial do núcleo laminar ipsilateral, formando um trato homolateral (BOORD, 1969).

Os neurônios de segunda ordem da parte medial do núcleo angular e da parte lateral do núcleo magnocelular, assim como também neurônios de terceira ordem do núcleo laminar unem-se ao corpo trapezóide, sendo que todas as fibras terminam ou projetam colaterais ao núcleo olivar superior ipsilateral (NECKER, 1983). Estudos autoradiográficos tem fornecido fortes evidências de que a oliva superior ipsilateral, e em menor extensão, a oliva superior contralateral em pombos, como em mamíferos, constituem parte da maior via auditiva ascendente. Estes estudos sugerem também que as projeções ascendentes rostrais para a oliva superior em pombos entram em contato com o lemnisco lateral, contralateral e ipsilateral (CORREIA, EDEN, WESTLUND & COULTER, 1982). Fibras lemniscais então ascendem pela região ístmica adjacente aos núcleos semilunares, para associar-se ao lobo óptico e terminar sobre as células do núcleo mesencefálico lateral parte dorsal (MLD), uma estrutura comparável aos núcleos centrais do colículo inferior de mamíferos (COHEN & KARTEN, 1974). Em adição ao grande número de fibras cruzadas que ascendem até o MLD, existem, como em mamíferos, fibras não cruzadas as quais terminam no MLD ipsilateral via lemnisco lateral (CORREIA, EDEN, WESTLUND & COULTER, 1982)).

Os axônios auditivos do MLD ascendem até o diencéfalo

via braço do colículo inferior e projetam-se sobre o núcleo talâmico ovoidal ipsilateral (BOORD,1969). A nível de tálamo este trato bifurca-se e as fibras ascendem para um núcleo menor associado designado núcleo paravoidal semilunar do tálamo (COHEN & KARTEN, 1974). Um pequeno número de fibras ascendem via cruzamento supraóptico dorsal, para o núcleo ovoidal contralateral. O núcleo ovoidal pode ser comparado a porção ventral do núcleo geniculado medial de mamíferos. Existem também conexões comissurais entre os núcleos MLD (BOORD, 1969).

A maioria dos axônios dos núcleos ovoidais ascendem via fascículo prosencefálico lateral, para um núcleo na parte medial do neostriado caudal do telencéfalo, previamente designado por Rose, 1914, de campo L (COHEN & KARTEN, 1974).

De acordo com KARTEN (1968), o campo L consiste de conjuntos pequenos e densos de neurônios. As fibras que terminam nessa região telencefálica estão arranjadas em colunas paralelas orientadas em um eixo ventrolateral a um eixo dorsomedial. Com respeito a sua aparente localização no neostriado, KARTEN (1968) propôs que o campo L sustenta a mesma relação para as vias auditivas ascendentes como fazem as células da lâmina IV do neocortex auditivo de mamíferos.

No entanto, ARENDES & ZEIGLER (1986), demonstraram a existência de uma via auditiva distinta que se origina de um dos núcleos do lemnisco lateral, o lemnisco lateral intermédio, e que se projeta diretamente para o núcleo basal do neostriado frontal sem envolver a via auditiva clássica, a qual inclui a retransmissão no mesencefalo e tálamo.

Com relação às vias auditivas descendentes, parece não existir um percurso paralelo com as vias ascendentes como em mamíferos, sendo as evidências de tal existência fragmentadas (KARTEN, 1968; BOORD, 1969; RASMUSSEN, 1964).

OBJETIVOS

No estudo das bases neurais da habituação tem-se utilizado uma variedade de métodos, sendo um deles o de lesão do sistema nervoso. Os efeitos dessas lesões permitem, por meio de correlações com as manifestações comportamentais do animal, fazer inferências a respeito do mecanismo e da organização do sistema neural envolvido no processo em questão.

Lesões neurais podem ser restritas e localizadas, mas também podem ser amplas e massivas. Embora estudos com lesões mais amplas não tenham sido tão frequentes, esse tipo de preparação apresenta vantagens e interesse na análise da organização hierárquica do comportamento. Por outro lado, também favorecem discussões da organização neural do comportamento, baseados na perspectiva de uma reorganização neural e recuperação de função (LE VERE, 1980).

Estudos que envolvem a ablação de várias partes do cérebro tem usado, desde há mais de um século, pombos como sujeito experimental (ROGERS, 1919). O uso experimental de pombos é justificável pela facilidade de manuseio e possibilidade de acompanhamento no laboratório durante vários anos, permitindo a obtenção de dados sobre a manutenção de comportamentos aprendidos. Apesar da vasta literatura sobre a análise experimental do comportamento operante de pombo (SKINNER, 1938; STADON, 1983) a utilização desses animais para a análise das características do processo de habituação e da organização neural subjacente são restritos.

Assim, o presente estudo pretende ampliar as investigações sobre o papel funcional do telencéfalo no processo de habituação a estímulos sonoros em pombos. O objetivo foi a análise da habituação a estímulos sonoros em pombos previamente destelencefalados e submetidos à exposição de dois estímulos sonoros, um de 1.000-Hz, 83-dB (estímulo A) e outro de 500-Hz, 85-dB (estímulo B), divididos em dois experimentos.

No Experimento I, os pombos foram testados em uma sessão de habituação com o estímulo A (1.000-Hz, 83-dB) e em uma segunda sessão com a introdução do estímulo B (500-Hz, 85-dB). No Experimento II a sequência de testes com os estímulos foi invertida.

EXPERIMENTO 1

Um dos únicos estudos a investigar o papel de estruturas telencefálicas no processo de habituação a estímulos sonoros em pombos foi o de TOLEDO (1989); TOLEDO e FERRARI (1991). Neste estudo foram realizados testes de habituação na condição Pré e Pós-cirurgia. A fase Pós-cirurgia foi realizada dez dias após a ablação do telencéfalo para os pombos experimentais, ou de lesão simulada para os controles. Em ambas as fases as mesmas sequências de procedimento e critérios foram obedecidos: (a) uma primeira sessão de habituação ao estímulo A (1.000-Hz; 83-dB, 1s), apresentado a cada 30 segundos; (b) 24 horas após a primeira sessão, uma segunda sessão de habituação em que um estímulo B (500-Hz; 85-dB, 1 s) era introduzido após 10 tentativas de apresentação do estímulo A. Os resultados indicaram que na fase Pré-cirurgia não houve diferença entre os grupos controle e experimental. Contudo, na fase Pós verificou-se que, o critério de habituação ao estímulo A foi atingido com um número de tentativas significativamente menor tanto em relação à condição Pré quanto em comparação aos controles da fase Pós-cirurgia. Neste estudo, a habituação Pré-lesão coloca-se como uma variável importante que poderia estar atuando em efeitos de aprendizagem a longo prazo e na facilitação da habituação na fase Pós. Assim, para analisar mais precisamente as funções do telencéfalo neste tipo de aprendizagem, seria interessante investigar as características da habituação em animais que não foram submetidos a qualquer tipo de treino antes da lesão.

Portanto, numa extensão do trabalho de TOLEDO (1989; TOLEDO e FERRARI 1991), o objetivo deste experimento foi analisar

a aprendizagem de habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros em pombos previamente submetidos a lesões massivas do telencéfalo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Sujeitos

Foram utilizados 21 pombos, machos, adultos, derivação não controlada da espécie Columba livia. Os pombos foram alojados individualmente em gaiolas-viveiro, no biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica, do Instituto de Biologia da Unicamp, com água e alimento à vontade, sob um ciclo claro-escuro de 12/12 horas. O alojamento nessas condições foi iniciado quinze dias antes do início do procedimento experimental, com fins à adaptação ao ambiente do biotério.

Os pombos foram distribuídos, aleatoriamente, em três grupos (ver Figura 2) diferenciados pela condição de lesão e pela sequência de testes de aprendizagem com os estímulos A e B, a saber:-

Grupo Lesão Telencefálica-Aprendizagem, sequência de testes AB (LAB, n = 8):- pombos submetidos a cirurgia de ablação massiva do telencéfalo e, dez dias após, à aprendizagem de habituação com o estímulo A na primeira sessão e introdução do estímulo B na segunda sessão.

Grupo Lesão Simulada-Aprendizagem, sequência de testes AB (SAB, n = 8):- pombos submetidos às condições de cirurgia, mas

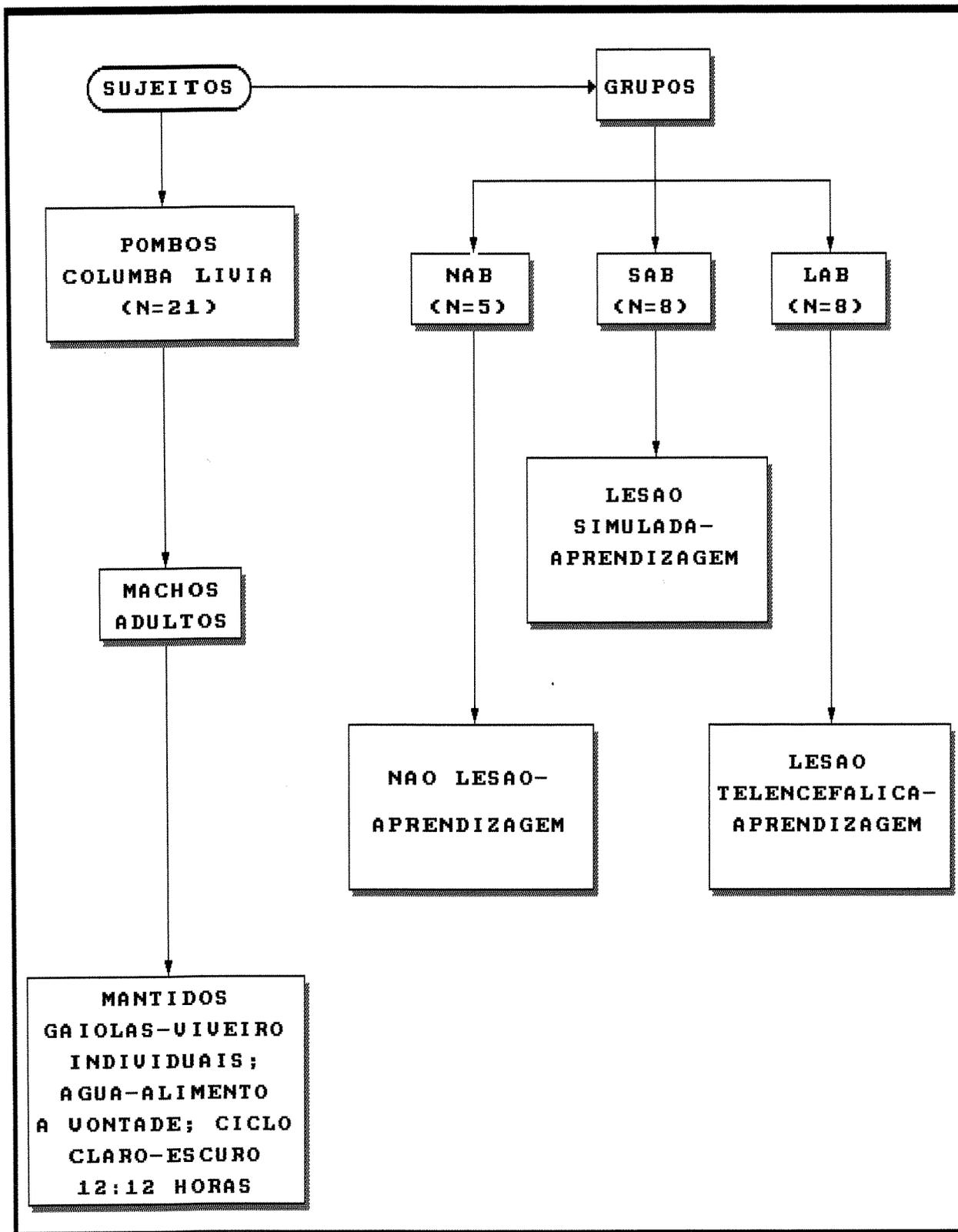


Figura 2. Fluxograma da distribuição dos sujeitos em grupos experimentais e respectivas condições de manutenção.

não à ablação do telencéfalo, e, dez dias após, à aprendizagem na mesma sequência que o grupo LAB.

Grupo Não Lesão - Aprendizagem, sequência de testes AB (NAB, n = 5): _ pombos normais, que não sofreram qualquer intervenção cirúrgica, testados em situação de habituação na mesma sequência que os grupos LAB e SAB.

SITUAÇÃO EXPERIMENTAL, EQUIPAMENTOS E MATERIAIS

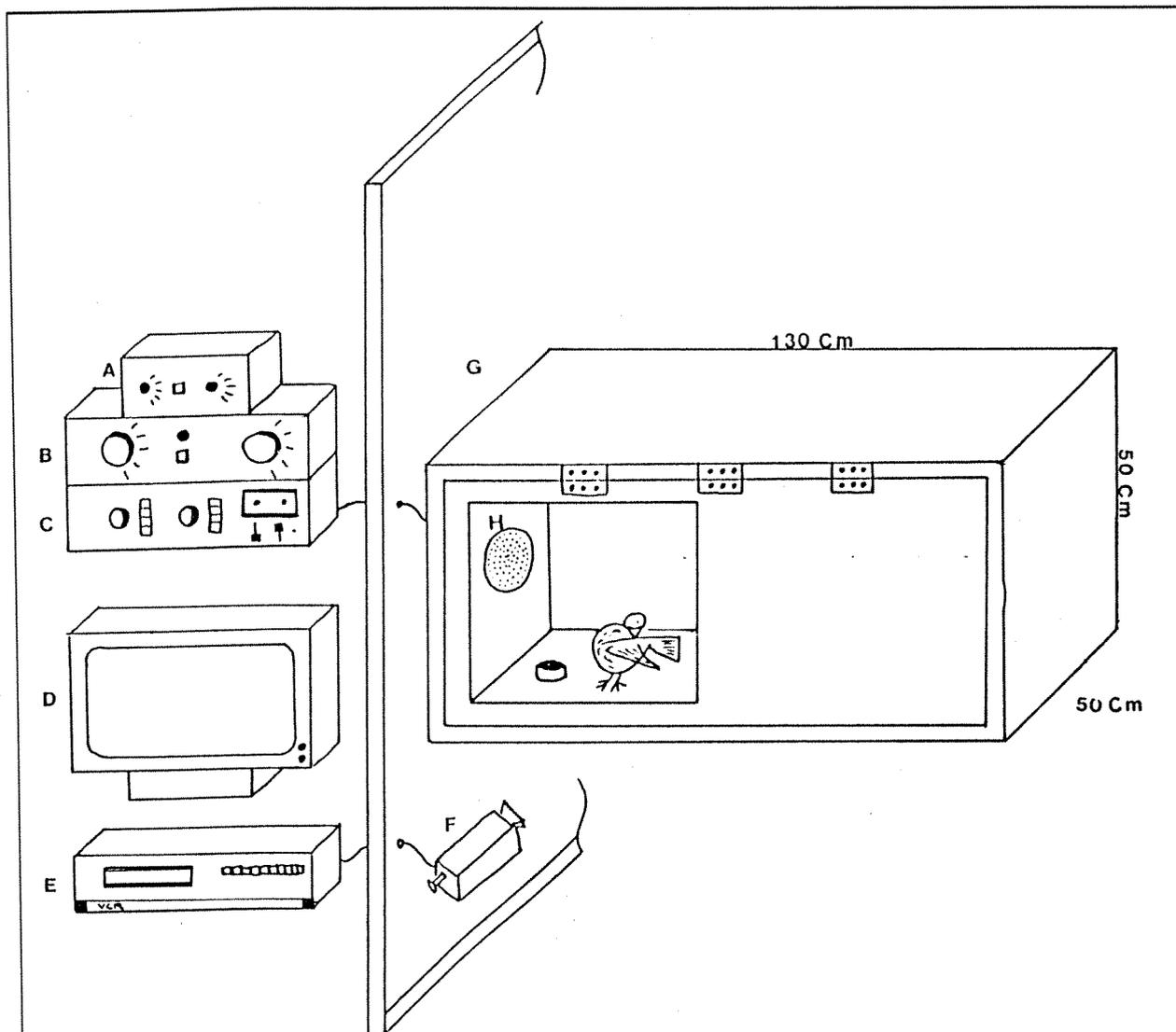
Foi utilizado como fonte estimuladora um áudio estimulador (marca Berger AS-109) acoplado a um programador automático de intervalos temporais.

Para as gravações das sessões utilizou-se um sistema de VHS de vídeo cassete (Sharp VC-9520) e uma câmara (Sharp QC-70).

A câmara de observação (Figura 3) consistia em uma caixa de cimento (50x50x130 cm.), revestida de compensado naval com uma porta frontal com espelho unidirecional. A iluminação da câmara era feita por uma lâmpada fluorescente (40 Wats) instalada no teto. A câmara estava localizada numa sala isolada acusticamente, em cuja parede frontal, em relação à câmara havia um espelho unidirecional (50x50 cm.).

Um circulador de ar no teto da sala adjacente à sala experimental, permaneceu constantemente ligado durante as sessões experimentais.

Para as cirurgias de lesão utilizou-se um aparelho estereotáxico (DAVID KOPFF mod. 1204) com adaptador REVZIN para



- A » Programador Automático de Intervalos Temporais
- B » Áudio Estimulador BERGER AS - 109
- C » Amplificador ASP - 2 AUDIOMETER
- D » Monitor PHILCO PB - 12A1
- E » Video Cassete SHARP VC 9520
- F » Câmera QC-70
- G » Câmara de Observação H » Alto-Falante

Figura 3. Representação da câmara de observação e equipamentos de vídeo e som.

pombos. Uma caneta de alta rotação (marca Atlante) com broca esférica diamantada foi usada para perfuração da calota craniana. Para a ablação do tecido nervoso foi utilizado uma pipeta conectada a uma bomba de sucção (marca Fanem). Um microscópio de campo cirúrgico (marca DFV, mod. M90) foi usado para melhor observação do nível da lesão. Foram utilizados ainda, para a cirurgia, material cirúrgico (pinças, bisturi, tesouras, agulhas e linha para sutura), água deionizada e álcool iodado. A sala de cirurgia foi esterilizada antes do procedimento cirúrgico por meio de uma lâmpada ultravioleta (Lutz Ferrando). A esterilização do material cirúrgico foi realizada através de uma autoclave (Luferco, mod. 3921). Foram também utilizados aquecedores elétricos da marca ARNO para manter a temperatura ambiente ao redor de 30 graus centígrados após as cirurgias.

Para o processamento histológico utilizou-se solução de salina a 9%, solução de formol a 4%, Etanol em diferentes concentrações (Absoluto, 95%, 70%, 50%), Xilol, Corantes (LUXOL FAST BLUE e CRESYL VIOLETA), água destilada, Carbonato de Lítio 0,05%, ácido acético e Paraplast-Plus-DMSO.

PROCEDIMENTO

A adaptação à situação experimental foi realizada durante os quatro dias que antecederam a primeira sessão de habituação. Para os pombos submetidos à cirurgia, essa fase era iniciada no sexto dia pós-operatório. O sujeito era colocado na câmara de observação por 60 minutos, no mesmo horário previsto para os testes de habituação.

O procedimento geral (ver Figura 4) teve duas sessões de habituação, com um intervalo entre sessões de 24 horas. As sessões experimentais foram realizadas num horário fixo (entre 17:00 e 18:00 horas). Os testes de habituação consistiram na apresentação de pulsos sonoros de 1 s, apresentadas a cada 30 s. A primeira sessão de habituação foi feita com a apresentação do estímulo A (1.000-Hz, 83-dB). Na segunda sessão, o estímulo B (500-Hz, 85-dB) foi introduzido após as dez tentativas iniciais do estímulo A. A cada apresentação do estímulo eram observados e registrados em uma folha especial os comportamentos apresentados imediatamente após cada pulso sonoro. Durante os testes permaneceu acesa apenas a luz da câmara experimental, permanecendo as demais luzes da sala experimental apagadas. Este fato permitiu uma observação direta e registro dos comportamentos apresentados pelo animal, de maneira que o observador não fosse visualizado pelo sujeito. A duração da sessão de habituação era dada pelo critério de habituação que estabelecia que, durante 10 estímulos consecutivos não ocorressem respostas Pré-Exploratórias ou Exploratórias, ou a apresentação máxima de 60 estímulos por sessão. Uma vez atingido o critério de duração da sessão de habituação, esta era terminada e, após 24 horas, uma nova sessão era realizada.

Para o registro dos comportamentos, usou-se o método de observação direta, seguindo-se as descrições de um catálogo de comportamentos previamente elaborado (FERRARI, 1982; TOLEDO, 1989). Os comportamentos eram registrados de acordo com as categorias comportamentais descritas a seguir:-

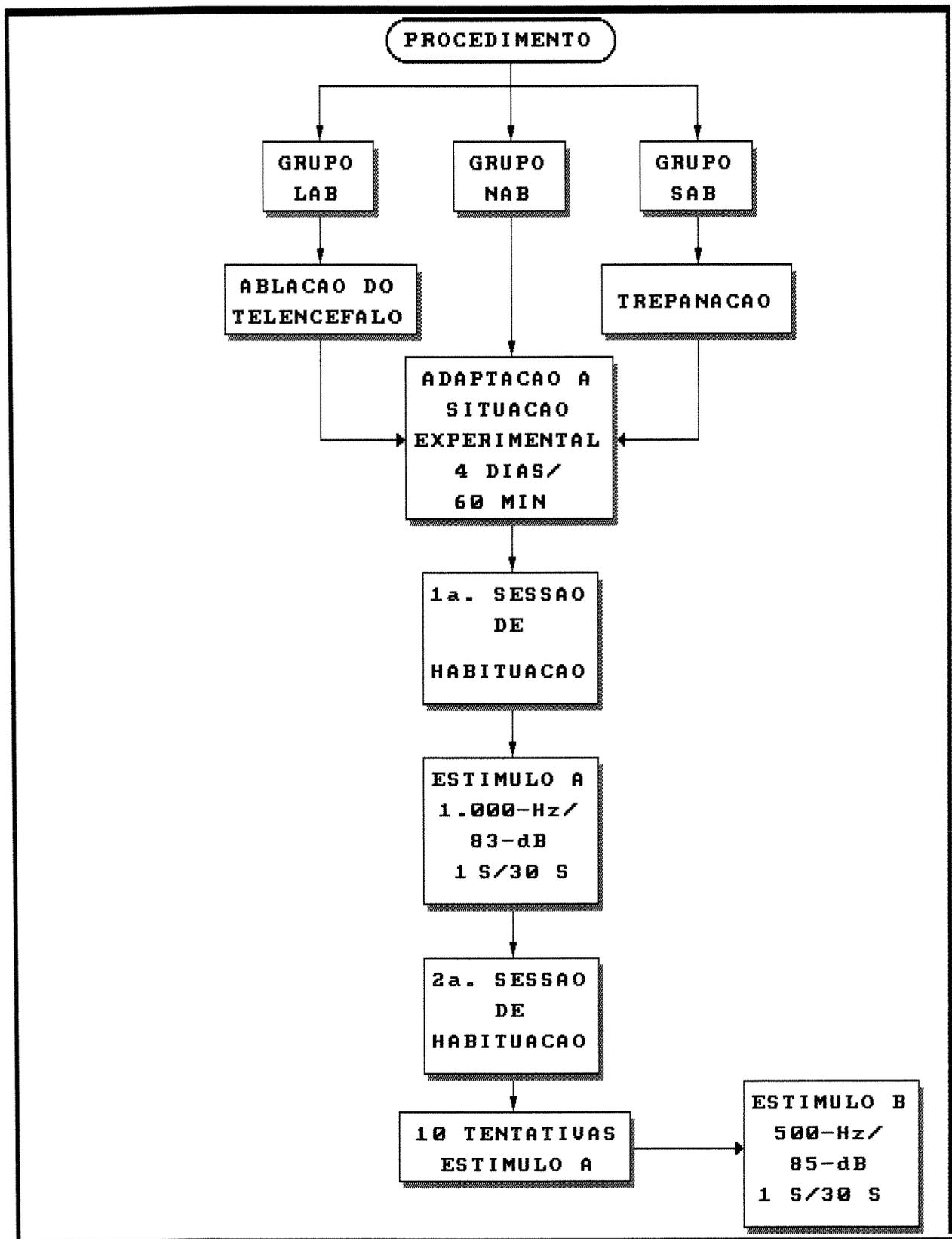


Figura 4. Diagrama do procedimento para os grupos LAB, SAB E NAB nas diferentes condições experimentais.

a) Movimentos de partes isoladas do corpo

Esta categoria inclui a movimentação isolada de partes do corpo, a qual não resulta em deslocamento do sujeito no espaço. Os itens componentes da categoria são movimentos das asas, do bico, do pescoço, da cabeça, da cauda, da perna e de penas.

b) Pré-exploratórios

Sobressaltos, estremecimento do corpo e murchar, que precedem as reações exploratórias.

Sobressalto: 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: contração generalizada e lenta da musculatura peitoral, de modo que, ao contrário do que ocorre no sobressalto, raramente existe a concomitante inclinação do corpo.

Estremecimento do corpo: movimento rápido do corpo ou do tórax em várias direções por um breve período.

c) Exploratórios

Os comportamentos desta categoria se relacionam com a inspeção e a investigação do ambiente físico. Inclui orientação a diferentes pontos do ambiente por meio da rotação da cabeça, fixação e/ou reações de alerta.

Rotação da cabeça: girar a cabeça para um lado, 45 graus ou mais.

Fixação: 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.

Alerta: extensão total do pescoço, com rotação e/ou inclinação lateral da cabeça de modo alternado e sucessivo.

d) Locomoção

Comportamentos que resultam em deslocamento do animal no espaço. São os seguintes: andar, correr, agachar-se, levantar-se, virar-se, circular, subir no comedouro, descer, pular e pisotear.

e) Parado

Como o próprio nome indica, refere-se a ausência de movimento do corpo.

f) Manutenção

Reações motoras relacionadas com a atividade reflexa e neurovegetativa do organismo como limpar, espreguiçar, coçar, bocejar, defecar, deglutir e comer.

Bocejar: flexão dorsal do pescoço, abertura do bico com oscilação da cabeça, fechamento dos olhos e por último fechamento do bico.

Sacudir: oscilação e balançar rápido e sucessivo da cabeça ou corpo.

Coçar: aproximação de um pé ao corpo, encostar em algum ponto da sua superfície, seguidos de extensão e flexão da perna, alternada e sucessivamente, sobre a região de contato.

Limpar: aproximação do bico ao corpo, encostar em algum ponto da superfície prendendo e soltando sucessivamente com o bico uma ou duas penas ou bicar, rápida e sucessivamente, uma região do corpo.

Espreguiçar: movimento circular ântero-posterior de uma

asa, imediatamente depois e em forma simultânea à extensão do pescoço, à extensão da perna oposta em direção ântero-posterior e à extensão da asa do mesmo lado do corpo.

Defecar: levanta a cauda e fica em pé. Como resultado tem-se a passagem de excrementos pela croaca.

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

Comer: o animal estende o pescoço, inclina ventralmente a cabeça e aproxima o bico do alimento. Encosta o bico aberto no alimento, prende-o e afasta a cabeça, ingerindo e deglutindo o alimento.

No presente estudo foram analisadas apenas as frequências das categorias pré-exploratória e exploratória.

Todas as sessões experimentais foram gravadas em vídeo com fitas magnéticas, sistema VHS, de modo a permitir a análise posterior da fidedignidade dos registros de comportamentos apresentados após a apresentação do estímulo sonoro.

As fitas magnéticas eram revistas sempre que havia desacordo. A análise de fidedignidade incluiu a comparação dos registros dos dois observadores, considerando-se níveis aceitáveis de acordo, quando a percentagem era superior a 70%. O cálculo do índice de acordo foi realizado considerando a somatória dos acordos dividida pela soma das omissões e desacordos; o valor obtido foi multiplicado por cem.

CIRURGIA DE LESÃO TELENCEFÁLICA

Aproximadamente 12:00 horas antes da cirurgia, os animais foram mantidos em jejum com a finalidade de tentar se evitar reações de vômito, decorrentes da anestesia. Os animais foram anestesiados profundamente com solução de hidrato de cloral a 10% (10 g/1.000 ml de água destilada) para cada 100 gramas de peso corporal. Em seguida, com uma tesoura foi feita a tricotomia da porção superior da cabeça e lateralmente para exposição do orifícios auriculares. Os pombos anestesiados foram fixados no aparelho estereotáxico, submetidos à assepsia do local com álcool iodado, e a uma incisão do escalpo de aproximadamente 2,5 cm. de comprimento, expondo o crânio. Mediante o uso de uma caneta de alta rotação com broca foram feitos dois orifícios na região dorso-antero-lateral da caixa craniana, que permitiram o acesso ao tecido nervoso. Em seguida, a dura mater foi rompida com auxílio de uma pinça ponta fina, antecedendo a ablação das estruturas telencefálicas por meio da sucção neural por uma pipeta de aproximadamente 3 mm de diâmetro. Essa pipeta, ligada à bomba de sucção, foi introduzida nos orifícios e movimentada em direção antero-lateral (Técnica de BRUNELLI, MAGNI, MORUZZI & MUSUMECI, 1972). Foram evitados movimentos da pipeta em direção postero-inferior evitando-se assim possíveis lesões do cerebelo e regiões diencefálicas. Considerou-se concluída a cirurgia, pela observação das porções antero-laterais do tecto óptico através da lupa, sendo a amplitude da lesão comprovada pela análise histológica posterior. A cavidade foi limpa com algodão umidecido em solução

fisiológica e, em seguida, preenchida com material hemostático (Fibrinol), na tentativa de evitar hemorragias que pudessem ocorrer futuramente. Finalmente, foi feita a sutura e a assepsia do local manipulado com álcool iodado. Após a cirurgia, os sujeitos receberam aproximadamente 5,0 ml de solução salina hipertônica, injetada intraperitonalmente e injeção intramuscular de antibiótico (Benzetacil). Os pombos foram mantidos em ambiente aquecido (aproximadamente 30 graus centígrados) e tratados com água e alimento no bico.

As aves com lesão simulada foram submetidas ao mesmo procedimento experimental que as aves com ablação telencefálica, exceto que a cirurgia se processou até o estágio de trepanação, permanecendo intacto o tecido neural.

Um período de recuperação pós cirurgia de 10 dias precedeu o início da primeira sessão de habituação.

ANÁLISE HISTOLÓGICA

Depois de aproximadamente 24 horas do término da segunda sessão de habituação, os pombos dos grupos LAB foram anestesiados com hidrato de cloral a 10% e perfundidos no ventrículo esquerdo durante 15 minutos com solução salina a 0,9 % seguida de formol a 10% por mais 15 minutos. Concluída a perfusão, os animais foram decapitados e seus cérebros removidos do crânio e mantidos entre 7 a 10 dias em solução de formol a 10% para fixação do tecido nervoso. A seguir, os cérebros foram lavados em água corrente, desidratados progressivamente em etanol e diafanizados em xilol, sendo finalmente incluídos em parafina Paraplast. Pos-

teriormente foram feitos cortes frontais seriados de 7 μ m e preparados em lâminas de acordo com a técnica de Klüver-Barrera. O cérebro foi reconstruído de acordo com o atlas de Karten e Hodson (1967), permitindo-nos uma análise microscópica da lesão. A análise macroscópica foi realizada imediatamente após a perfusão.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Foi utilizada a análise de variância de Kruskal-Wallis, não paramétrica, para comparar grupos diferentes. A prova de Kruskal-Wallis é a mais eficiente das provas não paramétricas para amostras independentes. Tem poder-eficiência de $3/\pi = 95,5\%$ quando comparado à prova F (SIEGEL, 1975; CHIANG & SELVIN, 1985). Análises de comparação múltipla foram realizadas com o teste de Bonferroni para localizar as diferenças entre e intra grupos (CHIANG & SELVIN, 1985).

O teste de Bonferroni é utilizado para m pareamentos e comparações predeterminadas. Este teste pode ser aplicado para comparar diferenças $|R_i - R_j|$ onde R_i e R_j são os valores médios de postos para o primeiro e o último grupo em esquemas de um (procedimento de Kruskal-Wallis) ou dois (procedimento de Friedman) critérios de classificação. Se trata de um poderoso teste, uma vez que, o teste estatístico Z é comparado ao valor crítico de $1-\alpha/2m$ de um padrão de distribuição normal. Assim, a taxa de erro é menor que α para todas as m comparações.

A provas de Wilcoxon e de Friedman também foram utilizadas para casos de amostras relacionadas (SIEGEL, 1975).

RESULTADOS

A análise da habituação da resposta exploratória aos estímulos sonoros foi feita em função da condição de lesão. Os dados obtidos foram analisados a partir de: (a) número de comportamentos de exploração (pré-exploratórios + exploratórios) em função do número de apresentações do estímulo sonoro até o critério de habituação, a partir do qual, foram elaboradas as curvas médias e individuais; (b) velocidade de habituação, analisada pelo número de ocorrências de estímulo até o critério de habituação, servindo assim, como avaliação quantitativa do processo de habituação; (c) nível inicial de resposta, descrito como a média de respostas de exploração registradas no primeiro bloco de cinco tentativas em cada sessão; (d) número médio de resposta por estímulo em cada sessão, calculado como a média da razão entre a somatória das respostas exploratórias + exploratórias e o total de estímulos apresentados por sessão; (e) coeficiente de percepção diferencial de estímulos, calculado pela diferença entre as respostas ocorridas durante o primeiro bloco de tentativas do novo estímulo introduzido na segunda sessão, e as respostas emitidas no último bloco do estímulo reapresentado nas dez primeiras tentativas antecedentes.

A Figura 5 apresenta as curvas de ocorrência média de exploração, por blocos de cinco estímulos, para os grupos NAB, SAB e LAB. Na primeira sessão de habituação, tanto os animais controles (NAB e SAB) como os experimentais (LAB) mostram uma redução gradual de comportamentos em função da repetição dos es-

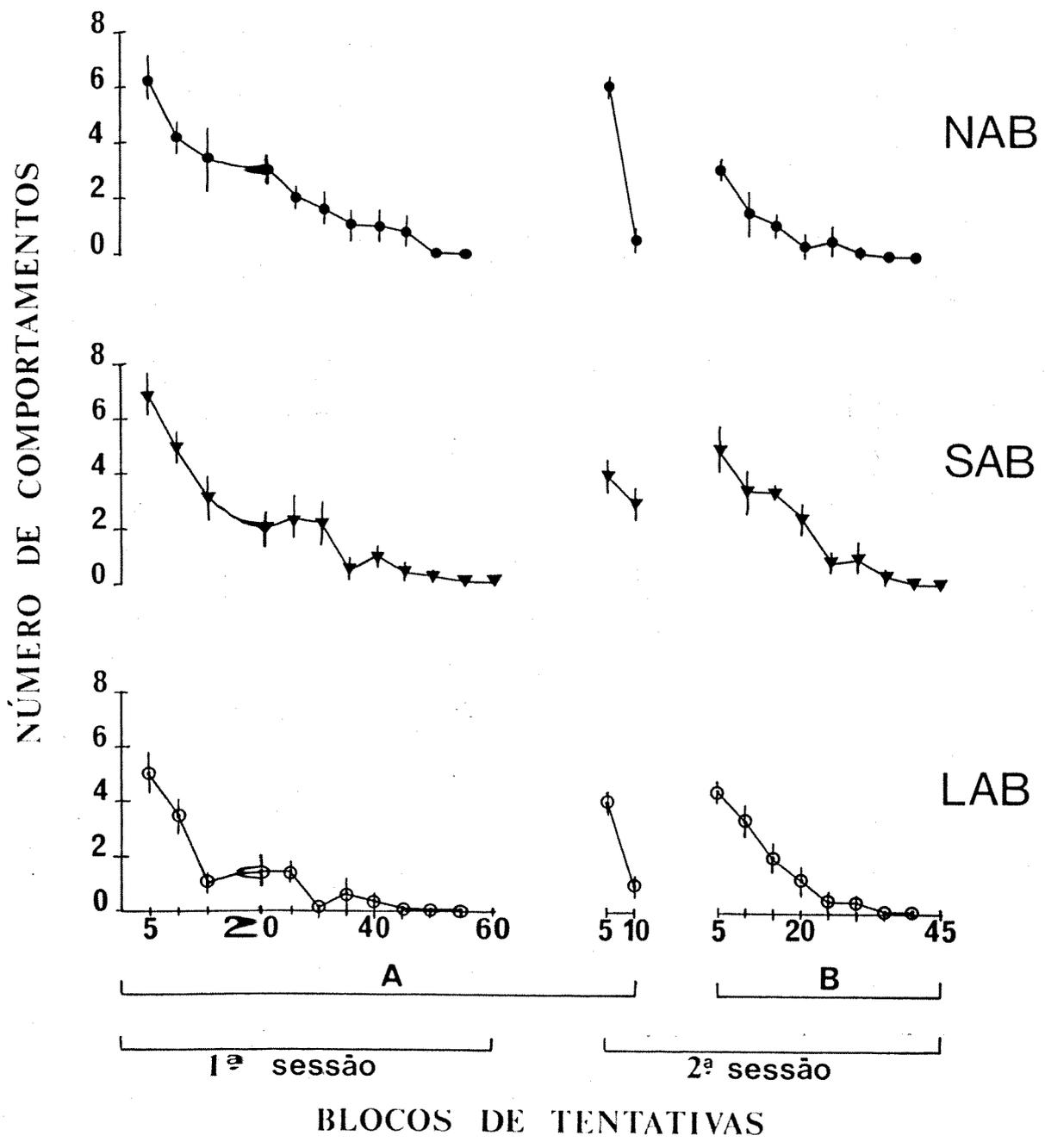


Figura 5. Média de Comportamento de Exploração (pré-exploratórios + exploratórios), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões, dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem, Lesão Simulada-Aprendizagem e Lesão Telencefálica-Aprendizagem). As barras verticais indicam o erro padrão da média.

tímulos, que é característica de curvas de habituação. No entanto, o grupo LAB quando comparado aos controles demonstra diferenças, com número médio de estímulos necessários para a habituação (32 tentativas) significativamente menor que o dos controles ($p < 0,05$; teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni). Os grupos controles habitam com velocidades muito próximas, ou seja, atingem nível zero de respostas com número de tentativas estatisticamente equivalentes cuja média é de 45,6 para o grupo NAB e de 42,3 para o grupo SAB ($p > 0,05$, teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni). Comparando o nível inicial de atividade de exploração entre os grupos controles e experimental, observa-se que os valores estão em torno de 1,0 a 1,4 respostas, o que não difere estatisticamente ($p > 0,05$; teste de Kruskal-Wallis).

Na segunda sessão, os grupos controles também não diferem entre si quanto ao número de estímulos apresentados até o critério de habituação, com média de tentativas de 24,8 e 32,6, respectivamente para NAB e SAB. Comparações entre os grupos controles e lesado indicam que os pombos lesados habitam com média de tentativas até a habituação ao estímulo B com valor de 27,2 estatisticamente equivalente aos grupos NAB e SAB ($p > 0,05$; teste de Kruskal-Wallis). Valores de nível inicial de atividade para os grupos controles apresentam valores de 0,6 para o grupo NAB e de 1,0 para o SAB, enquanto que os pombos lesados tem valor igual a 0,9 respostas ($p > 0,05$, teste de Kruskal-Wallis).

Comparações intra-grupo, para a primeira e segunda sessão de habituação, indicam que os grupos controles atingem mais rapidamente o critério de habituação na segunda sessão ($p < 0,05$;

"Signed rank T" de Wilcoxon). O NIA também mostra uma redução significativa entre sessões ($p < 0,05$; Teste de Friedman e Bonferroni); (ver Tabela 1).

Embora os sujeitos experimentais apresentem número de tentativas e de respostas iniciais de atividade de exploração (NIA) menores na segunda sessão de habituação, não existem diferenças significativas entre as sessões ($p > 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon e Teste de Friedman).

Tabela 1. Número médio de respostas de exploração (Pré-Exploratórias + Exploratórias) durante os cinco primeiros estímulos (Nível Inicial de Atividade) para os grupos NAB, SAB e LAB na primeira e na segunda sessão experimental, respectivamente com o estímulo A (1.000-Hz; 83-dB) e B (500-Hz; 85-dB).

GRUPOS	NÍVEL INICIAL DE ATIVIDADE		
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO	
	ESTÍMULO: A	ESTÍMULOS: A	B
NAB (n=5)	1,3 ($\pm 0,2$)	1,2 ($\pm 0,1$)	0,6 * ($\pm 0,07$)
SAB (n=8)	1,4 ($\pm 0,2$)	0,8 ($\pm 0,1$)	1,0 * ($\pm 0,16$)
LAB (n=8)	1,0 ($\pm 0,2$)	0,8 ($\pm 0,1$)	0,9 ($\pm 0,1$)

* $p < 0,05$; comparado ao estímulo A da 1ª sessão de habituação (Teste de Bonferroni).

A Figura 6 permite uma comparação do nível inicial de atividade de exploração para os grupos controles e lesados. A distribuição dos valores de nível inicial de atividade para os diferentes grupos não mostra diferenças estatísticas entre os grupos na primeira sessão ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis). Na

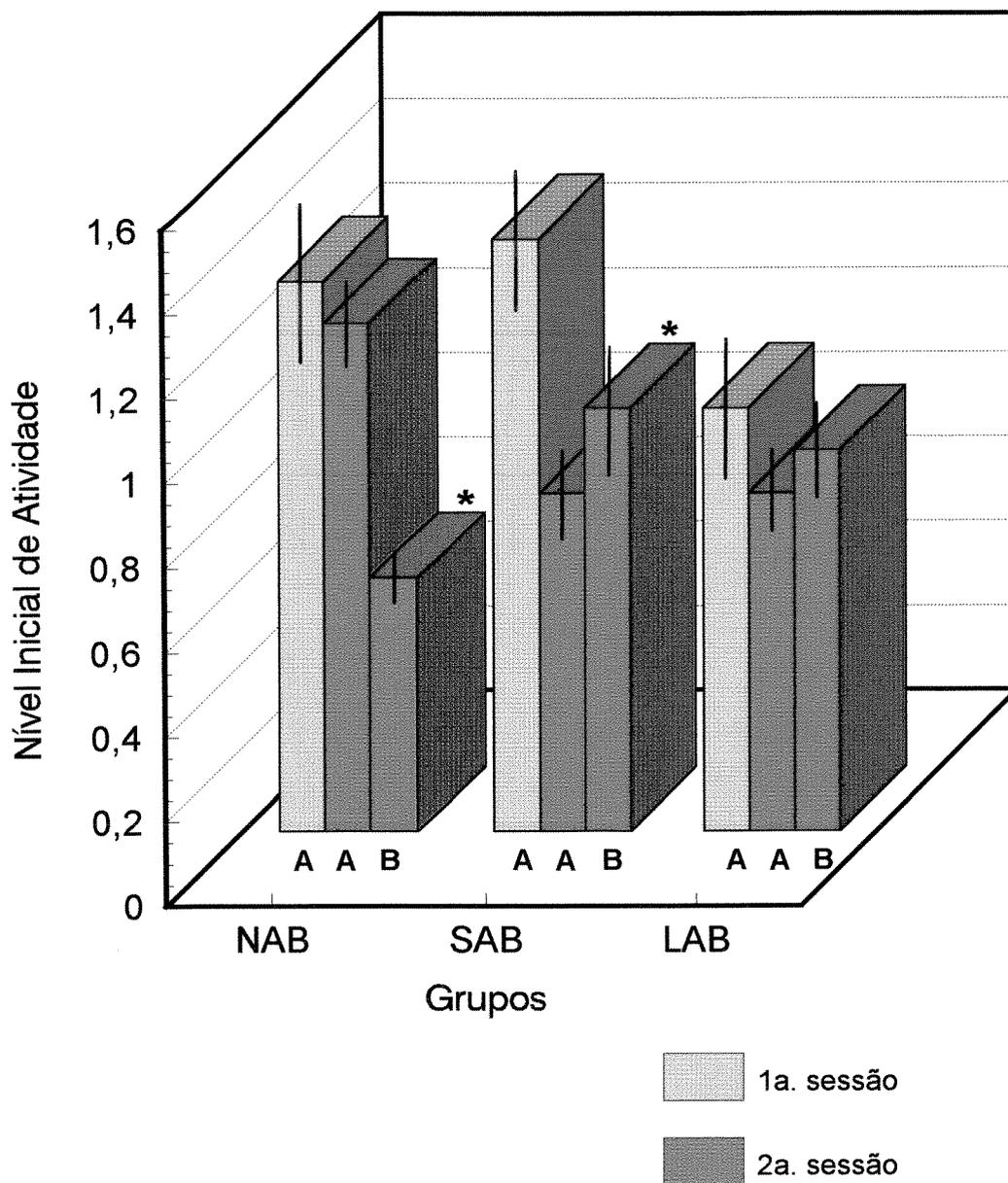


Figura 6. Número médio do nível inicial de resposta, mais erro padrão médio, nas primeiras e segundas sessões dos grupos NAB (n=5), SAB (n=8) e LAB (n=8). A : 1.000-Hz, 83-dB; B : 500-Hz, 85-dB.

* $p < 0,05$ comparado com o estímulo A da 1a. sessão (Teste de Bonferroni).

segunda sessão não existe diferença significativa referente ao mesmo estímulo apresentado, assim como para o novo estímulo ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis).

Os dados referentes ao número médio de tentativas necessários até a habituação estão sumarizados na Tabela 2, onde são indicados o número médio de estímulos apresentados nas duas sessões de habituação para os Grupos NAB, SAB e LAB. A diferença percentual encontrada entre a primeira e segunda sessão de testes indica uma redução média de 34,5% no número de tentativas na segunda sessão para os controles e apenas uma redução de 15% para os pombos destelencefalados.

Tabela 2. Média de tentativas e respectivos erros padrão da média (\pm E.P.M.) em cada sessão, para os grupos com sequência de estímulos AB (NAB = Não Lesão - Aprendizagem; SAB = Lesão Simulada - Aprendizagem e LAB = Lesão Telencefálica - Aprendizagem).

GRUPOS	MÉDIA DE TENTATIVAS		DIF. PERCENTUAL
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO	
NAB (n=5)	45,6 ($\pm 3,4$)	24,8 * ($\pm 3,7$)	46%
SAB (n=8)	42,3 ($\pm 3,4$)	32,6 * ($\pm 2,3$)	23%
LAB (n=8)	32,0 ** ($\pm 4,2$)	27,2 ($\pm 2,6$)	15%

* $p < 0,05$ comparada a 1ª sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ comparado aos grupos controles (Teste de Bonferroni).

De maneira geral, como indicado na Figura 7, quando se analisa o número médio de tentativas necessários para a habitua-

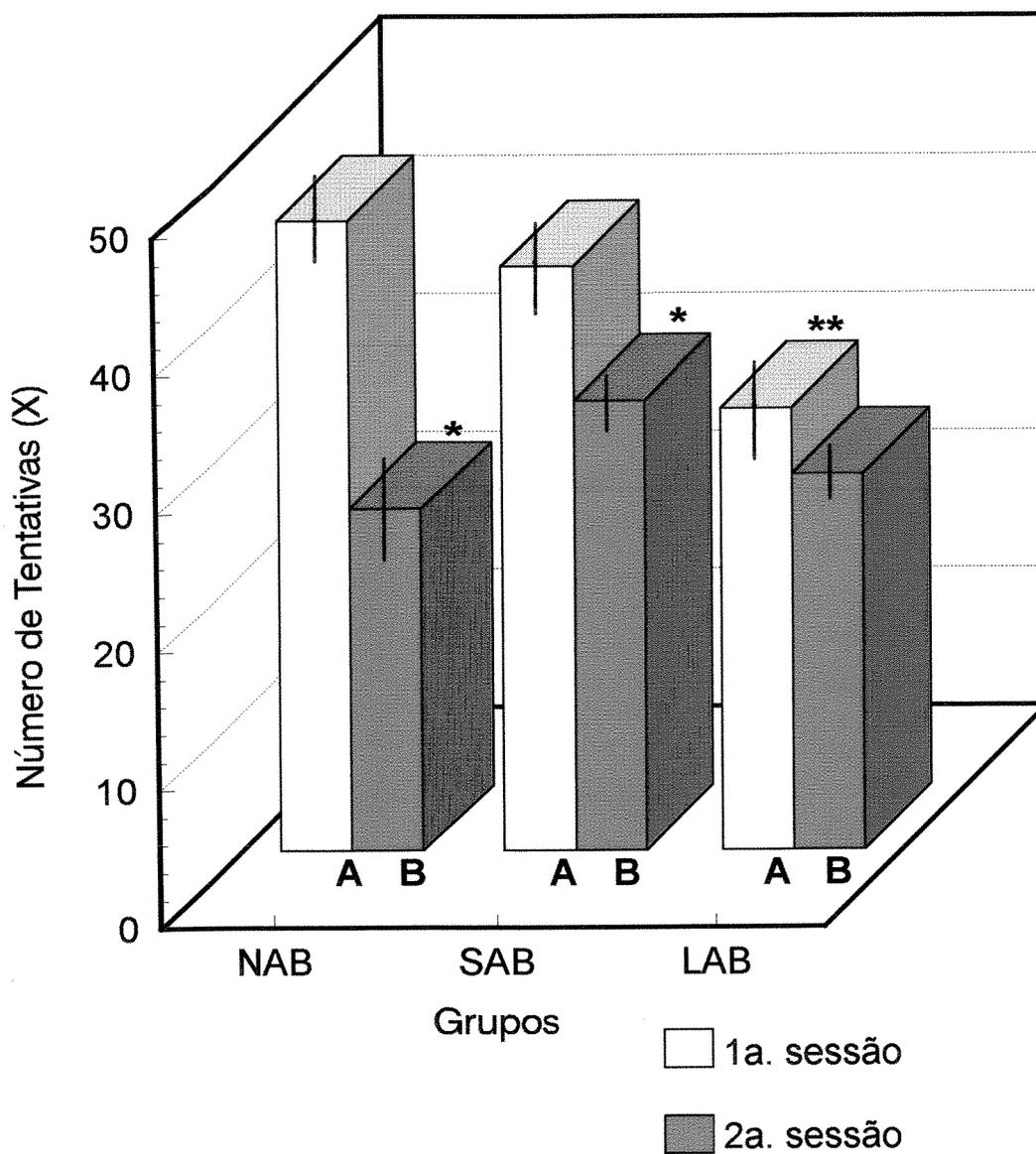


Figura 7. Número médio de tentativas para atingir o critério de habituação aos estímulos A (1.000-Hz, 83-dB) e B (500-Hz, 85-dB), para os grupos NAB (n=5), SAB (n=8) e LAB (n=8). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da média.

* $p < 0,05$ comparada com a primeira sessão ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ comparado aos grupos controles (Teste de Bonferroni).

ção em cada grupo, observa-se que, o grupo submetido à ablação do telencéfalo atinge o critério de habituação na primeira sessão de testes com um menor número de tentativas que os controles ($p < 0,05$, Teste Kruskal Wallis e Bonferroni). Entretanto, observa-se que na segunda sessão experimental, os grupos Controles e Lesado habituam aproximadamente com a mesma velocidade ($p > 0,05$, teste de Kruskal-Wallis). Comparações intra grupos indicam que na segunda sessão de habituação, os grupos Controles habituam com um número menor de tentativas ($p < 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon) em relação à primeira. O mesmo não é observado para os animais com lesão telencefálica, que apresentam número de tentativas estatisticamente equivalentes nas duas sessões ($p > 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon).

A análise referente à média de comportamento exploratório para cada grupo e sessão estão indicados na Tabela 3 e Figura 8. Observa-se que, o grupo experimental apresenta média de comportamento de exploração menor que os controles na primeira sessão ($p < 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni). Entretanto, não existem diferenças significativas entre os grupos na segunda sessão ($p > 0,05$, teste de Kruskal-Wallis). A análise entre sessões mostra que, na segunda sessão, os grupos controles apresentam menor frequência de exploração em relação à primeira ($p < 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon). Por outro lado, não existem diferenças estatísticas entre a primeira e segunda sessão para o grupo lesado ($p > 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon).

A mesma diminuição dos valores de registros comportamentais, entre as primeira e segunda sessões para os grupos con-

troles, é observada com relação à média de resposta por estímulo (NMR), como mostrado na Tabela 4 e Figura 9.

Tabela 3. Média de Comportamentos de Exploração para os grupos com sequência de testes AB (Não Lesão - Aprendizagem = NAB; Lesão Simulada - Aprendizagem = SAB e Lesão Telencefálica - Aprendizagem = LAB) na primeira e segunda sessão experimental. Os valores entre parênteses indicam o erro padrão da média.

GRUPOS	RESPOSTAS DE EXPLORAÇÃO (X)	
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO
NAB (n=5)	23,4 (±3,2)	7,2 * (±2,0)
SAB (n=8)	24,1 (±4,3)	16,6 * (±2,7)
LAB (n=8)	13,5 ** (±1,9)	11,8 (±1,8)

* $p < 0,05$ comparada a 1ª sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ comparado aos grupos controles (Teste de Bonferroni).

Na primeira sessão de habituação a média de respostas de exploração para todos os grupos mostra variações numa faixa de valores próximos, entre 0,4 a 0,6. Essa pequena variação entre grupos na média de comportamentos de exploração foi confirmada estatisticamente ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis). Durante a segunda sessão experimental observa-se também que as médias de respostas estão muito próximas, com valores compreendidos entre 0,3 a 0,5 ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis). A análise estatística entre sessões revelou diferença significativa apenas para o grupo NAB ($p < 0,05$; "Signed rank T" de Wilcoxon).

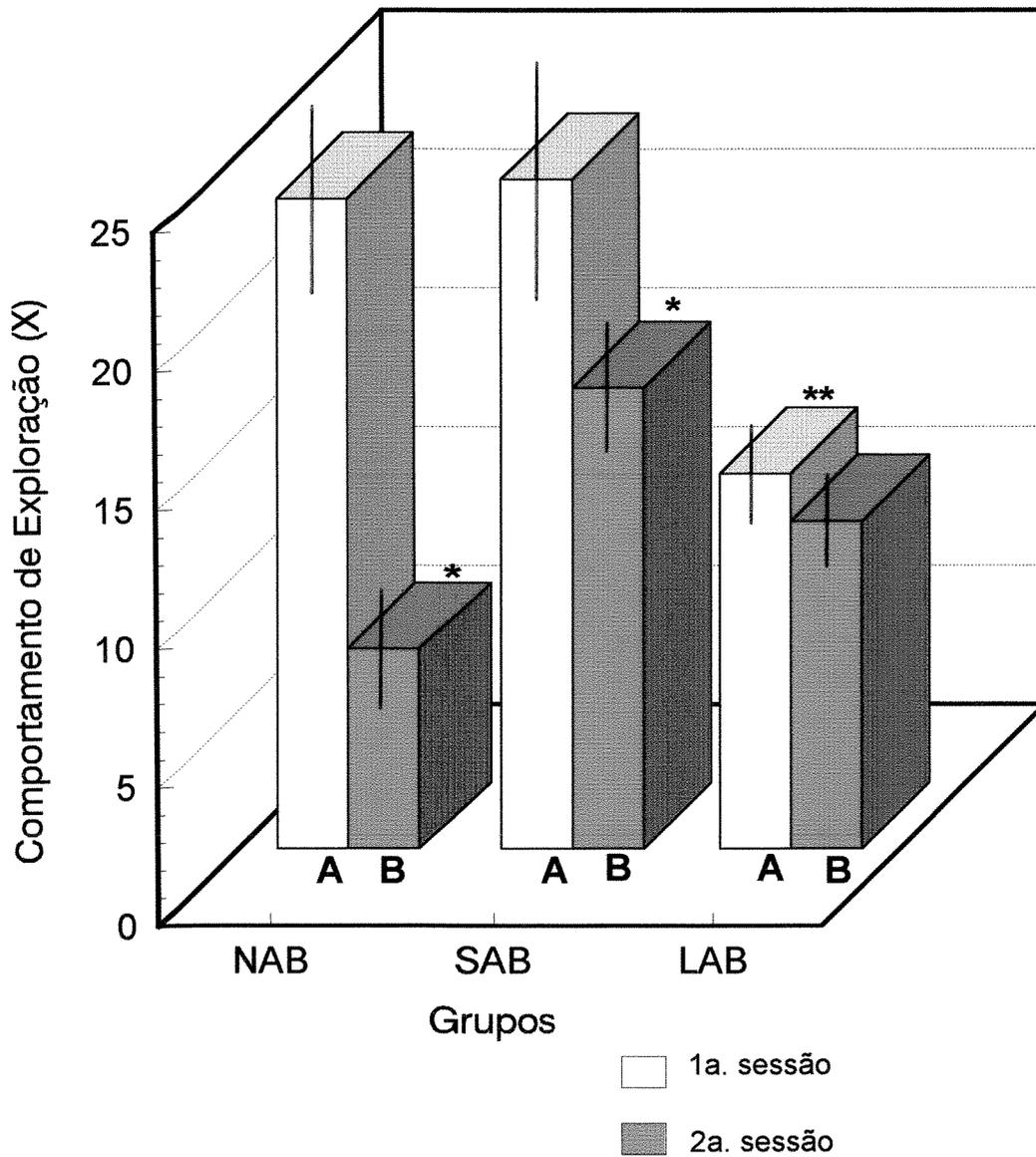


Figura 8. Número médio de comportamento de exploração aos estímulos A (1000-Hz, 83-dB) e B (500-Hz, 85-dB), para os grupos NAB (n=5), SAB (n=8) e LAB (n=8). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da média.

* $p < 0,05$ Comparada a 1a. sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ Comparado aos Grupos Controles (Teste de Bonferroni)..

Tabela 4. Número Médio de Respostas de Exploração por estímulos (NMR) e respectivos erros padrão, em cada sessão experimental para os grupos NAB (Não Lesão - Aprendizagem); SAB (Lesão Simulada - Aprendizagem) e LAB (Lesão Telencefálica - Aprendizagem).

GRUPOS	EXPLORAÇÃO / ESTÍMULO	
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO
NAB (n=5)	0,5 (±0,05)	0,3 * (±0,05)
SAB (n=8)	0,6 (±0,07)	0,5 (±0,05)
LAB (n=8)	0,4 (±0,04)	0,4 (±0,05)

* $p < 0,05$ comparada a 1ª sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon)

A Tabela 5 e Figura 10 indicam os valores médios de coeficiente de percepção diferencial aos estímulos (DIF). O coeficiente de percepção diferencial aos estímulos representa a diferença entre o total dos comportamentos emitidos durante as cinco primeiras tentativas do novo estímulo introduzido durante a segunda sessão experimental e o total dos comportamentos emitidos nas últimas cinco tentativas do estímulo reapresentado nas dez primeiras tentativas antecedentes. Os dados demonstram que, o número de respostas de exploração no primeiro bloco de tentativas com a introdução do estímulo novo é maior que aquele obtido durante o último bloco de tentativas com o estímulo reapresentado, o que fornece valores de DIF positivos. Isso é indicativo da capacidade de discriminação aos estímulos, independente da condição de lesão. Não é encontrada diferença significativa entre os grupos ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis).

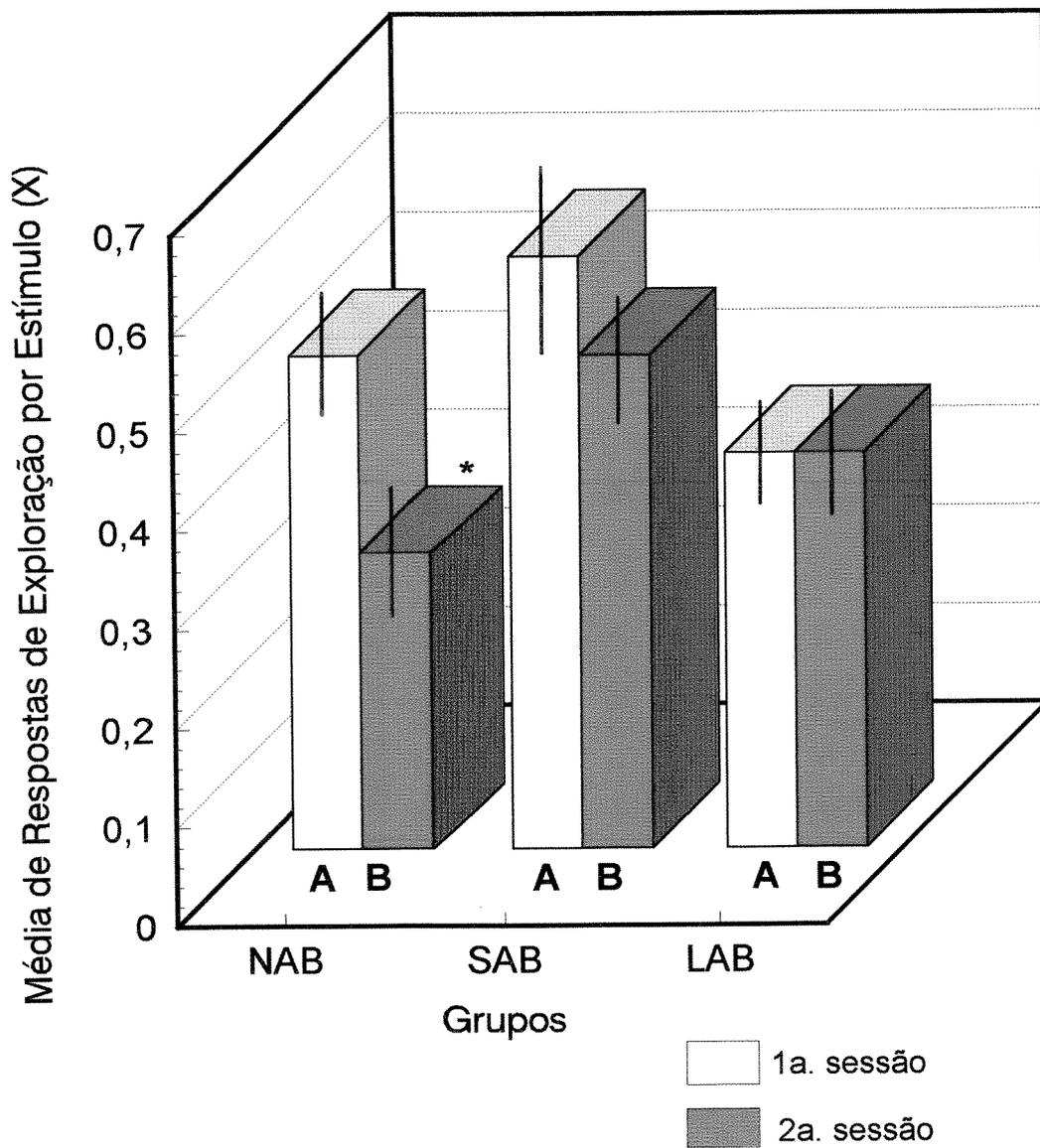


Figura 9. Número médio de comportamento de exploração por estímulo apresentado, para os grupos NAB, (n=5), SAB (n=8) e LAB (n=8). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da média. A: 1.000-Hz, 83-dB; B: 500-Hz, 85-dB.
 * $p < 0,05$ comparada a 1a. sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon).

Tabela 5. Valores Médios de Respostas de Exploração (pré-exploratórias + exploratórias) obtidas nas cinco últimas tentativas com o estímulo reapresentado e nas primeiras cinco tentativas com o estímulo introduzido na segunda sessão de habituação. Coeficiente de Percepção Diferencial (DIF) refere-se a diferença entre os estímulos B e A para os grupos da sequência de testes AB. Valores entre parênteses indicam erro padrão da média. Estímulo A = 1.000-Hz; 83-dB e B = 500-Hz; 85-dB.

GRUPOS	RESPOSTAS		DIF
	ESTÍMULO A	ESTÍMULO B	
NAB (n=5)	0,6 (±0,4)	3,2 (±0,4)	2,6 (±0,6)
SAB (n=8)	3,0 (±0,7)	5,0 (±0,8)	2,0 (±0,8)
LAB (n=8)	1,1 (±0,4)	4,5 (±0,5)	3,4 * (±0,6)

* $P > 0,05$ comparado aos grupos controles (Kruskal-Wallis).

As Figuras 11, 12 e 13 mostram curvas individuais de habituação, respectivamente para os sujeitos dos grupos NAB, SAB e LAB. Os dados individuais descrevem as mesmas características descritas anteriormente com relação às curvas médias de habituação, demonstrando: (a) uma redução no número de comportamentos de exploração com apresentações sucessivas do estímulo sonoro para todos os sujeitos, independente da condição de lesão; (b) aceleração da habituação na primeira sessão de testes para os pombos destelencefalados, com número de estímulos variando entre 15 e 36, com exceção do sujeito 152 que apresentou 54 tentativas; (c) variação entre 18 e 43 estímulos na segunda sessão para os sujeitos controles e experimentais ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis); (d) diferenças entre sessões para os pombos controles ($p < 0,05$;

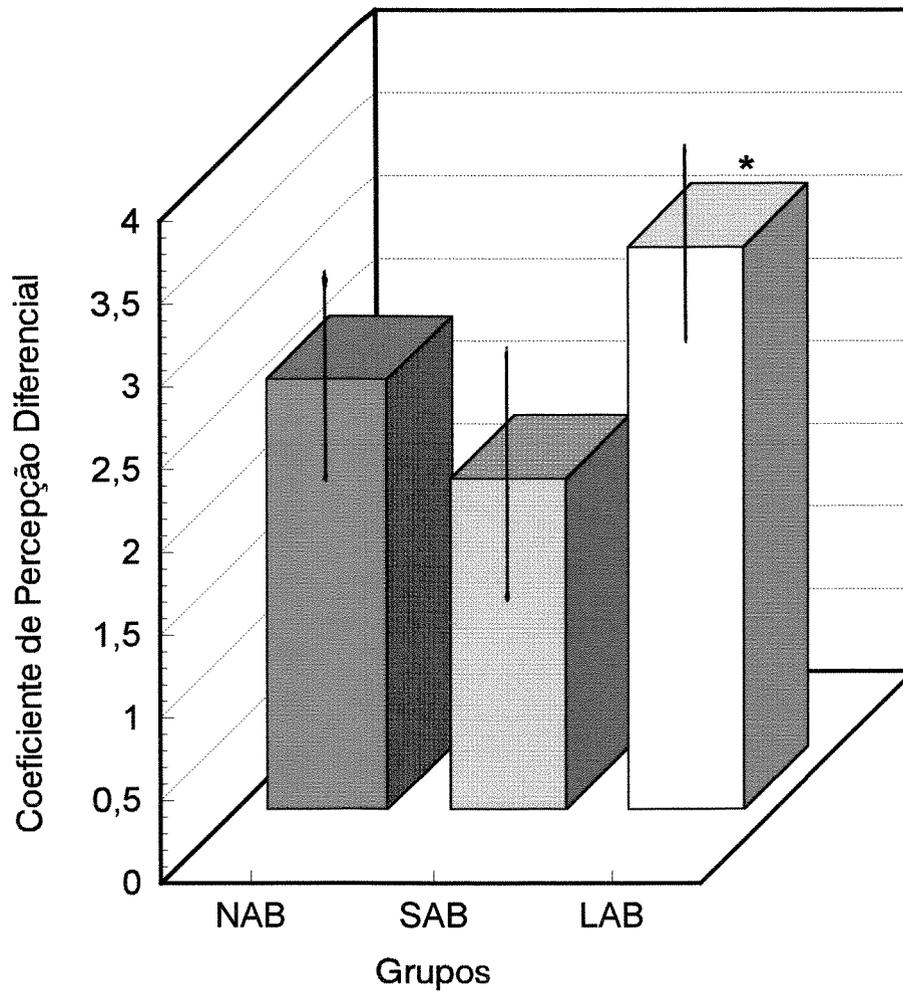


Figura 10 .Valores Médios de Coeficiente de Percepção Diferencial de estímulo, para os grupos NAB (n=5), SAB (n=8) e LAB (n=8). As barras verticais indicam valores de erro padrão da média.

* $p > 0,05$ comparado aos Grupos Controles (Teste de Bonferroni).

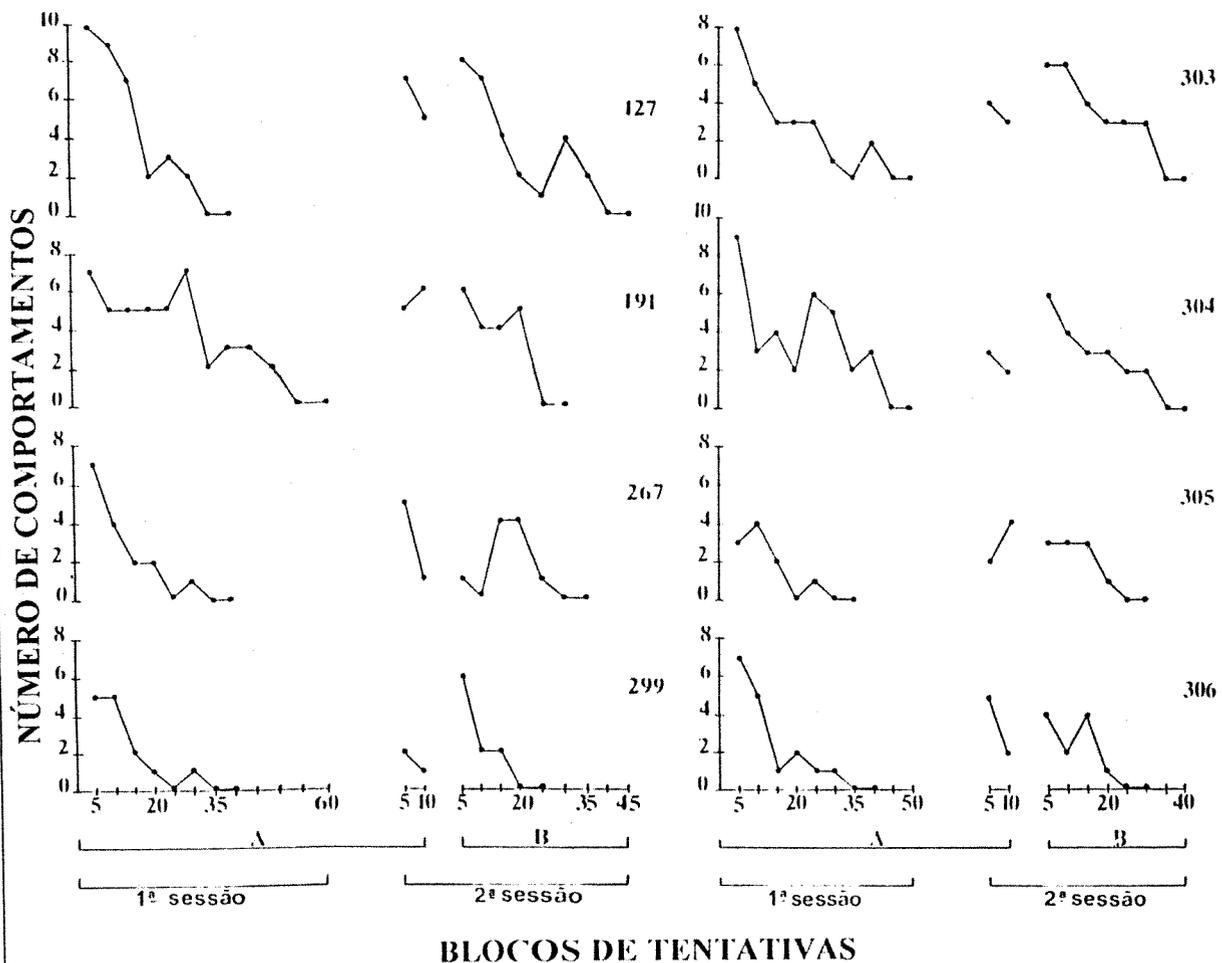


Figura 12. Curvas individuais do comportamento de exploração (pré-exploratório+exploratório), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões experimentais do grupo Lesão Simulada-Aprendizagem, sequência estímulos AB. O número à direita identifica cada indivíduo.

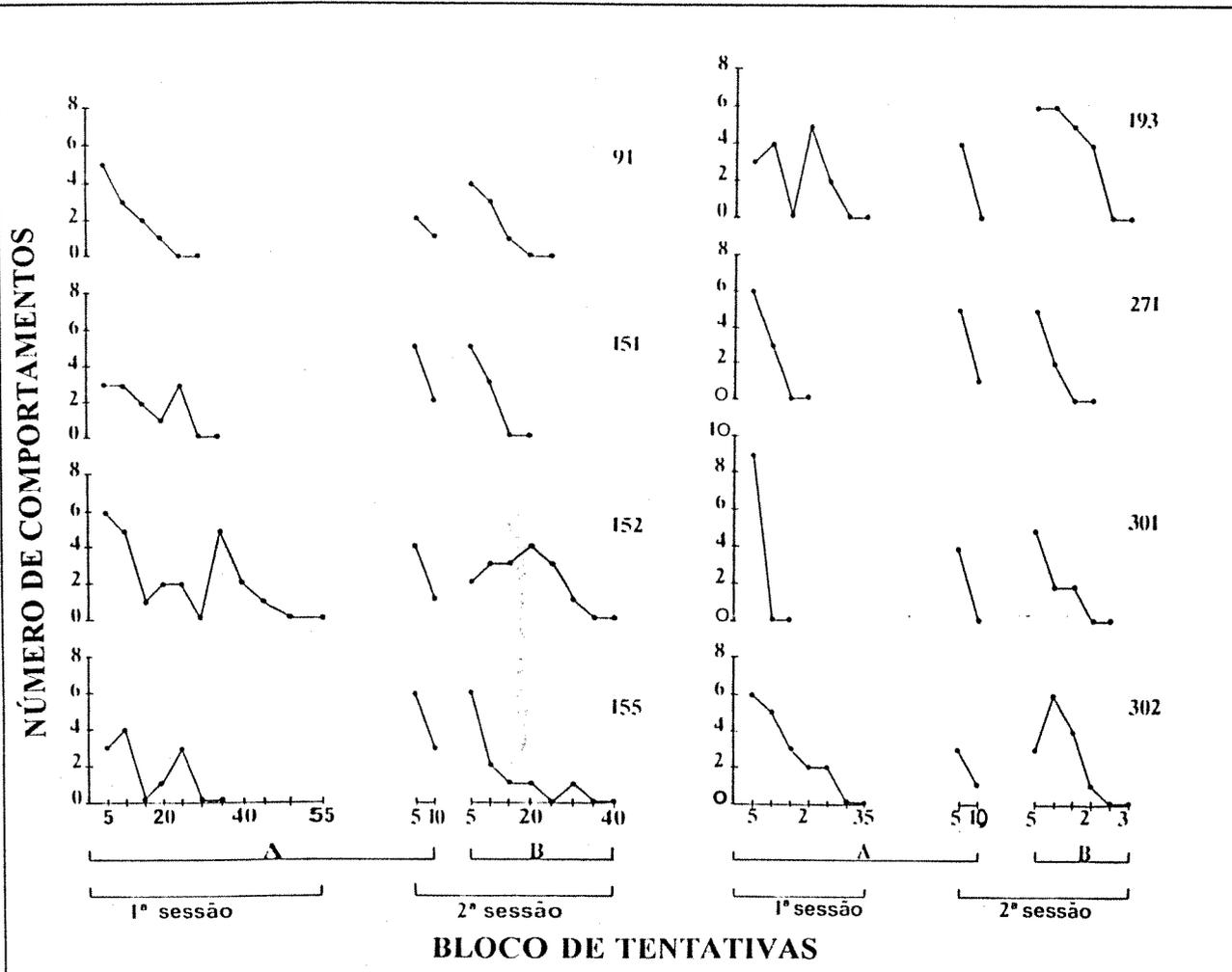
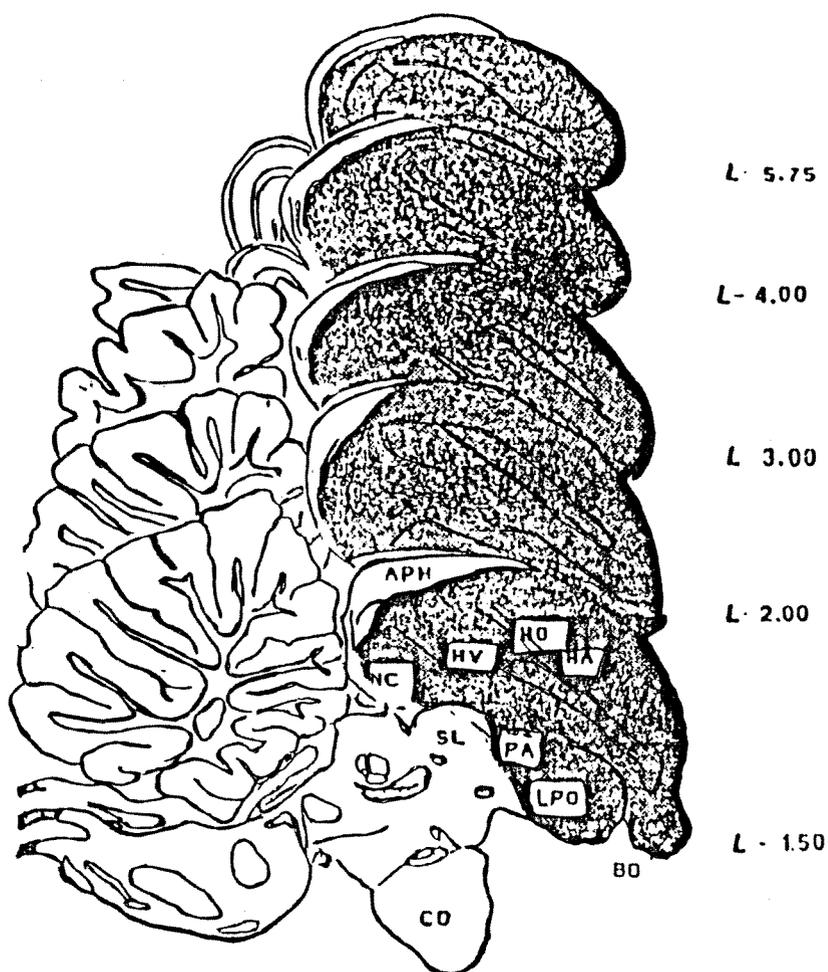


Figura 13. Curvas individuais do comportamento de exploração (pré-exploratório + exploratório), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões experimentais do grupo Lesão Telencefálica-Aprendizagem, sequência de estímulos AB. O número à direita identifica cada indivíduo.

"Signed rank T" de Wilcoxon) e (e) diferença não significativa entre sessões para os pombos operados ($p > 0,05$; "Signed rank T" de Wilcoxon).

A Figura 14 representa esquematicamente cortes frontais do cérebro normal de pombos construídos a partir do atlas estereotático de Karten e Hodos (1967). As áreas escurecidas representam as extensões da lesão telencefálica. As extensões das lesões foram consideradas representativas para todos os sujeitos, sendo que os pombos que não apresentaram o mesmo padrão de lesão foram excluídos. Foram verificadas extensas lesões do tecido telencefálico com ablação completa das regiões do Bulbo Olfatório, Lobo Paraolfatório e Hiperestriatais. Contudo alguns dos sujeitos apresentaram tecidos remanescentes da área Parahipocampal.



- | | |
|---------------------------|----------------------------|
| APH - Área Parahipocámpal | HV - Hipocampo Ventral |
| BO - Bulbo Olfatório | LPO - Lobo Pareolfatório |
| CO - Comissura Anterior | NC - Neocampo Caudal |
| HA - Hipocampo Acessório | PA - Paleocampo Aumentado |
| HO - Hipocampo Dorsal | SL - Núcleo Septal Lateral |

Figura 14. 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.

DISCUSSÃO

As curvas de comportamento exploratório para os pombos dos grupos NAB, SAB e LAB mostram diferenças na velocidade de habituação como função da condição de lesão. Os dados de número médio de tentativas necessárias até a habituação e de número médio de comportamentos de exploração indicam que os sujeitos destelencefalados habituam com um menor número de tentativas que os sujeitos-controle, o que implica numa aceleração da velocidade de habituação. Isto pode ser interpretado como uma facilitação do processo de habituação após a lesão massiva do telencefalo. Assim, a ablação telencefálica resultaria na remoção de inibição do processo de habituação (TOLEDO, 1989; TOLEDO & FERRARI, 1991). MARINO-NETO & SABBATINI (1983) também obtiveram resultado de aceleração da habituação da resposta de sobressalto e de orientação após lesões telencefálicas em peixes.

A diferença significativa quanto a média de comportamento de exploração ($p < 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis e Bonferro-ni) encontrada entre os grupos controles e experimental na primeira sessão, endossam os resultados referentes ao número de tentativas. Ou seja, uma vez que os animais com lesão telencefálica habituam com um menor número de tentativas que os controles é coerente pensar que a média de comportamentos de exploração para os animais experimentais também o seja.

Deve ser ressaltado, contudo, que a diferença encontrada entre os grupos controles e experimental demonstram que a destelencefalação em pombos, não impede que a habituação se esta-

beleça. Ao contrário, como sugerido por TOLEDO (1989; TOLEDO & FERRARI (1991), o telencéfalo poderia exercer algum efeito inibitório neste processo de aprendizagem e na sua ausência, essa influência inibitória deixaria de atuar, levando conseqüentemente a uma aceleração da habituação do comportamento exploratório a sons.

Uma vez que lesões de sistema nervoso podem muitas vezes provocar deficiências ou mesmo abolir vários tipos de comportamentos, poderia ser levantada a hipótese de que os sujeitos com ablação telencefálica habituariam com menor número de tentativas por já apresentarem uma reduzida atividade inicial de respostas decorrente da lesão.

Resultados relatados por vários pesquisadores (ROGERS, 1922, RUSKIN e GOODMAN, 1971; TUGE & SHIMA, 1959, ZEIGLER, 1963,) indicam que em pombos com lesões telencefálicas localizadas, ocorre uma diminuição na atividade geral, inclusive na atividade locomotora. TEN CATE (1965) verificou que a hemisferectomia em pombos resultava inicialmente em um estado semelhante ao do sono e após curto período de recuperação, o animal quando forçado a andar exibia equilíbrio normal. Por outro lado, TUGE & SHIMA (1959) verificaram que, a ablação completa de áreas corticais superficiais e de grandes porções do hiperestriado e neoestriado não exercia efeito sobre a organização de comportamentos de fuga e esquiva em pombos. ZEIGLER (1963) observou que a ablação restrita a regiões dorsais do prosencéfalo de pombos, precisamente o hiperestriado, produzia um período de diminuição da atividade locomotora. Por outro lado, pombos cujas lesões envolviam funda-

mentalmente o neoestriado e o arquiestriado, não mostraram tais deficiências. Da mesma forma, SILVA (1990), demonstrou que em pombos destelencefalados, logo após a cirurgia de lesão ocorria uma diminuição na frequência das ocorrências comportamentais tais como alimentação, exploração e vocalização, com exceção de comportamentos de deslocamento e movimentos de partes isoladas do corpo. Neste mesmo estudo, verificou-se durante o seguimento pós-operatório uma recuperação na ocorrência de comportamentos das categorias de alimentação, exploração e vocalização.

IRLE (1987) sugere claramente que um aumento no tamanho da lesão não implica necessariamente em um aumento na deficiência funcional. Em contraste, lesões extensas podem provocar menor deficiência funcional que lesões pequenas ou localizadas. Dessa forma, sugere-se que a recuperação funcional seja mediada por vários fatores tais como, idade, fatores ambientais, estado interno do organismo, assim como também a quantidade de tecido neural destruído.

Em nosso estudo essa questão foi abordada pela comparação do nível inicial de atividade (NIA) entre os pombos destelencefalados e controles. Verificou-se que não existe diferença significativa entre os grupos ($p > 0,05$, Teste de Kruskal Wallis), demonstrando assim, que a lesão telencefálica não interferiu com a atividade inicial de resposta de exploração dos animais. A análise da média de exploração por estímulo (NMR) entre os grupos também não foi significativa, indicando que a lesão não interfere com a frequência do comportamento de exploração dos sujeitos.

Portanto, a comparação entre os dados dos Grupos Lesão Telencefálica - Aprendizagem, Lesão Simulada - Aprendizagem e Não Lesão - Aprendizagem mostram uma redução no tempo de habituação para os sujeitos com lesão telencefálica durante a primeira sessão de habituação, permitindo-nos concluir que o efeito observado é realmente produzido pela lesão, sendo indicativo do papel funcional do telencéfalo.

A análise da segunda sessão referente ao número de tentativas e medidas de ocorrência de exploração não indica diferenças significativas entre os grupos, demonstrando padrões semelhantes de habituação na segunda sessão para os três grupos.

As comparações intra-grupo indicam diferenças significativas entre sessões quanto ao nível inicial de atividade, número de tentativas até habituação e de comportamento exploratório apenas para os pombos-controle. Esses dados poderiam ser interpretados como indicativos de um menor efeito de aprendizagem entre a primeira e segunda sessão de habituação para o grupo experimental. Dessa forma, sugeririam um importante papel do telencéfalo de pombos para os processos de retenção da habituação da resposta de exploração a estímulos sonoros. O telencéfalo seria funcionalmente importante na manutenção, porém não na aquisição da habituação do comportamento exploratório em pombos. No entanto, quando se comparam os dados de habituação da primeira sessão com os dados da segunda sessão observa-se que, apesar de não

i69

existirem diferenças significativas, há uma redução do número médio de tentativas, de comportamento de exploração e média de

exploração por estímulo na segunda sessão. Existe a possibilidade de, ao aumentarmos o número de pombos, esta diferença tornar-se de fato um dado estatístico significante. Desta forma, esses dados poderiam ser indicativos da retenção da habituação, mesmo em animais destelencefalados. A utilização de um estímulo novo na segunda sessão poderia também estar influenciando a demonstração de habituação a longo prazo. Seria interessante a utilização de um mesmo estímulo até atingir o critério de habituação em uma segunda sessão experimental, assim como também, manipular o intervalo entre sessões mais sistematicamente, de forma a investigar a capacidade de retenção da habituação dos animais destelencefalados.

Um dado também de interesse foi demonstrado por TOLEDO (1989) ao obter um número de estímulos necessários até a habituação estatisticamente equivalentes em uma segunda sessão da condição Pós-Lesão (o qual era introduzido o estímulo novo), em relação a uma primeira sessão, ocorrida 24 horas antes. Esses dados vêm de encontro aos nossos resultados, os quais demonstram um menor efeito de aprendizagem entre sessões após ablação telencefálica quando se introduz um novo estímulo.

Diante desses dados poderíamos ainda sugerir que mecanismos telencefálicos estariam envolvidos no processo de generalização de estímulo. Conforme MONTGOMERY, (1953) e THOMPSON & SPENCER, (1966), o decremento da exploração produzido por um estímulo pode ser generalizado a outras situações ou estímulos semelhantes ou seja, uma vez, que um organismo entre em habituação a um estímulo, a habituação a estímulos similares se proces-

sará mais rapidamente. De acordo com essa interpretação, os dados dos grupos- controle exibiriam generalização de habituação entre os estímulos, uma vez que habituam mais rapidamente ao novo estímulo apresentado na segunda sessão experimental. No entanto, o mesmo não é observado para o grupo experimental, o que poderia ser indicativo de uma capacidade reduzida ou mesmo incapacidade destes sujeitos em generalizar a habituação.

Como a ausência do telencéfalo não interfere com a aquisição da habituação, e se correlaciona com uma facilitação desse tipo de aprendizagem, poderíamos ainda sugerir que a habituação da resposta de exploração a estímulos sonoros ocorra em estruturas subtelencefálicas. O telencéfalo seria um modulador das demais estruturas neurais subtelencefálicas. De fato, LeVERE (1984) sugeriu a hipótese de que lesões neocorticais podem "modular a utilização da memória" (p.79). Esta questão aponta também para uma investigação da plasticidade neural das estruturas subtelencefálicas na ausência do telencéfalo.

A análise do Coeficiente de Percepção Diferencial de Estímulo (DIF) não revelou diferenças significativas entre os grupos controles e experimental. Os valores de DIF positivos encontrados são indicativos de que houve um maior número de respostas de exploração no primeiro bloco de tentativas com a apresentação do estímulo B em relação ao último bloco das dez tentativas iniciais com o estímulo A. Esses resultados sugerem que todos os sujeitos independentemente da condição de lesão, discriminam a mudança do estímulo, mostrando um incremento na taxa de resposta com a alteração do estímulo apresentado. Sugerem também que o

telencéfalo não é fundamental para este tipo de processamento de informação. Tal fato provavelmente seja possível, devido a existência de uma organização tonotopicamente mantida, desde a cóclea até o campo L do neoestriado caudo medial e que permitiria este tipo de processamento de informação por estruturas subtelencefálicas. Assim, mesmo na ausência do telencefalo, seria possível a discriminação de estímulos como os apresentados neste experimento.

Por outro lado, em humanos, surdez quase que total é obtida após lesão bilateral das áreas auditivas corticais, enquanto que o mesmo não aparece após a remoção de estruturas auditivas corticais em gatos e macacos. No entanto, a remoção do córtex auditivo nestes mesmos animais, promove redução da capacidade de discriminação de frequência, sem afetar a capacidade para discriminação de intensidade (MOUNTCASTLE, 1974). Desta forma, nossos resultados se tornam uma evidência a mais para os estudos de processos de desenvolvimento e de encefalização do sistema auditivo ao longo da escala animal.

EXPERIMENTO 2

No experimento I, as sessões de habituação foram realizadas com a apresentação do estímulo A(1.000-Hz, 83-dB) em uma primeira sessão, e com a introdução do estímulo B(500-Hz, 85-dB) em uma segunda sessão. Um dado observado e de interesse é que os sujeitos destelencefalados habituam com um número semelhante de tentativas em ambas as sessões de habituação, contrariamente do observado para os controles, os quais demonstram um efeito de aprendizagem entre sessões. Esses dados concordam com aqueles encontrados por TOLEDO(1989); TOLEDO e FERRARI (1991), numa fase pós-cirurgia de destelencefalização, ao analisar o papel do telencéfalo no processo de habituação.

Diante disso, gerou-se questões sobre quais resultados seriam encontrados com outra sequência de testes, por exemplo, com o estímulo B na primeira sessão e a introdução do estímulo A na segunda.

Portanto, o objetivo deste experimento foi analisar o efeito de ordem de estímulos sobre o processo de habituação do comportamento exploratório a sons em pombos submetidos a ablação massiva do telencéfalo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Sujeitos

Foram utilizados 23 pombos machos, adultos, mantidos em gaiolas individuais, de derivação não controlada da espécie Columba lúvia. Os animais tinham livre acesso a água e alimento com as mesmas condições ambientais descritas para o Experimento 1. Os pombos foram distribuídos em três grupos (ver Figura 15) segundo a condição de lesão e de ordem de apresentação de estímulos, a saber:-

Grupo Lesão Telencefálica-Aprendizagem, seqüência de testes BA (LBA, n = 9):- pombos submetidos a cirurgia de ablação massiva do telencéfalo e, dez dias após, a aprendizagem de habituação com o estímulo B na primeira sessão e introdução do estímulo A na segunda sessão.

Grupo Lesão Simulada-Aprendizagem, seqüência de testes BA (SBA, n = 7):- pombos submetidos às condições de cirurgia, exceto pela ablação do telencéfalo, e, dez dias após, a aprendizagem na mesma seqüência que o grupo LBA.

Grupo Não Lesão - Aprendizagem, seqüência de testes BA (NBA, n = 7): pombos normais, que não sofreram qualquer intervenção cirúrgica, testados em situação de habituação na mesma seqüência que os grupos LBA e SBA.

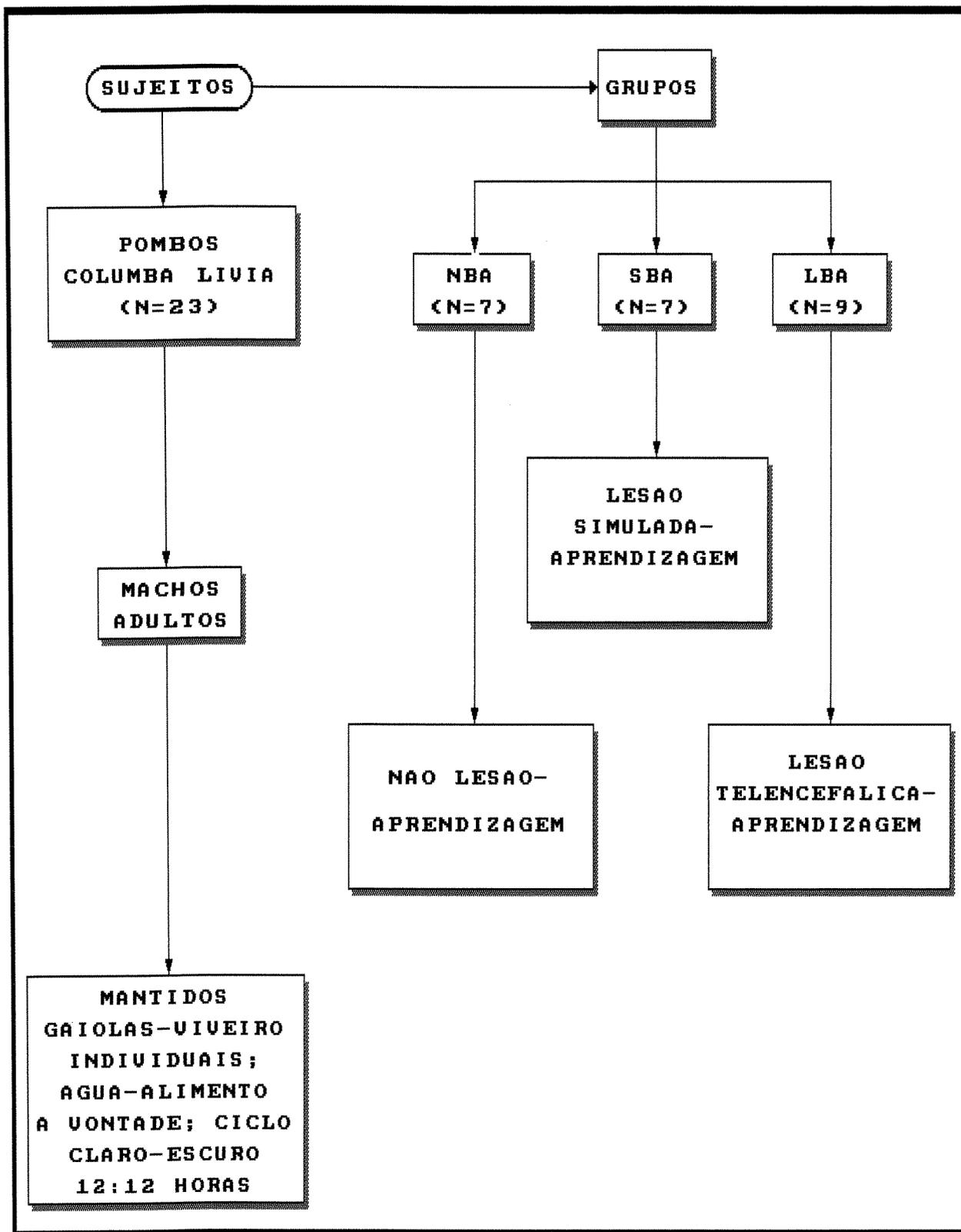


Figura 15 - Fluxograma da distribuição dos sujeitos em grupos experimentais e respectivas condições de manutenção.

SITUAÇÃO EXPERIMENTAL, EQUIPAMENTOS E MATERIAIS

A situação experimental e os equipamentos usados foram idênticos aos descritos para o Experimento 1.

PROCEDIMENTO

A sequência de procedimentos experimentais, cirurgia e histologia foram exatamente iguais ao Experimento 1. No entanto, os testes de habituação tiveram a ordem de apresentação de estímulo invertida. A primeira sessão de habituação foi realizada com a apresentação do estímulo B (500-Hz, 85-dB, 1 s de duração) com um intervalo de 30 s entre estímulos. Na segunda sessão, o estímulo A (1000-Hz, 83-dB, 1 s) apresentado a cada 30 s foi introduzido após as dez tentativas iniciais do estímulo B. A duração da sessão de habituação obedeceu ao mesmo critério definido para o Experimento 1. (ver Figura 16)

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Foi utilizada a análise de variância de Kruskal-Wallis, não paramétrica, para os casos de amostras não relacionadas (comparação entre grupos) (SIEGEL, 1976; CHIANG & SELVIN, 1985).

A provas de Wilcoxon e de Friedman foram utilizadas para casos de amostras relacionadas, ou seja, para comparações intra grupo (SIEGEL, 1975).

O teste de Comparação Múltipla de Bonferroni foi utili-

zado sequencialmente aos testes de Kruskal-Wallis e de Friedman para localizar as diferenças entre e intra grupo (CHIANG & SELVIN, 1985).

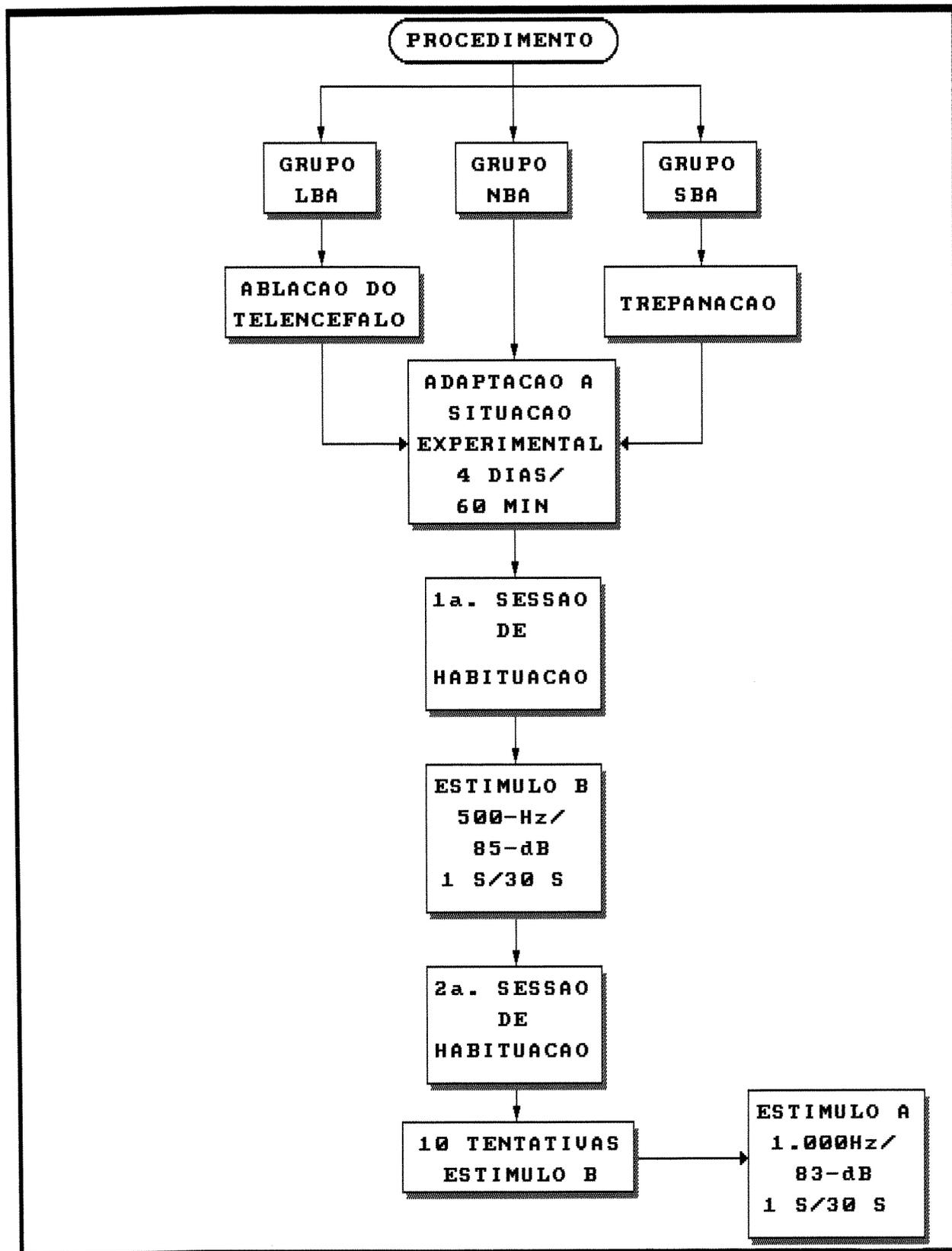


Figura 16 - Diagrama do procedimento para os grupos LBA, SBA e NBA nas diferentes condições experimentais.

RESULTADOS

A análise da habituação do comportamento de exploração a estímulos sonoros foi realizada em função da condição de lesão e da apresentação de ordem de estímulos.

Como no Experimento 1, os dados foram organizados considerando a somatória dos itens pré-exploratórios e exploratórios, por blocos de cinco estímulos, a partir do qual, foram construídas as curvas médias e individuais de habituação. Foi também considerado o nível inicial de atividade de exploração (NIA), o número de apresentações de estímulo em cada sessão, a média de resposta por estímulo (NMR) e o coeficiente de percepção diferencial aos estímulos (DIF).

A análise dos resultados entre os grupos com sequência de estímulos AB (NAB, SAB e LAB) e os grupos com sequência de testes BA (NBA, SBA e LBA) não revela diferença significativa ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis).

A Figura 17 apresenta as curvas médias dos comportamentos de exploração mais o erro padrão médio por bloco de cinco estímulos, nas duas sessões de habituação para os Grupos NBA, SBA e LBA. Observa-se que todos os grupos, em ambas as sessões de habituação, apresentam uma redução de comportamento de exploração em função da apresentação do estímulo, atingindo o critério de aprendizagem.

Na primeira sessão experimental, da mesma forma que o observado para os grupos com sequência AB, os grupos controles com sequência BA (Grupos NBA e SBA) não diferem estatisticamente quanto ao número de tentativas até habituação, indicando que am-

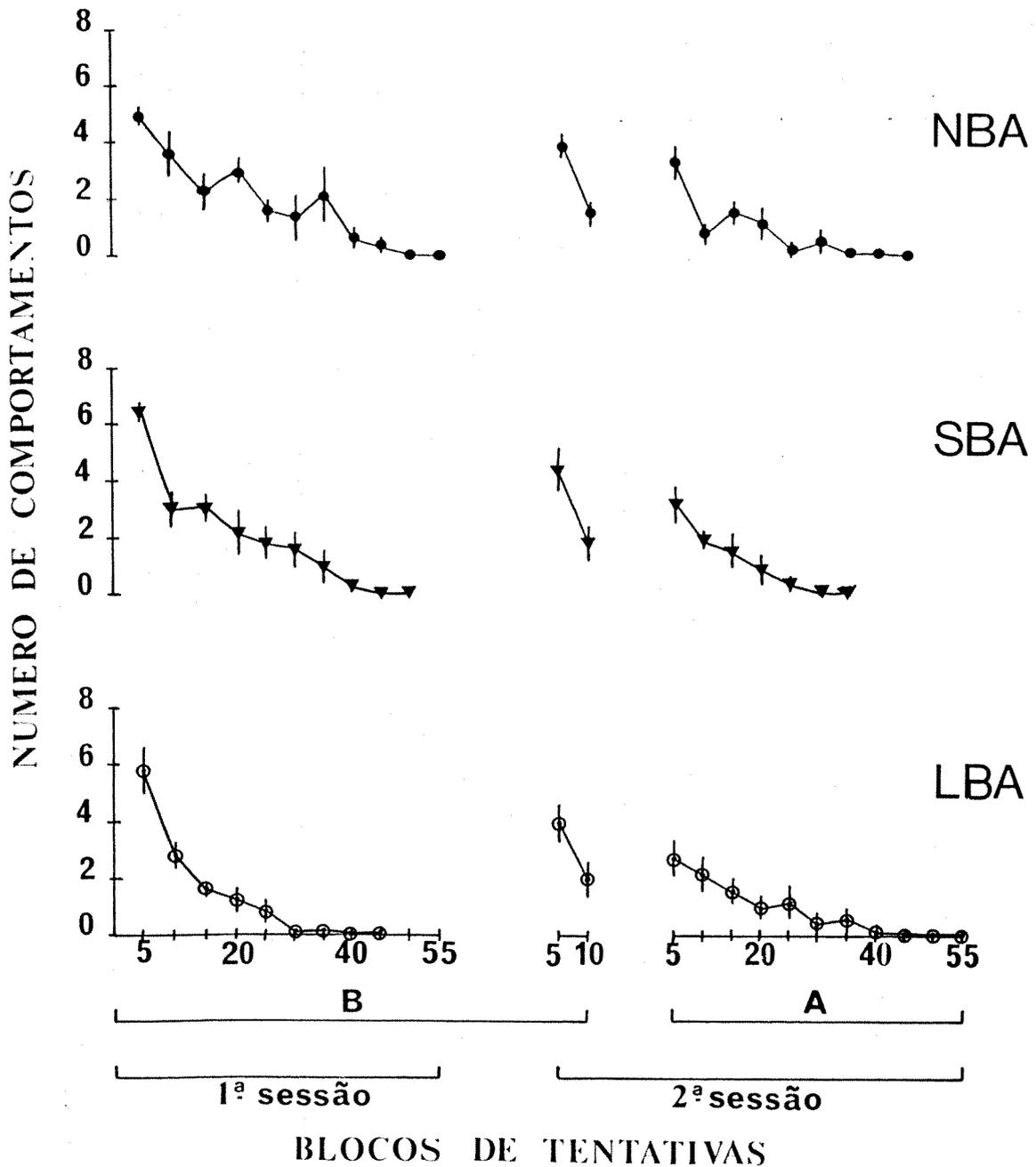


Figura 17. Média de Comportamento de Exploração (pré-exploratórios + exploratórios), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões, dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem, Lesão Simulada-Aprendizagem e Lesão Telencefálica-Aprendizagem). As barras verticais indicam o erro padrão da média.

bos habituam aproximadamente com a mesma velocidade ($p > 0,05$, Teste de Bonferroni). O número médio de estímulos necessários até atingir o critério de habituação é de 41,6 para o grupo NBA e 37,7 para o grupo SBA. Porém os sujeitos com lesão telencefálica atingem o critério com uma média de 31,7 tentativas (ver Figura 18), o que é significativamente menor que os controles ($p < 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis e de Bonferroni). Os níveis iniciais de atividade de exploração são estatisticamente equivalentes, considerando-se os grupos controles e o experimental ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis).

Na segunda sessão de habituação não se observa diferença significativa quanto à exploração inicial e no número de tentativas até a habituação entre os grupos controles. O grupo LBA mostra resultados semelhantes, com ausência de diferenças significativas quanto ao número inicial de respostas de exploração ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis) e ao número de tentativas para atingir o critério de habituação ($p > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis) em comparação com os controles).

Quando se compara a primeira e segunda sessões de habituação observa-se que os sujeitos dos Grupos Controles atingem o critério de habituação com um menor número de tentativas na segunda sessão ($p < 0,05$; Signed rank T" de Wilcoxon). Porém, o mesmo não é observado para os sujeitos com lesão (ver Tabela 6), dado que a habituação ocorre após um número de tentativas estatisticamente equivalente na primeira e na segunda sessão ($p > 0,05$; Signed rank T" de Wilcoxon).

Tabela 6. Média de tentativas e respectivos erros padrão da média (\pm E.P.M.) em cada sessão para os grupos com seqüência de estímulos BA (NBA = Não Lesão - Aprendizagem; SBA = Lesão Simulada - Aprendizagem e LBA = Lesão Telencefálica - Aprendizagem).

GRUPOS	MÉDIA DE TENTATIVAS		DIF. PERCENTUAL
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO	
NBA (n=7)	41,6 (\pm 3,6)	27,1 * (\pm 4,4)	35%
SBA (n=7)	37,7 (\pm 3,0)	25,1 * (\pm 2,5)	33%
LBA (n=9)	31,7 ** (\pm 1,9)	33,3 (\pm 4,2)	5%

* $p < 0,05$ comparada a 1ª sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ comparado aos Grupos controles (Teste de Bonferroni).

Quanto aos níveis iniciais de resposta observa-se que, na segunda sessão, apesar de todos os grupos apresentarem uma redução no número de comportamentos em relação a primeira (ver Tabela 7 e Figura 19), apenas o grupo SBA tem uma redução estatisticamente significativa.

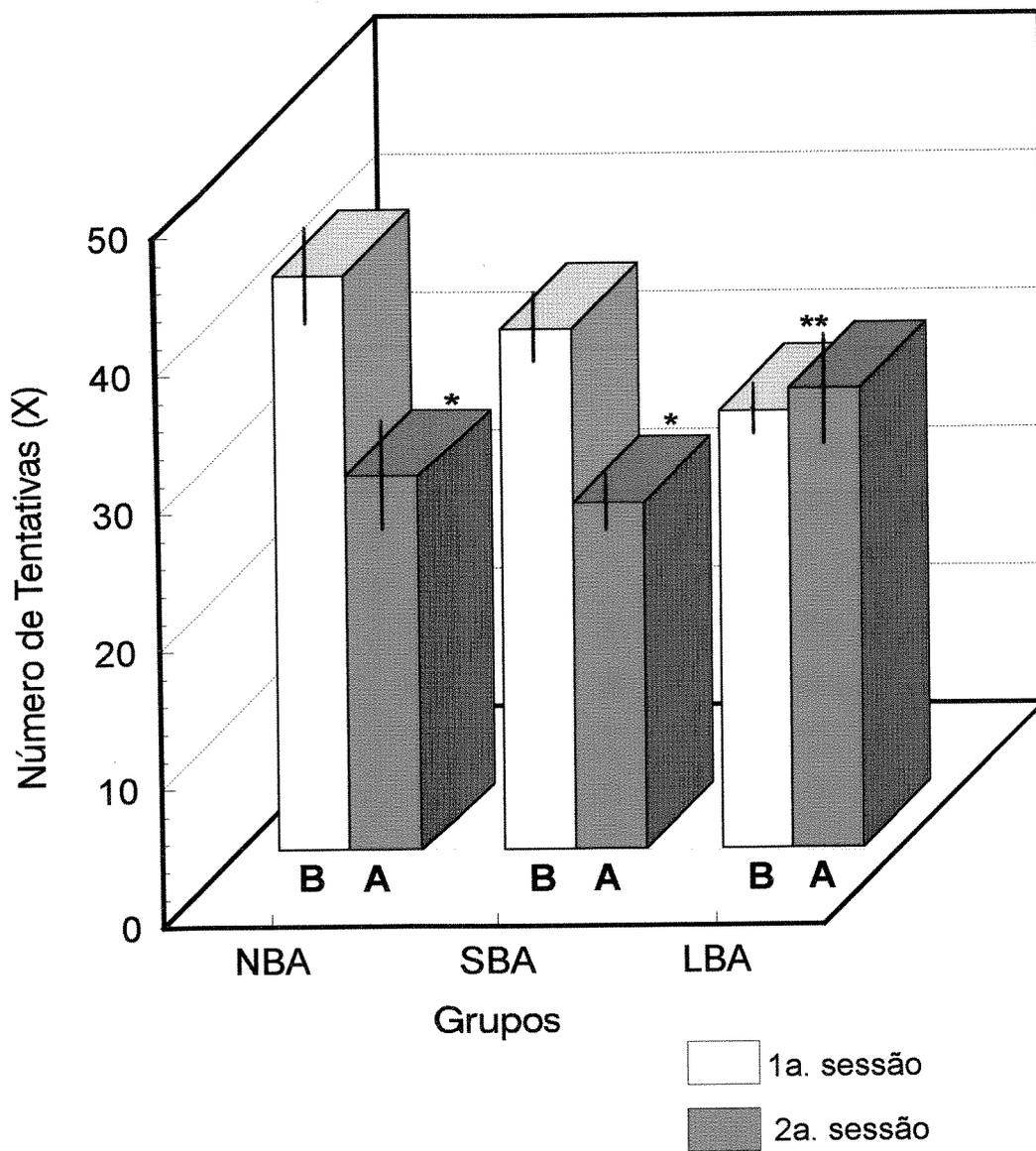


Figura 18. Número médio de tentativas para atingir o critério de habituação aos estímulos B (500-Hz, 85-dB) e A (1.000-Hz, 83-dB), para os grupos NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da média.

* $p < 0,05$ comparada a 1a. sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);

** $p < 0,05$ comparado aos Grupos Controles (Teste de Bonferroni).

Tabela 7. Número médio de respostas de exploração (Pré-exploratórias + Exploratórias) durante os cinco primeiros estímulos (Nível Inicial de Atividade) para os grupos NBA, SBA e LBA, na primeira e segunda sessão experimental. Estímulo B = 500-Hz, 85-dB; A = 1.000-Hz, 85-dB.

GRUPOS		NÍVEL INICIAL DE ATIVIDADE		
		1ª SESSÃO	2ª SESSÃO	
		ESTÍMULO: B	ESTÍMULOS: B	A
NBA	1,0	0,8	0,7*	
(n=7)	(± 0,0)	(± 0,1)	(± 0,12)	
SBA	1,3	0,9*	0,7*	
(n=7)	(± 0,1)	(± 0,2)	(± 0,1)	
LBA	1,2	0,8	0,6	
(n=9)	(± 0,2)	(± 0,1)	(± 0,13)	

* $p < 0,05$ comparado com o estímulo B da 1ª sessão de habituação (Teste de Bonferroni).

A Figura 20 refere-se à média de comportamento exploratório para os grupos NBA, SBA e LBA em ambas as sessões de habituação. Observa-se que, na primeira sessão, o grupo LBA apresenta uma média de comportamento de exploração significativamente menor que os controles ($p < 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni). Na segunda sessão, os grupos Controles e Experimental não diferem estatisticamente entre si ($p > 0,05$, Teste de Kruskal Wallis). As comparações intra sessões indicam uma redução do comportamento exploratório na segunda sessão de testes apenas para os grupos NBA e SBA.

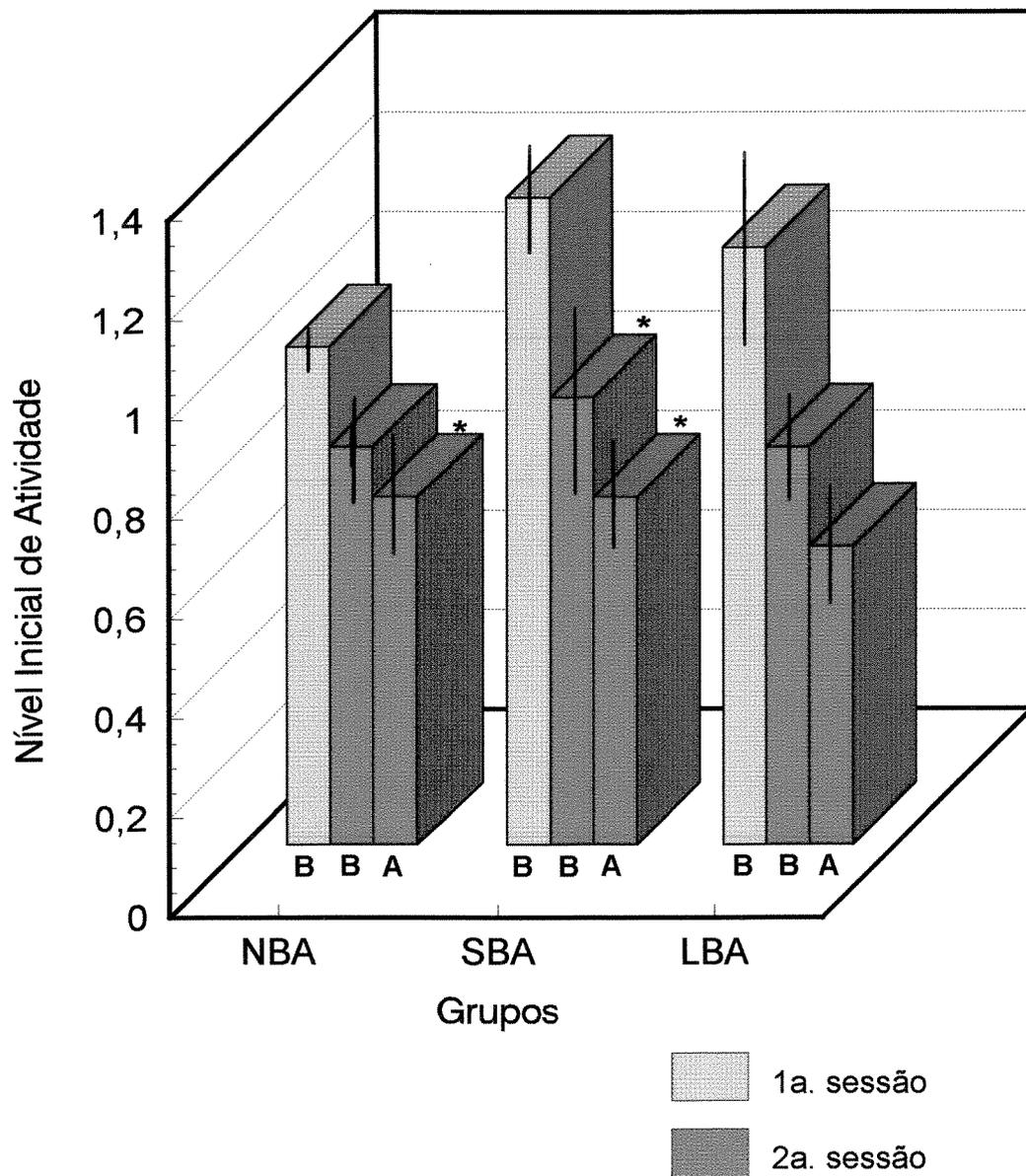


Figura 19. Valor médio do nível inicial de resposta, mais o erro padrão médio, nas primeiras e segundas sessões dos grupos NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). B : 500-Hz; 85-dB; A: 1.000-Hz; 83-dB.

* $p < 0,05$ comparado ao estímulo B da 1a. sessão (Teste de Bonferroni).

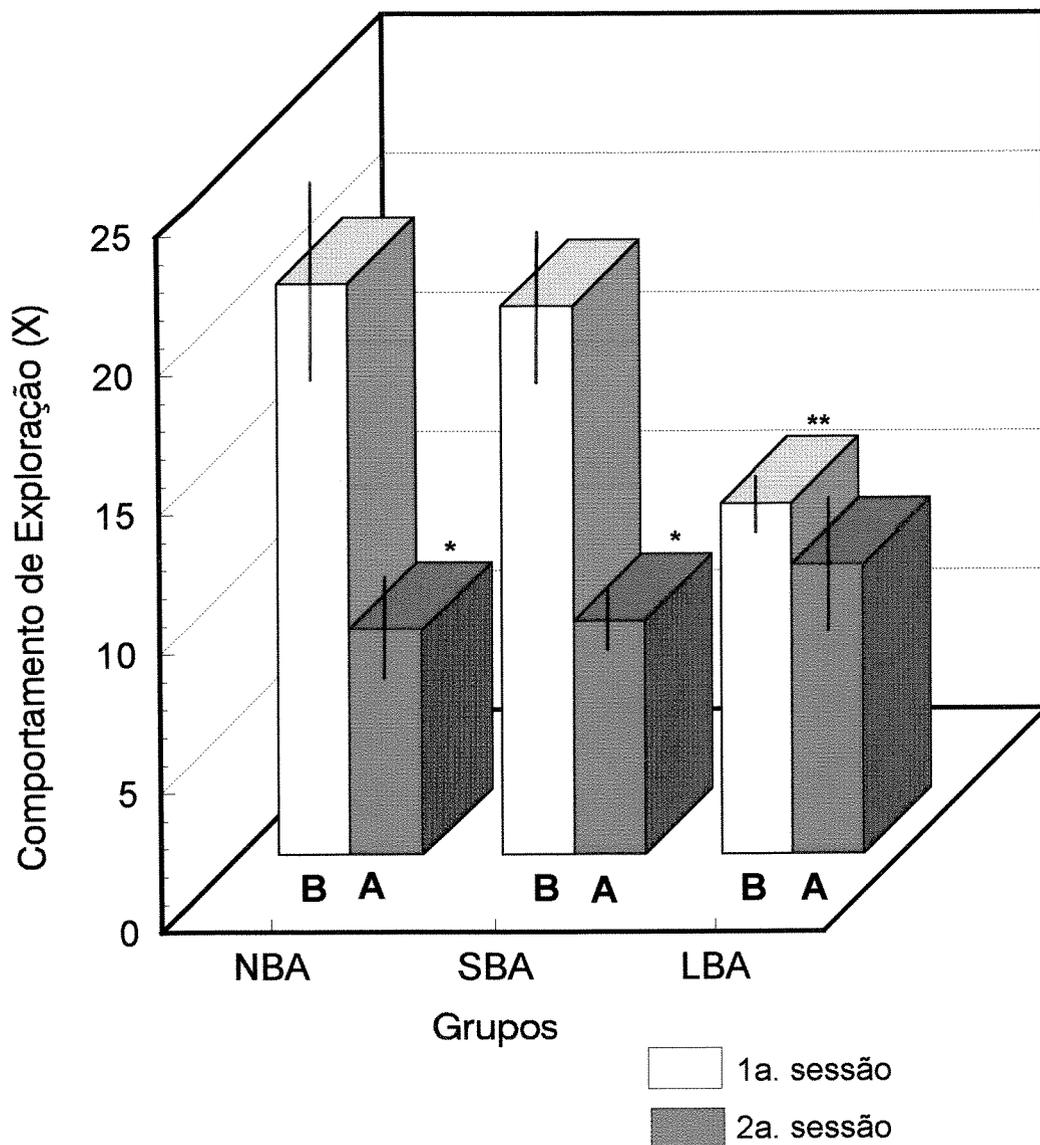


Figura 20. Número médio de comportamento de exploração aos estímulos B (500-Hz, 85-dB) e A (1.000-Hz, 83-dB), para os grupos NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da média.
 * $p < 0,05$ comparada a 1a. sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon);
 ** $p < 0,05$ comparado aos Grupos Controles (Teste de Bonferroni).

As comparações entre os grupos NBA, SBA e LBA nas primeira e segunda sessões, quanto ao número médio de resposta exploratória por estímulo, não revelam diferenças significativas ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis). Na primeira sessão, os grupos controles apresentam uma média de 0,5 comportamento/estímulo, enquanto que o grupo lesado de 0,4 comportamento/estímulo. Na segunda sessão, tanto os grupos controles como o experimental, apresentam um valor médio de 0,3 comportamento/estímulo (ver Tabela 8 e Figura 21). A mesma tendência de redução dos valores na segunda sessão de testes é observada em relação a primeira. No entanto, essa diferença é significativa apenas o grupo NBA ($p < 0,05$, "Signed rank T" de Wilcoxon).

Tabela 8. Número Médio de Respostas de Exploração por estímulo (NMR) e respectivos erros padrão, em cada sessão experimental, para os grupos NBA (Não Lesão - Aprendizagem), SBA (Lesão Simulada - Aprendizagem) e LBA (Lesão Telencefálica - Aprendizagem).

GRUPOS	EXPLORAÇÃO / ESTÍMULO	
	1ª SESSÃO	2ª SESSÃO
NBA (n=7)	0,5 ($\pm 0,05$)	0,3 * ($\pm 0,5$)
SBA (n=7)	0,5 ($\pm 0,05$)	0,3 ($\pm 0,01$)
LBA (n=9)	0,4 ($\pm 0,02$)	0,3 ($\pm 0,03$)

* $p < 0,05$ comparado a 1ª sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon).

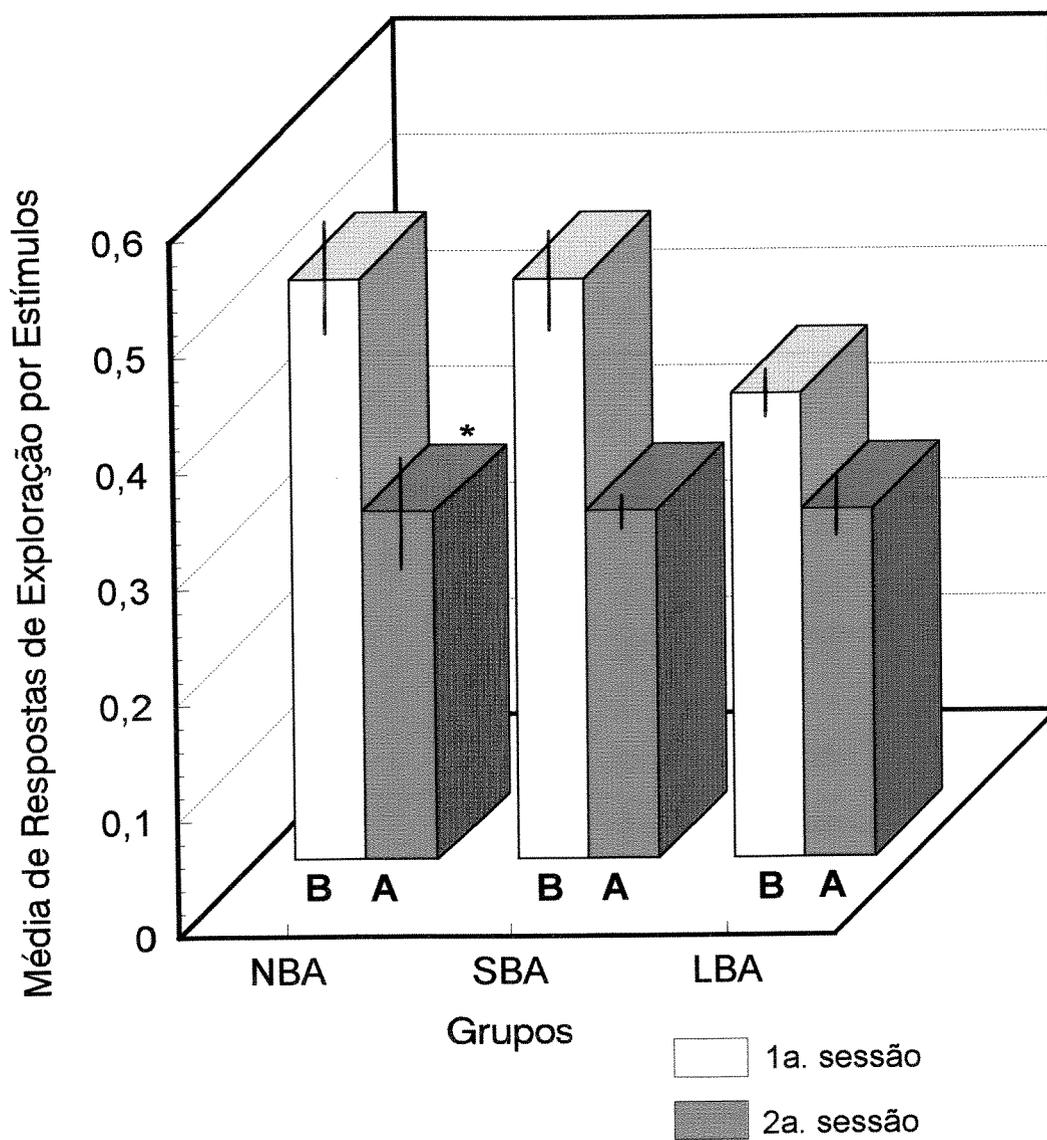


Figura 21 . Número médio de comportamento de exploração por estímulo apresentado, para os grupos NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). Linhas verticais indicam valores de erro padrão da media. B: 500-Hz, 85-dB; A: 1.000-Hz, 83-dB.
 * $p < 0,05$ comparada a 1a. sessão de habituação ("Signed rank T" de Wilcoxon)

Os valores médios do Coeficiente de Percepção Diferencial aos estímulos estão indicados na Tabela 9 e Figura 22. Ao contrário do observado para os grupos com sequência de testes AB, os grupos com sequência de estímulos BA demonstram que, o número de respostas de exploração no primeiro bloco de tentativas na segunda sessão com a introdução do estímulo novo é menor que aquele obtido durante o último bloco de tentativas referente ao estímulo original (reapresentado nas dez primeiras tentativas). Não é encontrada diferença estatisticamente significativa entre os grupos ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis).

Tabela 9. Valores Médios de Respostas de Exploração (pré-exploratórias + exploratórias) obtidas nas cinco últimas tentativas com o estímulo introduzido na segunda sessão de habituação. Coeficiente de Percepção Diferencial (DIF) refere-se a diferença entre os estímulos A e B para os grupos da sequência de testes BA. Valores entre parênteses indicam erro padrão da média. Estímulo B = 500-Hz, 85-dB e A = 1.000-Hz, 83-dB

GRUPOS	RESPOSTAS		DIF
	ESTÍMULO B	ESTÍMULO A	
NBA (n=7)	1,7 (± 0,7)	3,3 (± 0,5)	1,6 (± 0,5)
SBA (n=7)	1,9 (± 0,5)	3,6 (± 0,6)	1,7 (± 0,7)
LBA (n=9)	2,0 (± 0,6)	2,9 (± 0,7)	0,9 * (± 0,8)

* $p > 0,05$ comparado aos grupos controles (Kruskal-Wallis).

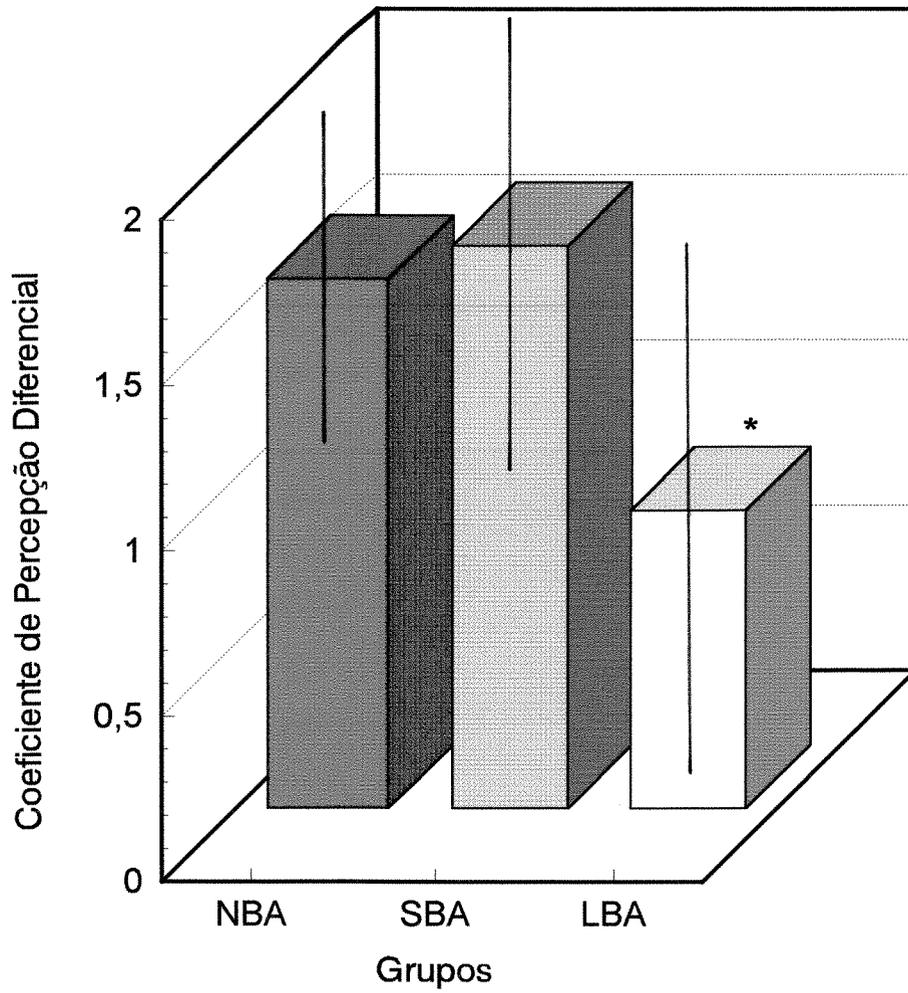
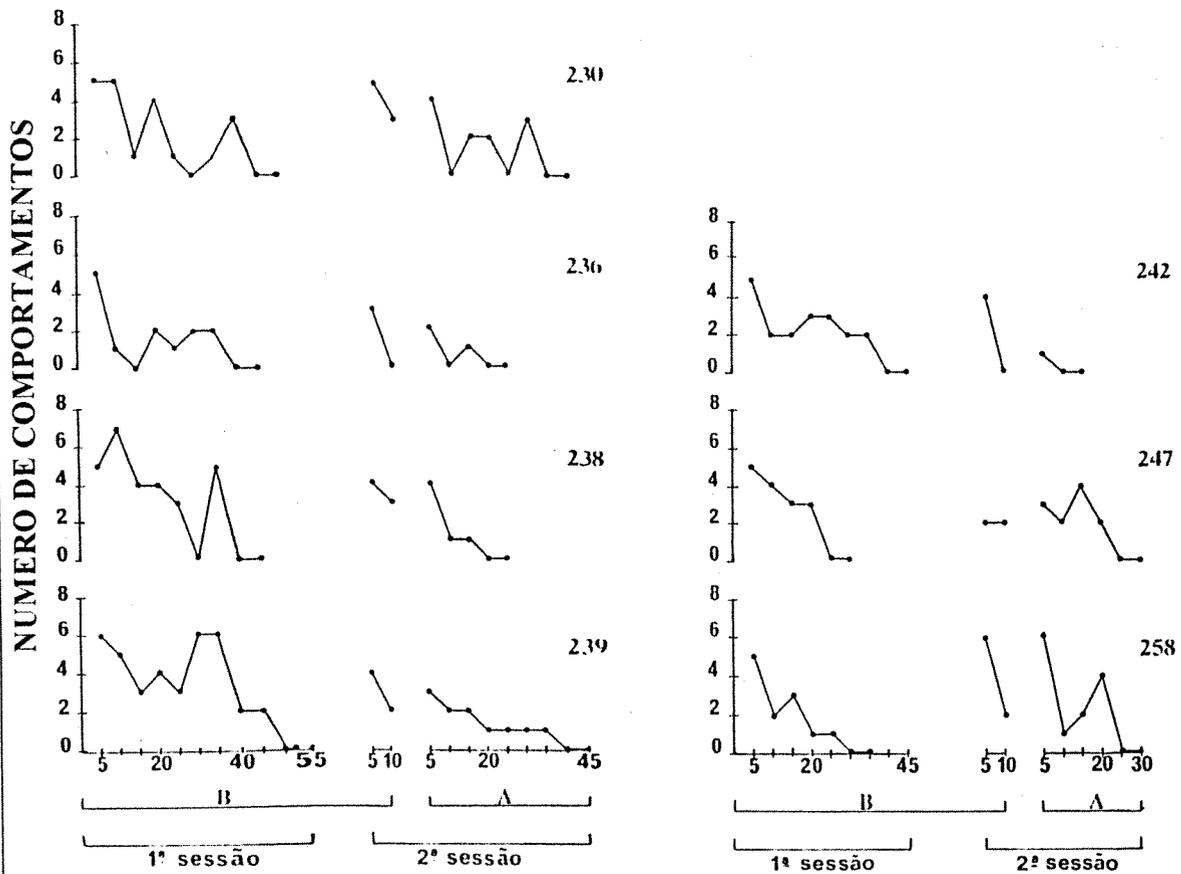


Figura 22 .Valores de Coeficiente de Percepção Diferencial de estímulo, para os grupos NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). As barras verticais indicam valores de erro padrão da média.
 * $p > 0,05$ comparado aos Grupos Controles (Teste de Bonferroni).

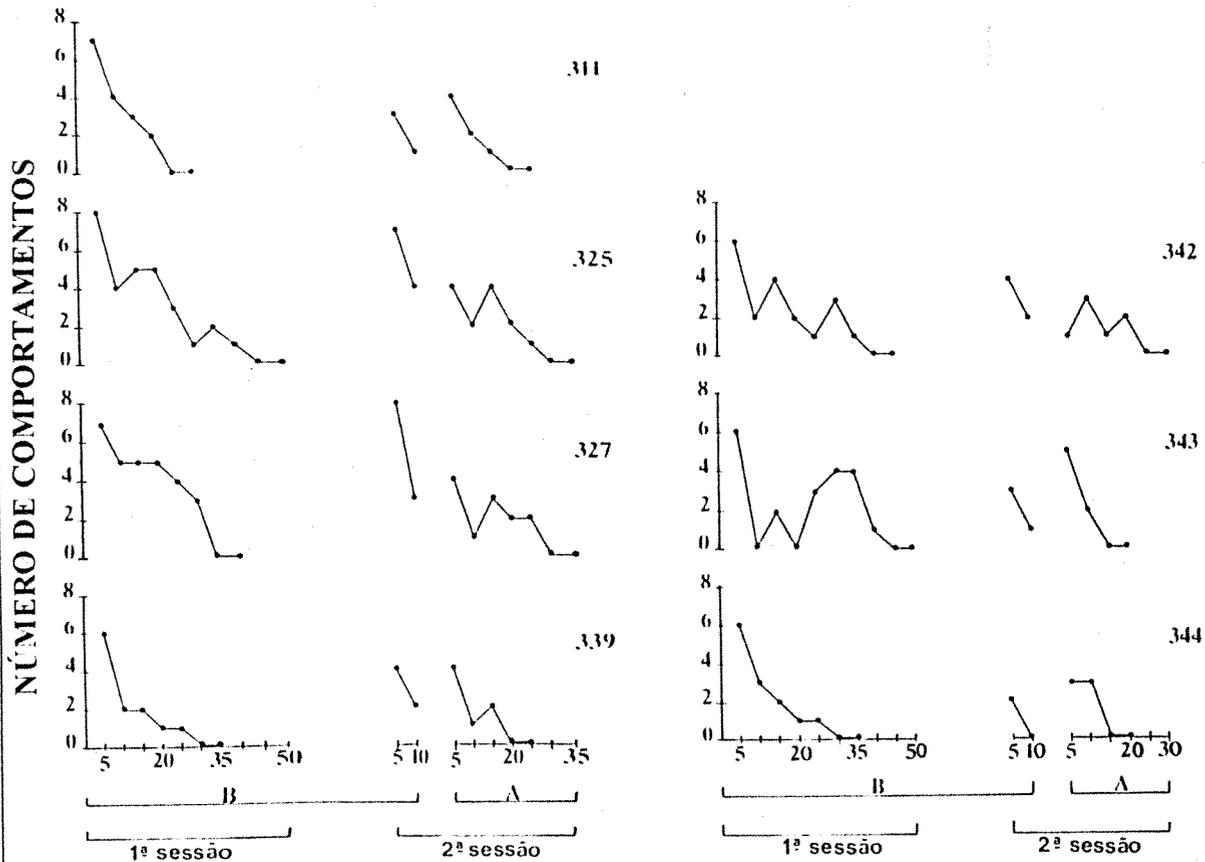
As Figuras 23, 24 e 25 mostram as curvas individuais da somatória dos comportamentos exploratórios e pré-exploratórios por blocos de cinco estímulos, obtidos nas primeiras e segundas sessões de testes dos grupos NBA, SBA e LBA. Nas primeiras sessões os grupos controles atingem o critério entre 29 e 52 estímulos, enquanto que o experimental entre 22 e 35. Com exceção para o sujeito 272 que atingiu o critério de habituação com 41 apresentações de estímulos. Na segunda sessão a habituação variou entre 11 a 38 tentativas para os controles e entre 17 a 50 para o grupo lesado.

O padrão de lesão para os pombos com sequência de testes BA, foi o mesmo utilizado que para os pombos AB. Assim, houve ablação massiva dos tecidos neurais telencefálicos, exceção feita para tecidos remanecentes na área Parahipocampal.



BLOCOS DE TENTATIVAS

Figura 23. Curvas individuais do comportamento de exploração (pré-exploratório + exploratório), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões experimentais do grupo Não Lesão-Aprendizagem, sequência de estímulos BA. O número à direita identifica cada indivíduo.



BLOCO DE TENTATIVAS

Figura 24. Curvas individuais do comportamento de exploração (pré-exploratório + exploratório), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões experimentais do grupo Lesão Simulada-Aprendizagem, sequência de estímulos BA. O número à direita identifica cada indivíduo.

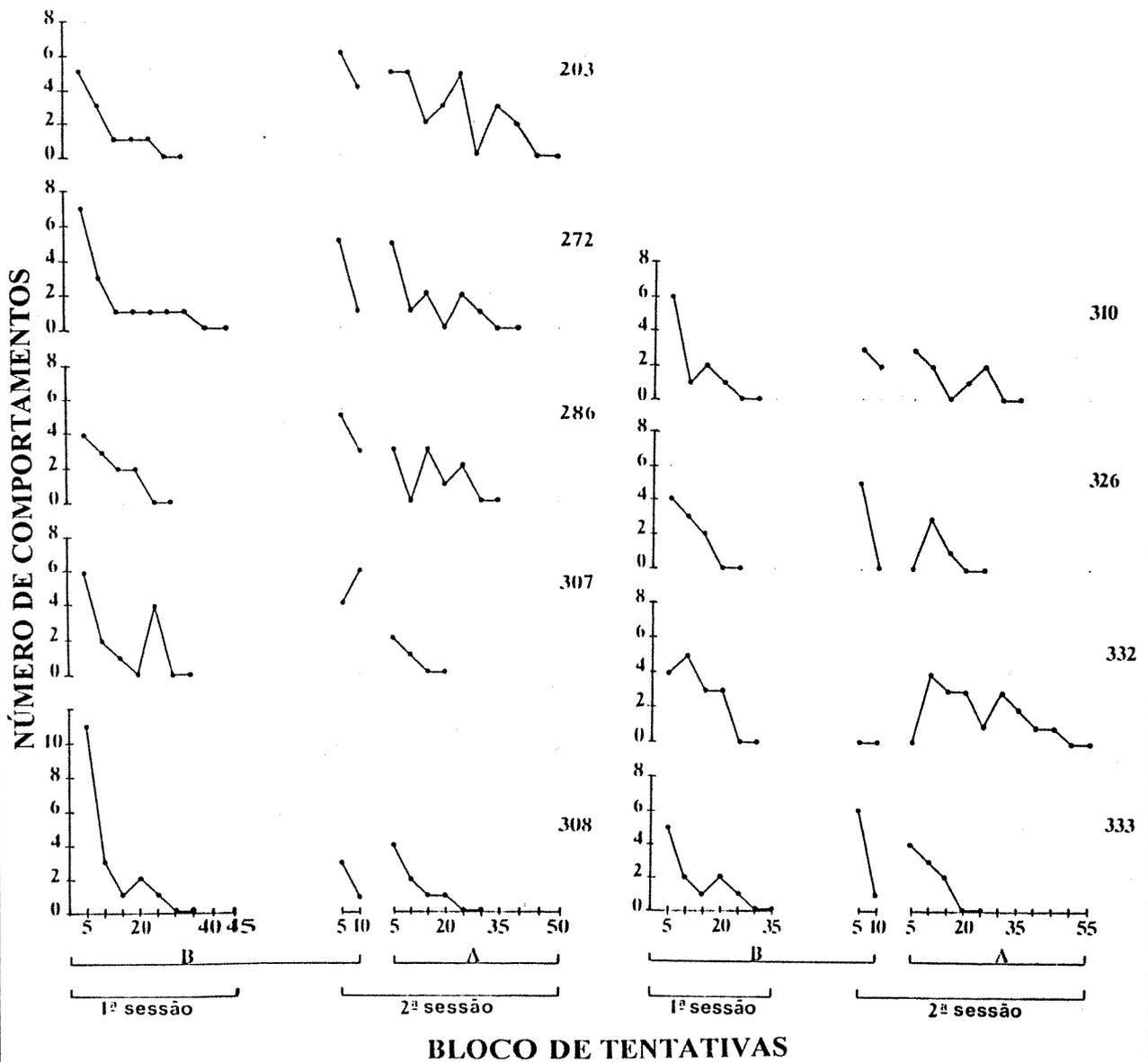


Figura 25. Curvas individuais do comportamento de exploração (pré-exploratório + exploratório), por bloco de cinco estímulos, obtidas nas primeiras e segundas sessões experimentais do grupo Lesão Telencefálica-Aprendizagem, sequência de estímulos BA. O número à direita identifica cada indivíduo.

Análise para a condição Ordem de Estímulos entre Grupos com sequência de testes AB e BA

As comparações entre os grupos (NAB, SBA, LAB e NBA, SBA, LBA) na primeira sessão de habituação indicam estatisticamente que não existem diferenças significativas quanto ao número de tentativas, número médio de comportamento de exploração e média de comportamento de exploração por estímulo apresentado ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis). O mesmo é observado quando se analisa os dados referentes a segunda sessão de testes, indicando que, os sujeitos com sequência de testes AB habituem com velocidades estatisticamente equivalentes aos sujeitos com sequência de testes BA ($P > 0,05$, Teste de Kruskal-Wallis). Com referência ao nível inicial de respostas de exploração é demonstrado diferença significativa apenas entre os grupos LAB e LBA com relação ao estímulo reapresentado na segunda sessão de testes, mas não para o novo estímulo ($p < 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni). A mesma diferença não é observada entre os demais grupos ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis e Bonferroni).

A Figura 26 demonstra os valores médios de Coeficiente de percepção Diferencial aos estímulos. Observa-se que, os grupos com sequência de testes BA, apresentam valores de DIF menores que os grupos AB, porém, que não diferem estatisticamente ($p > 0,05$; Teste de Kruskal-Wallis). No entanto, o teste para comparação de múltiplas médias de Bonferroni, demonstra existir diferença significativa entre os grupos LAB e LBA ($p < 0,05$) o que é nitidamente demonstrado na Figura 26.

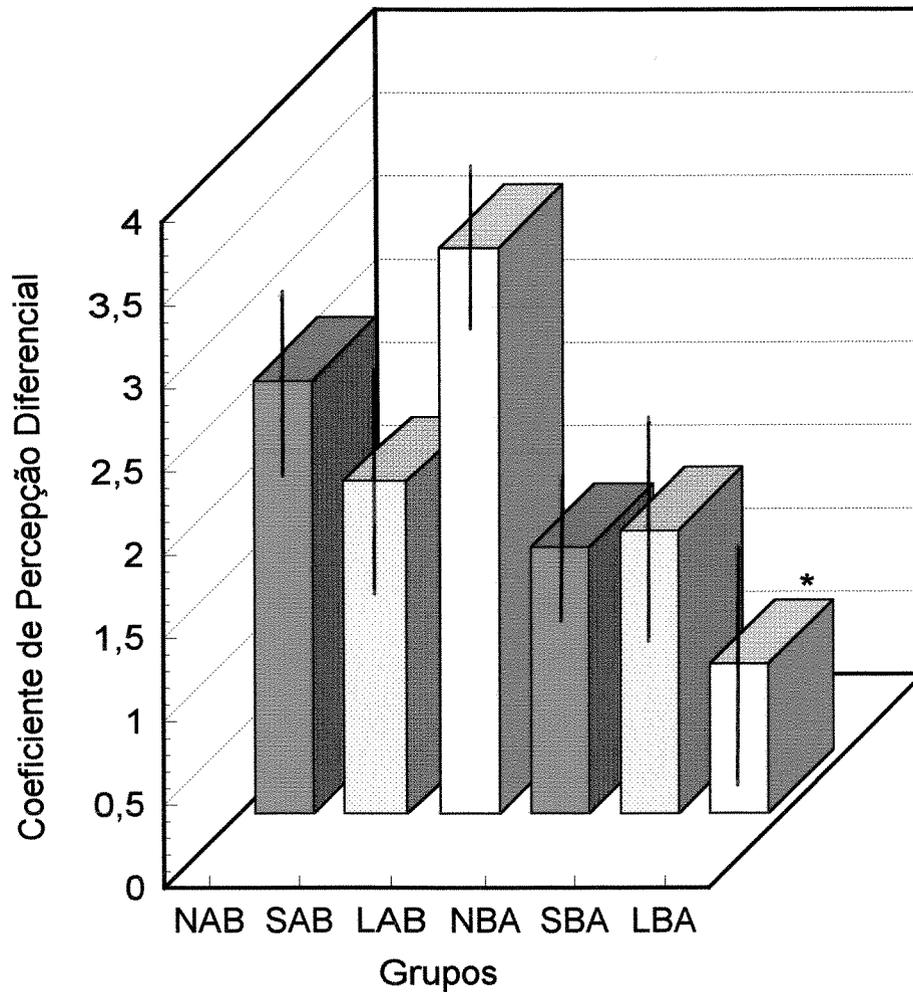


Figura 26 .Valores Médios de Coeficiente de Percepção Diferencial de estímulo, para os grupos NAB (n=5), SAB (n=8) , LAB (n=8), NBA (n=7), SBA (n=7) e LBA (n=9). As barras verticais indicam valores de erro padrão da média. * $p < 0,05$ comparado ao Grupo LAB.

DISCUSSÃO

Da mesma forma que o observado para o Experimento I, houve diferença significativa no processo de aprendizagem de habituação em função da lesão telencefálica, porém, não em função da apresentação de ordem de estímulos.

Comparações entre os dados dos grupos com sequência de testes AB e BA não mostram diferenças estatisticamente significativas, indicando que, a ordem de estímulos não interfere com o processo de habituação. Assim, os dados do Experimento II mostram : (a) na primeira sessão de habituação que o grupo LBA habitua com um número médio de tentativas e de comportamento de exploração significativamente menor que os controles; (b) comparações do NIA e NMR não mostram diferenças significativas sugerindo que a ausência do telencéfalo não interfere com a frequência da atividade exploratória dos sujeitos; (c) análise entre sessões não mostrou diferenças significativas no número de tentativas e ocorrência de exploração para o grupo lesado, ao contrário do observado para os grupos controles.

Pode-se considerar que um aspecto interessante de nossos resultados é que, os pombos lesados, além de serem capazes de habituar, apresentam uma aceleração desta forma de aprendizagem dentro de uma mesma sessão. Este resultado pode estar correlacionado com um processo facilitatório, decorrente da remoção de uma área inibitória e que normalmente atuaria em áreas subtencefálicas, modulando este tipo de aprendizagem (MARINO-NETO & SABBATINI, 1983; TOLEDO, 1989; TOLEDO & FERRARI, 1991).

O telencéfalo também pode ter um importante papel na manutenção da habituação, uma vez que os pombos lesados habituam aproximadamente com o mesmo número de tentativas e comportamento de exploração em ambas as sessões de testes. No entanto, estes efeitos de aprendizagem a longo prazo poderiam estar sendo mascarados em decorrência de um estímulo diferente utilizado na segunda sessão de testes. Desta forma, torna-se difícil afirmar sobre a participação e importância do telencéfalo, em processos de manutenção da aprendizagem, portanto de memória.

Por outro lado, como proposto no Experimento I, o telencéfalo poderia estar envolvido com o processo de generalização da habituação de forma que, na sua ausência, os sujeitos levariam aproximadamente o mesmo tempo para habituar em ambas as sessões experimentais.

Com referência ao Coeficiente de Percepção Diferencial de Estímulos (DIF) os dados indicam que, todos os grupos, independente da condição de lesão ou de ordem de estímulos, são capazes de discriminar a mudança de estímulo, rerepresentando a resposta de exploração diante da exposição a um novo estímulo sonoro. Porém observa-se também que, os animais com sequência de estímulos BA, apresentam na segunda sessão, valores de atividade de exploração no último bloco de tentativas ao estímulo B maiores que os valores obtidos no primeiro bloco de tentativas com a introdução do estímulo A. Dado contrário é observado para os sujeitos com sequência de estímulos AB. Este fato torna-se mais evidente para os sujeitos lesados. Assim, parece existir uma maior frequência de resposta ao estímulo B (500-Hz, 85-dB), o que pode-

ria ser indicativo de um responder preferencial a esse estímulo em decorrência de suas próprias características físicas (frequência, intensidade, duração) ou com o seu significado biológico (história filogenética) e /ou funcional (história ontogenética) .

Estudos comportamentais tem demonstrado que as aves são altamente sensíveis a sons de frequências mais baixas que aquelas usualmente associadas com a audição de outros vertebrados (YODLOWSKI ET COLS., 1977). KREITHEN e KEETON (1974) demonstraram que, pombos podem apresentar respostas comportamentais a alterações lentas da pressão de ar de 10 cm H₂O dentro de 5 s . Estes estudos foram estendidos a estímulos infrasons ¹ e mostraram que respostas comportamentais são obtidas para frequências de 0.05-Hz.

KREITHEN & QUINE (1979) realizaram audiogramas em pombos e demonstraram que pombos, e provavelmente muitas outras aves, são completamente sensíveis a estímulos sonoros com frequências menores que 100 Hz. Entre 10-100 Hz o audiograma de pombos é aproximadamente quase que linear, com um limiar de aproximadamente 50-dB SPL. Esta sensibilidade diminui para frequências mais baixas, mas todas as respostas comportamentais podem ser obtidas mesmo com frequências abaixo de 0.1 Hz. Assim, pombos são 40 a 50-dB mais sensíveis a sons de baixa frequência que a maioria dos mamíferos. A forma com que os pombos utilizam esta sensibilidade

¹.Infrason é um termo descrito para frequências abaixo da faixa de audição humana. Assim, frequências abaixo de 20-Hz são chamadas de infrason (SCHERMULY & KLINKE, 1990)

ainda é desconhecida. KREITHEN e QUINE (1979) sugerem que existiria um considerável infrassom atmosférico de fundo o qual poderia ser usado durante a navegação e migração.

Da mesma forma foram identificados, neurônios sensíveis a infrasons no mesencéfalo auditivo de corujas, sustentando a hipótese que o sistema auditivo pode mediar processamento infrason (THEURICH, LANGNERD & CHEICH, 1984). WARCHOL e DALLOS, (1989), investigaram a sensibilidade de unidades isoladas a sons de frequências muito baixas no núcleo angular e núcleo magnocelular de galinha doméstica. Eles identificaram uma subpopulação de neurônios os quais parecem estar envolvidos na percepção de sons abaixo de 100-Hz. As características de tom encontradas nestes neurônios são as únicas entre todas já relatadas para os vertebrados superiores, o que sugeriu implicações funcionais para a cóclea e codificação neural no tronco cerebral.

Nesta mesma linha, SCHERMULY e KLINKE (1990) encontraram neurônios no gânglio coclear de pombos que respondem a estímulos com frequências abaixo de 20-Hz (infrassom), sendo que, a média de disparo destes neurônios não é aumentada por infrassom ou estímulos sonoros, mas modulados por estes estímulos a níveis comparáveis aos limiares comportamentais de pombos descrito por KREITHEN e QUINE, (1979).

Da cóclea a áreas telencefálicas auditivas são encontradas unidades arranjadas tonotopicamente sensíveis somente a uma estreita faixa de frequência de estímulos. Um provável código para frequência de estímulos sonoros seria então, a atividade de vias neurais frente a uma população de unidades particular. O

núcleo laminar das aves recebe entrada de ambos os núcleos magnocelular ipsi e contralateral. Os neurônios de cada núcleo magnocelular terminam no lado oposto do núcleo laminar. Em frequências mais elevadas, estas estruturas parecem estar envolvidas em localização de sons azimute (SULLIVAN & KONISHI, 1984). Contudo, o núcleo laminar também recebe inervação de regiões de frequência mais baixas do núcleo magnocelular. É possível então, que esta circuitaria neural esteja envolvida na discriminação de frequências mais baixas. Dados comportamentais de QUINE & KREITHEN (1981) mostram que a discriminação de frequências em pombos é mais acurada em frequências mais baixas (1% em 20-Hz) que em frequências mais altas (4% em 500-Hz). Esta observação pode ser interpretada como sugerindo que a discriminação de frequência é acompanhada por diferentes mecanismos para frequências auditivas mais baixas e frequências auditivas mais elevadas.

Apesar dos estímulos utilizados em nosso experimento serem de frequências de 1.000-Hz e 500-Hz, poderíamos correlacionar nossos dados comportamentais de Coeficiente de Percepção Diferencial aos dados da literatura (KREITEN E KEETON, 1974, KREITHEN E QUINE, 1979; THEURICH, LANGNERD & CHEICH, 1984, WARCHOL & DALLOS, 1989, SCHERMULY & KLINKE, 1990), propondo que pombos discriminam melhor sons de frequências mais baixas. A compreensão sobre o significado biológico para tal discriminação requer ainda outros estudos.

Neste sentido, ainda não se conhece o papel das áreas auditivas telencefálicas, mais precisamente do campo L do neoestriado caudal. Provavelmente o campo L exerça influências modula-

tórias em núcleos subtelencefálicos, por exemplo no núcleo ovoidal, controlando a aferência sensorial conforme relatado para gatos (DIAMOND, JONES & POWELL, 1969) e canários (KELLEY & NOTTEBOHM, 1979). Isso poderia explicar a diferença significativa encontrada entre os grupos lesados. Provavelmente o campo L também esteja relacionado preferencialmente com o processamento de sons mais complexos do que a sons puros (BIEDERMAN-THORSON, 1970).

DISCUSSÃO GERAL

Os dados do presente estudo são importantes a medida que evidenciam que os animais, mesmo destelencefalados, são capazes de manter a capacidade de habituação, fato observado também em vários outros estudos envolvendo descerebração (GOGAN, 1970; KOHLER, 1976; FOX, 1979; BERTSON ET. COLS, 1983). Os dados demonstram também não existir diferenças entre os grupos submetidos a sequência de testes AB e BA. Indicam, desta forma, que a ordem das sessões com estímulos diferentes não altera o tempo necessário para a habituação ocorrer.

As curvas de habituação demonstraram uma redução gradual do número de respostas em função da repetição do estímulo, com um padrão típico de aceleração negativa. Concordam, assim, com a definição operacional de habituação que diz: "se um dado estímulo causa uma resposta, a repetição regular desse estímulo provoca uma redução gradual da resposta segundo uma função exponencial negativa²." (THOMPSON & SPENCER, 1966, pag. 18).

Deve-se considerar que em curvas de habituação, a função exponencial negativa refere-se a uma construção teórica pois, podem ser caracterizadas como tal, uma vez que muitas vezes são observados nos períodos iniciais de estimulação um aumento no sob a definição exata da equação, algumas curvas encontradas não número de respostas antes da habituação se estabelecer. Observa-

²Função exponencial negativa é uma função decrescente, com uma lei do tipo $Y = a^x$, onde $a > 0$ e $a \neq 1$, cujos valores decrescem quando x cresce (DI PIERRO NETTO, 1990).

se fato semelhante nas curvas individuais de habituação de praticamente todos os sujeitos em nossos dados, as quais mostram, em algum instante do período de estimulação, ligeiros aumentos no número de respostas. Para GROVES, LEE & THOMPSON (1969), a origem deste processo depende da interação da frequência e intensidade do estímulo e da excitabilidade do organismo.

Em estudos de habituação de reflexo flexor a choques, em animais espinais (GROVES & THOMPSON, 1970), algumas curvas de habituação indicaram um aumento da resposta de flexão acima do nível controle ou inicial de estimulação, antes da habituação. Neste estudo os autores manipularam as variáveis de estímulos, e mostraram que, para estímulos de baixa intensidade e elevada frequência, estabelecia-se curvas de habituação pronunciada, ou seja, sem a presença deste pequeno incremento inicial da resposta antes de principiarem a decrescer. Quando a intensidade do estímulo era aumentada, com uma frequência moderada, era observado um aumento da resposta acima do nível inicial de estimulação (interpretado como sensibilização), seguido pela habituação. Estímulos de alta intensidade e com baixa frequência, resultavam apenas em elevação da resposta de flexão, ou seja, sensitização.

De acordo com estes dados, os autores propuseram dois tipos de sensibilização: um, de curta duração, que aparece com baixa intensidade de estímulos como um fenômeno transitório e que dura alguns segundos; outro, de longa duração, que aparece com intensidade de estímulos mais altas, como incremento lento e cuja duração pode prolongar-se por muitos minutos. Assim, dependendo da intensidade de estímulos, a curva de habituação apresentaria

uma fase de subida, resultante da sensibilização, seguida de uma queda, que caracterizaria a habituação. Portanto, a sensibilização e a habituação seriam provavelmente dois fenômenos competitivos, prevalecendo o mais intensamente excitado com a estimulação repetida.

As curvas de habituação também mostraram que, na segunda sessão experimental, vinte e quatro horas após a primeira, ocorre recuperação da resposta, ou seja, o reaparecimento da exploração ao mesmo estímulo sonoro utilizado na sessão anterior. O segundo parâmetro estabelecido por THOMPSON & SPENCER (1966, pag. 18) descreve este fato: "Se o estímulo diante do qual já tenha ocorrido habituação for retirado da situação durante algum tempo, há uma tendência à recuperação da resposta quando da sua reapresentação".

A introdução de um novo estímulo durante a segunda sessão de habituação promoveu o reaparecimento das respostas pré-exploratórias e exploratórias. Esses dados coincidem com duas das características de habituação enunciadas por THOMPSON e SPENCER (1966, pag. 19). "A apresentação de um outro estímulo, provoca recuperação da resposta ao nível inicial" e "Se forem apresentados estímulos desabituantos de modo repetitivo, a desabituação também entra em habituação". Vale aqui comentar que o termo desabituação tem sido usado somente para se referir ao aumento de sensibilidade devido à apresentação de um estímulo diferente, o estímulo desabitoador. A habituação é claramente indicada quando um estímulo diferente (desabitoador) é apresentado, resultando na recuperação imediata da resposta, fato observado em nosso experi-

mento com a introdução do novo estímulo durante a segunda sessão de habituação. De acordo com a teoria do processo duplo elaborada por GROVES & THOMPSON (1970), o processo de desabituação não pode ser considerado apenas como uma interrupção do processo de habituação, mas sim, um processo de sensibilização (incremento de uma resposta). Basicamente essa hipótese se resume em dois sistemas independentes envolvidos na emissão de uma resposta. Um é o sistema direto estímulo-resposta, no qual se realiza a habituação. O outro é o sistema de estado, que reflete o estado geral do organismo, sua reatividade, sensibilidade e alerta em relação ao estímulo, que constitui o sistema sensitizador. Ambos são paralelos e independentes, mas interagem.

Um outro dado interessante é o menor número de tentativas para habituação durante a segunda sessão experimental para os sujeitos controles, independentemente do estímulo apresentado. Quando se considera a influência do primeiro treino de habituação, verifica-se na segunda sessão uma aceleração da habituação. Além disso, a comparação das médias do NIA entre as primeiras e segundas sessões indicam que a magnitude da resposta é sempre menor no início das segundas sessões. Observa-se também que, mesmo ocorrendo o reaparecimento da resposta de exploração na segunda sessão com a apresentação de um novo estímulo, a frequência da resposta ao novo estímulo é significativamente menor quando comparada com os dados da primeira sessão experimental para os controles. Esses dados são interpretados como devidos à influência do primeiro treino de habituação sobre a segunda sessão, indicando que a habituação envolveu fatores de aprendizagem a longo

prazo. Isto concorda com o terceiro parâmetro de habituação (THOMPSON & SPENCER, 1966, pag. 18) . "Se forem dadas repetidas séries de treinamentos de habituação, e recuperação, a habituação tornar-se-a sucessivamente mais rápida".

A retenção a longo prazo da habituação tem sido descrita para muitas espécies de animais, porém, com nenhuma diferença sistemática óbvia entre as espécies. A retenção da habituação foi constatada em vinte e um dias em *Aplysia* (CARREW, PINSKER e KANDEL, 1972), quarenta e dois dias em ratos (LEATON, 1974) e em dezoito dias em pombos (VALENTINUZZI, 1993). Contudo, estes dados não podem ser considerados como o período máximo de retenção para estas espécies, uma vez que não existem estudos específicos direcionados a este tipo de análise.

A habituação ao novo estímulo apresentado na segunda sessão também concorda com o sétimo parâmetro de habituação (THOMPSON & SPENCER, 1966, pag. 19): " A habituação da resposta para um dado estímulo exhibe generalização para outro estímulo". Este parâmetro especifica que, quando ocorre a redução da resposta a um estímulo, a resposta a outro estímulo similar será no mínimo reduzida parcialmente. Alguns estudos (ADES E MACEDO, 1975; CHEEVER & KOSHLAND Jr., 1994; FILE, 1972; MONTGOMERY, 1953; ZANGROSSI & FILE, 1994) demonstraram que um ponto importante desta característica é que, a generalização não é completa. Isto é, após a habituação a um dado estímulo, ocorrerá a recuperação parcial da resposta quando da apresentação de um novo estímulo, porém a habituação a este novo estímulo se processará mais rapidamente somente quando existir similaridade física entre os

estímulos. Por outro lado, GOILPIN & ROETNER (1978); SALLES (1984) demonstraram em seus estudos que a generalização da habituação pode ocorrer também entre estímulos pertencentes a modalidades diferentes.

Não é objetivo fundamental no presente estudo, discutir os critérios de habituação estabelecidos por THOMPSON & SPENCER, (1966). No entanto é necessário ressaltar que nossos dados são interessantes à medida em que se enquadram nitidamente nos critérios previamente estabelecidos e demonstram que o processo de habituação a estimulação sonora em pombos replica dados da literatura (ADAMO & BENNETT, 1967; GONZALES-LIMA, FINKENSTADT & EWERT, 1989; SHARPLESS & JASPER, 1956; TOLEDO, 1989; VALENTIZUZZI, 1993; WICKELGREN, 1968).

Para levantar hipóteses sobre quais estruturas neurais estariam correlacionadas a esta forma de aprendizagem seriam necessários procedimentos especialmente voltados a isso, como por exemplo, potenciais evocados, demarcação de áreas neurais ou lesões localizadas. Neste sentido, alguns estudos de lesões do sistema nervoso tem-nos fornecido alguns correlatos.

GLASER e GRIFFIN (1962) e GRIFFIN e PEARSON (1968) mostraram que lesões bilaterais do córtex frontal de ratos impedia a habituação da modificação da frequência cardíaca em resposta a alterações da temperatura, bem como do reflexo de flexão em resposta a um estímulo nocivo. KOLB (1974) descreveu habituação do comportamento exploratório de ratos submetidos a lesão do córtex frontal orbital e impedimento da habituação quando a lesão envolvia o córtex frontal medial.

Dois experimentos, utilizando técnicas de ablação do neocortex, foram realizados por SOKOLOV (1930), um com cães e outro com pombos. De acordo com a revisão de VINOGRADOVA, 1961, (Em: GRAY, 1975) o resultado dessa cirurgia foi uma completa resistência à habituação da resposta de orientação motora (movimento da cabeça e olhos junto à fonte de estímulo). JOUVET & MICHEL (1959) registraram alterações do EEG do subcortex a apresentação de novos estímulos após a remoção completa do neocortex em gatos. O resultado desses experimentos não mostraram sinal de habituação das alterações de EEG a nível subcortical. JOUVET relatou também que a habituação era alcançada se uma pequena porção do córtex fosse deixado intacta. Foi baseado nestes dados que SOKOLOV (1960) propôs o modelo de habituação da resposta de orientação onde, o neocortex codificaria e armazenaria informações referentes a todos os parâmetros do estímulo (modalidade, intensidade, duração e intervalos inter-estímulos) e exerceria uma retroalimentação a nível de formação reticular mesencefálica, a qual recebe entrada sensorial se não por aferentes colaterais, então por outras rotas, de todos os estímulos, levando a habituação da resposta. Anteriormente, neste mesmo sentido, SHARPLES & JASPER (1956) também tinham proposto que a habituação da reação de alerta depende de um sistema inibitório telencefálico.

Dentre as várias estruturas dos sistemas sensoriais, o córtex auditivo teve sua importância no processo de habituação. THOMPSON & WELKER (1963) verificaram que a habituação a curto prazo da reação de orientação a estímulos auditivos continuava ocorrendo após a destruição bilateral do córtex auditivo em ga-

tos; porém, não havia habituação a longo prazo da reação aos estímulos.

Nas últimas décadas tem sido frequentemente colocada (BERNTSON ET. COL, 1983; BROWN & BUCHAWALD, 1976; FOX, 1979; GOGAN, 1970; GONZALES-LIMA ET. COLS., 1989; KÖLLER, 1976) a sugestão de que o processo de habituação ocorra a níveis sub-corticais.

GOGAN (1970) sugeriu a ocorrência da habituação da resposta motora em humanos, principalmente em estruturas caudais ao córtex, incluindo neurônios espinais; BROWN & BUCHAWALD (1976) demonstrou habituação a sons, mais pronunciada no núcleo coclear isolado de gatos decerebrados; KOHLER (1976), sugeriu a importância da integridade do núcleo septo-lateral na habituação da resposta de orientação; FOX (1979) demonstrou habituação a curto prazo da resposta de sobressalto acústico em ratos decerebrados, sugerindo que estruturas rostrais ao mesencéfalo não são necessárias para este processo. BERNTSON, TUBER, RONCA & BACHMAN (1983) demonstraram que processos de habituação ocorrem mesmo em humanos decerebrados; GONZALES-LIMA, FINKENSTAD & EWERT (1989) sugeriram que a habituação a estímulos sonoros a longo prazo deve ocorrer em regiões auditivas subtalencefálicas como por ex. núcleos auditivos periféricos; SPERATI, LOPIANO & MONTAROLO (1989) e LOPIANO, SPERAT & MONTAROLO (1990), demonstraram que o vermis cerebelar é essencial para a aquisição, porém não para a retenção da habituação da resposta de sobressalto acústico.

Outros estudos tem proposto o envolvimento da Formação Reticular nos processos de habituação da resposta de orientação e

sobressalto acústico em ratos (GROVES & LYNCH, 1972; JORDAN & LEATON, 1982; LEITNER, POWERS, STITT & HOFFMAN, 1981). A Formação Reticular bulbo-pontina mediaría a habituação a curto prazo e a habituação a longo prazo, envolveria regiões mais rostrais. Neste mesmo sentido, JORDAN & LEATON (1982) observaram que lesões da Formação Reticular Mesencefálica (FRM) afetavam a habituação a longo prazo, no entanto, sem afetar a curto prazo. Habituação a curto prazo seria então mediada pela via estímulo-resposta na Formação Reticular Pontina (FRP). Superimposto a este mecanismo intrínseco a curto prazo, estaria um mecanismo a longo prazo extrínseco a via estímulo-resposta, que se estenderia a regiões mais rostrais a via estímulo-resposta. Assim, lesões da FRM neste experimento estariam lesando diretamente o mecanismo extrínseco ou interrompendo fibras de passagem de um mecanismo existente em regiões mais rostrais a FRP.

Num sentido mais amplo, poderíamos propor a participação do telencéfalo neste mecanismo extrínseco. Alguns estudos (MIZUMO, CLEMENTE & SAVERLAND, 1968; VALVERDE, 1962) demonstraram que, em mamíferos algumas regiões corticais sensoriais inervam regiões reticulares, incluindo áreas mesencefálicas. Estas áreas mesencefálicas tem sido propostas (GROVES & LYNCH, 1972) como os substratos neurais da habituação. Portanto, a possibilidade de retransmissão de informações sensoriais corticais aos núcleos reticulares teria um importante significado funcional, por permitir certas influências corticais sobre habituação.

Quando estudamos a habituação em função do estímulo ambiental, temos que considerar que esta abordagem implica na ati-

vação de sistema sensorial pelo estímulo apresentado, na via motora envolvida no comportamento eliciado e no funcionamento de sistemas integradores, ou seja, no conjunto de estruturas não relacionadas diretamente ao processamento de informação sensorial ou comando motor.

Considerando os dados do nosso estudo, em que, os pombos destelencefalados da mesma forma que os controles, respondem ao estímulo sonoro, parece interessante supor que exista ao menos uma via anátomo-funcional entre os núcleos sensoriais auditivos e os núcleos motores a níveis subtelencefálicos, envolvidos no processamento do comportamento exploratório. O mesmo pode ser sugerido quanto ao processo de habituação desta resposta. De um ponto de vista evolutivo é interessante supor que, a habituação, uma forma simples de aprendizagem, de fundamental importância aos seres vivos e encontrada em todo reino animal, seja organizada a níveis subtelencefálicos. As estruturas telencefálicas em aves ou corticais em mamíferos, poderiam ter adquirido com a evolução, um papel modulatório sobre esta forma de aprendizagem.

Os vários estudos citados até aqui também tornam claro que muitas estruturas neurais devem estar integradas na mediação da habituação a curto e a longo prazo. Assim, da mesma forma que em mamíferos, em aves o processo de habituação deve envolver não apenas uma determinada região neural, mas depender da interação de várias regiões neurais.

Finalmente, pode-se dizer que este trabalho se caracteriza por mostrar uma facilitação da habituação a curto prazo da resposta exploratória a sons em pombos destelencefalados

replicando dados anteriores do laboratório (TOLEDO, 1989; TOLEDO & FERRARI, 1991). Ao mesmo tempo, levanta questões sobre a organização desta forma de aprendizagem e do comportamento exploratório à níveis subtelencefálicos e sobre a plasticidade neural das estruturas envolvidas.

Considerando-se ainda, os dados do presente estudo e todas as implicações discutidas, pode-se ainda levantar alguns pontos de interesse para uma análise mais sistemática sobre o papel do telencéfalo na habituação a longo prazo e nos processos de generalização de estímulos. Seria interessante neste sentido, estudos que investigassem pronunciadamente os efeitos de diferentes modalidades de estímulos, de diferentes intervalos de tempo entre a cirurgia de ablação e os testes de habituação, bem como a análise precisa de plasticidade neural dos sistemas subtelencefálicos.

RESUMO

Habituação refere-se ao processo de diminuição na ocorrência ou amplitude de uma resposta comportamental nas situações em que um estímulo é apresentado repetida ou continuamente. Neste trabalho o processo de habituação da resposta de exploração foi analisado em dois experimentos. O objetivo geral foi a análise da habituação a estímulos sonoros em pombos previamente destelencefalados e submetidos à exposição de dois sons, um de 1.000-Hz, 83-dB (estímulo A) e outro de 500-Hz, 85-dB (estímulo B). Em cada experimento os pombos foram atribuídos a três grupos: Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem e Lesão Telencefálica-Aprendizagem. No Experimento I os pombos tiveram a primeira sessão de habituação com o estímulo A (1.000-Hz, 83-dB, 1 s) e vinte e quatro horas após, tiveram uma segunda sessão com a introdução do estímulo B (500-Hz, 85-dB, 1 s). No Experimento II a sequência de testes com os estímulos foi invertida. As sessões tiveram a apresentação de estímulo a cada 30 s, num máximo de 60 tentativas, ou até a ocorrência de 10 estímulos sem respostas exploratórias. Análise de variância de Kruskal-Wallis foi utilizada para comparações entre grupos e provas de Wilcoxon e de Friedman para comparações intra-grupo. Comparações múltiplas de Bonferroni foram realizadas para indicar diferenças entre e intra grupos. Os resultados indicaram que a habituação ao som ocorreu nos dois Experimentos, para todos os grupos, independentemente da sequência de estímulos. Comparações entre grupos controles não mostraram diferenças quanto ao número de tentativas ($p > 0,05$). No entanto, em ambos os experimentos, os pombos destelencefalados habituaram com menor número de tentativas em comparação aos grupos controles ($p < 0,05$). Comparações intra-grupos, indicaram diferenças entre as sessões para os pombos-controles ($p < 0,05$), mas não para os lesados ($p > 0,05$). Análise de percepção diferencial aos estímulos mostrou diferenças apenas entre os grupos lesados. A Análise histológica mostrou completa ablação das áreas telencefálicas, com tecidos remanescentes da área parahipocampal. Esses dados são sugestivos de: (a) uma facilitação da habituação a curto prazo da resposta exploratória em função da lesão; (b) envolvimento do telencéfalo quanto aos efeitos de habituação a longo prazo; (c) responder preferencial a sons mais graves ou seja, ao estímulo B. Em conjunto os dados favorecem discussões sobre o papel do telencéfalo na modulação no processo de habituação a estimulação sonora e enfatizam a importância das estruturas subtelencefálicas na organização deste processo de aprendizagem e do comportamento exploratório.

ABSTRACT

Habituation refers to a process of decrement in the occurrence or magnitude of a response to a stimulus presented continuous or repeatedly. In this work, the habituation process of exploratory behavior was analysed in two experiments. The general objective was the analysis of habituation to acoustic stimulus in pigeons previously detelencephalated. In each experiment the pigeons were attributed to three distinct groups: No Lesion-Learning; Sham Lesion-Learning and Telencephalic Lesion-Learning. In Experiment I (sequence AB) the pigeons had the first session with stimulus A (1.000-Hz, 83-dB, 1 sec) and, twenty-four hours later, a second session with introduction of stimulus B (500-Hz, 85-dB, 1sec). In Experiment II the sequence of tests with the two stimuli was inverted (sequence BA). The sessions had presentation of stimuli every 30 sec, until the occurrence of 10 stimuli without exploratory responding or 60 trials. Statistical analysis used Kruskal-Wallis for between-group comparisons. Intra-group comparisons used Friedman and Wilcoxon tests. The results indicated that habituation occurred in both Experiment I and Experiment II for all groups, independently of stimulus sequence. Comparisons between control groups did not indicate differences in number of trials to habituation ($p > 0,05$). In both experiments, detelencephalated pigeons habituated with lower number of trials in comparison to the control groups ($p < 0,05$). Intra-group comparisons indicate between-sessions differences in number of stimulus to habituation for control pigeons ($p < 0,05$), but not for experimental birds ($p > 0,05$). Analysis of the coefficient of differential perception to the stimuli indicated differences only for lesioned birds. The histological analysis showed extensive ablation of the telencephalon, with remaining tissues of parahipocampal area. These data are suggestive of: (a) a facilitation of short-term habituation of the exploratory response in detelencephalated pigeons; (b) telencephalon involvement in the long-term effect of habituation ; (c) responding to be differently affected by introduction of stimulus B following stimulus A and by introduction of stimulus A following stimulus B. These data permit a discussion about the functional role of telencephalon in the habituation process to auditory stimulus and rouse questions on the processing of accoustic information by detelencephalated pigeons.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMO, N.J. & BENNETT, T.L.Jr.. The effect of hyperstriatal lesions on head orientation to a sound stimulus in chickens. *Experimental Neurology*, 19: 166-175, 1967.
- ADES, C. & MACEDO, L.. A exploração olfativa no rato: Influência no desempenho de uma resposta aprendida. *Ciência e Cultura*, 27: 62-67, 1975.
- ARENDES, J. J. A. & ZEIGLER, H. P.. 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, 1986.
- BERLYNE, D.E.. *Conflict, arousal and curiosit*. New York: Mc Graw-Hill Book Company, 1960. 350 p.
- _____ Curiosity and Exploration. *Science*, 153: 25-33, 1966.
- BERNTSON, G.G., TUBER, D.S., RONCA, A.E. & BACHMAN, D.S..The Decerebrate Human: Associative Learning. *Experimental Neurology*, 81: 77-78, 1983.
- BIEDERMAN-THORSON, M.. Auditory response of units in the ovoid nucleus and cerebrum (Fiel L) of the ring dove. *Brain Research*, 24: 247-256, 1970.
- BOHLIN, G.. Monotonous stimulation, sleep onset and habituation

- of the orientating reaction. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 31: 593-601, 1971.
- BOORD, R. L.. The anatomy of the avian auditory system. *Annals of New York Academy of Sciences*, 167: 186-198, 1969.
- BROWN, K.A. & BUCHWALD, J.S.. Response decrements during repetitive tone stimulation in the surgically isolated cochlear nucleus. *Experimental neurology*, 53: 663-669, 1976.
- BRUNELLI, M.; MAGNI, F.; MORUZZI, G. & MUSUMECI, D.. Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. *Archives Italiennes de Biologia*, 285-321, 1972.
- BUCKLAND, G., BUCKLAND, J., JAMIESON, C. & ISON, J.R.. Inhibition of startle response to acoustic stimulation produced by visual prestimulation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 67(4): 493-496, 1969.
- BUZSÁKI, G.. The "Where is it reflex?": Autoshaping the orienting Response. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 37(3): 461-484, May, 1982.
- CAREW, T. J.; PINSKER, H. M. & KANDEL, E. R.. Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, 175: 451-454, 1972.
- CARLTON, P. L.. Brain acetylcholine and habituation. In P. Bradley & M. Fink (eds), *Progress in Brain Reserch*, Vol. 28, *Anticholinergic drugs and brain functions in animals and man*, Amsterdam: Elsevier, 1968.

- CASTELLUCCI, V., PINSKER, H. KUPFERMANN, I., & KANDEL, E. R..
Neuronal correlates of habituation and dishabituation of the
gill-withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, 167: 1743-1748,
1969.
- CASTELLUCCI, V. & KANDEL, E.. 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*, Hilledale,
New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, 1976.
- CHEEVER, L. & KOSHLAND Jr., D. E.. Habituation of neurosecretory
responses to extracellular ATP in PC 12 cells. *The Journal of
Neuroscience*, 14 (8): 4831-4838, 1994.
- CHIANG, C. L. & SELVIN, S.. *Biology and Public Health Statistics*.
Univ. of California, Berkely, CA, EUA: Moby Dick, 1985. (Notes
from the courses taught by Chin Long Chiang, S. Schin, C. Lang
Hauser.
- COHEN, D. H. & KARTEN, H. J.. The structural organization of the
avian brain: An overview. In I. J. Goodman and M. W. Schein
(eds), *Birds: Brain and Behavior*. New York: Academic Press, 29-
73, 1974.
- COHEN, D. H. & SHERMAN, S. M.. O sistema auditivo. Em Berne &
Levy. *Fisiologia*. 2a. ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan,
pp. 129-156, 1990.

- CORREIA, M. J., EDEN, A. R., WESTLUND, K. N. & COULTER, J. D.. Organization of ascending auditory pathways in the pigeon (*Columba livia*) as determined by autoradiographic methods. *Brain Research*, 234: 205-212, 1982.
- COTMAN, C. W. & MCGAUGH, J. L.. *Behavioral Neuroscience. An Introduction*. New York: Academic Press, 1980.
- DARWIN, C.. Instinct: A posthumous essay, 1884 In E. R. Kandel (ed). *Cellular basis of behavior. An introduction to invertebrate neurobiology*. San Francisco: Freeman, 12-13, 1976.
- DAVIS, M.. Signal-to-noise ratio as a predictor of startle amplitude and habituation in the rat. *Journal of Comparative Physiological and Psychology*, 86(5): 812-825, 1974.
- DIAMOND, I.; JONES, E. & POWELL, T.. The projection of the auditory cortex upon the diencephalon and brain stem in the cat. *Brain Research*, 15: 304-340, 1969.
- DI PIERRO, S. NETO & ALMEIDA, N. S.. Função Exponencial. *Matemática Curso Fundamental*, vol 1, São Paulo: Editora Scipione, 124-137, 1990.
- FERRARI, E. A. M.. Catálogo de Comportamentos de pombos (*Columba livia*), 1982, Campinas, SP. *Reunião Anual de SBPC*, Campinas, julho de 1982.
- FILE, S. E. & RUSSELL, I. S.. specificity and savings of behavioral habituation over a series of intra - and intermodal stimuli. *Quarterly Journal of experimental Psychology*, 24: 465-473,

1972.

- FILE, S. E.. Long-term retention of behavioral habituation in the rat. *Animal Behaviour*, 21: 585-589, 1973.
- FOX, J. E.. Habituation and prestimulus inhibition of the auditory startle reflex in decerebrate rats. *Physiology and Behavior*. 23: 291-297, 1979.
- GLEITMAN, H.. Place learning without prior performance. *Journal of Comparative Physiological and Psychology*, 48(2): 77-79, 1955.
- GOILPIN, A. R. & ROETNER, S. C.. Intermodal stimulus generalization and retention of habituation in earthworms. *Psychological Reports*, 42: 683-690, 1978.
- GOGAN, P.. The startle and orientating reactions in man. A study of their characteristics and habituation. *Brain Research*, 18: 117-135, 1970.
- GONZALES-LIMA, F. FINKENSTADT, T. & EWERT, J. P.. Learning-related activation in the auditory system of the rat produced by long-term habituation: a 2-deoxyglucose study. *Brain Research*, 489: 67-79, 1989.
- GLASER, E. M. & GRIFFIN, J. P.. Influence of the cerebral cortex on habituation. *Journal of Physiology*, 160: 429-445, 1962.
- GRAY, J. A.. *Elements of a Two-Process Theory of Learning*, London: Academic Press Inc., 1975, 423 p.

- GRIFFIN, J. P., PEARSON, J. A.. The effect of lesions of the frontal areas of the cerebral cortex on habituation of the withdrawal response in the rat, *Brain Research*, 8: 177-184, 1968.
- GROVES, P. M.; LEE, D. & THOMPSON, R. F.. Effects of stimulus frequency and intensity on habituation and sensitization in acute spinal cat. *Physiology and Behavior*, 4: 383-388, 1969.
- GROVES, P. M. & THOMPSON, R. F.. Habituation : A dual-process theory. *Psychological Review*, 77(5): 419-450, 1970.
- GROVES, P. M. & LYNCH, G. S.. Mechanisms of habituation in the brain stem. *Psychology Review*, 237-244, 1972.
- GRUZELIER, J. & EVES, F.. Rate of habituation of electrodermal orienting responses: A comparison of instructions to stop responding, count stimuli, or relax and remain indifferent. *International Journal of Psychophysiology*, 4: 289-291, 1987.
- HARRIS, J. D.. Habitatory response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*, 40: 385-422, 1943.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R. Neurophysiological correlates of habituation and other manifestations of plastic inhibition. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology Suppl.*, 13: 104-114, 1960.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R. SCHERRER, H. & VALASCO, M. Central influences on afferent conduction in the somatic and visual pathways. *Acta neurologica latinoamericana*, 2: 8-22, 1956.

- HORN, G.. Neuronal mechanism of habituation. *Nature*, 215: 707-711, 1967.
- HUMPHREY G.. The nature of learning, 1933. In Thomas J. Tighe and Robert N. Leaton (eds.). *Habituation. Perspectives from child Development Animal Behavior and Neurophysiology*, Hilesdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, 1976.
- IRLE, E.. Lesion size and recovery of function: some new perspectives. *Brain Research Reviews*, 12: 307-320, 1987.
- JORDAN, W. P. & LEATON , R. N.. Effects of mesencephalic reticular formation lesions on habituation of startle and lick suppression responses in the rat. *Journal of comparative and Physiological Psychology*, 96(2): 170-183, 1982.
- JOUVET, M. & MICHEL, F.. Aspects électrocéphalographiques de L'habituation de la réaction perception without familiarity cues, 1959 In J.A. GRAY, (ed.). *Elements of a Two-Process Theory of Learning*, London: Academic Press Inc., p 23, 1975.
- KANDEL, E. R.. Cellular basis of behavior. *An introduction to invertebrate neurobiology*. San Francisco : Freeman, 1976.
- KARTEN, H. J.. The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). II. Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. *Brain Resarch*, 11 : 134-153, 1968.

- KARTEN, H. J. & HODOS, W.. *A stereotaxic Atlas of the brain of the pigeons.* (*Columba livia*), Baltimore, M. D.: Johns Hopkins Press, 1967.
- KELLEY, D. B. & NOTTEBOHM, F.. Projections of a telencephalic auditory nucleus - Field L - in the canary. *Journal Comparative Neurology*, 183: 455-470, 1979.
- KLEIN, M. & KANDEL, E. R.. Presynaptic modulation of voltage-dependent Ca^{2+} current: mechanism for behavioral sensitization in *Aplysia California*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 75(7): 3512-3516, 1978.
- KOLB, B.. Some tests of response habituation in rats with discrete lesions to the orbital or medial frontal cortex. *Canadian Journal Psychology*, 28: 260-267, 1974.
- KÖHLER, C.. Habituation of the orienting response after medial and lateral septal lesions in the albino rat. *Behavioral Biology*, 16: 63-72, 1976.
- KONISHI, M.. Hearing and vocalization in song birds. In I. J. Goodman and M. W. Schein (eds)., *Birds: Brain and Behavior*. New York and London: Academic Press, 77-86, 1974
- KOZAK, W. , MCFARLANE, M. B., & WESTERMAN, R.. Long lasting re-

- versible changes in the reflex responses of chronic spinal cats to touch, heat and cold. *Nature*, 193: 171-173, 1962.
- KREITHEN, M. L. & KEETON, W. T.. Detection of changes in atmospheric pressure by the homing pigeon, *Columba livia*. *Journal Comparative Physiology*, 89: 73-82, 1974.
- KREITHEN, M. L., & QUINE, D. B.. Infrasound detection by the homing pigeon : a behavioral audiogram. *Journal Comparative Physiology*, 129: 1-4, 1979.
- LEATON, R. N.. Long-term retention of the habituation of lick suppression in rats. *Journal Comparative Physiological Psychology*, 87: 1157-1164, 1974.
- LEHNER, G. F. J.. A study of the extinction of unconditioned reflexes. *Journal of Experimental Psychology*, 29: 435-456, 1941.
- LEITNER, D. S.; POWERS, A. S.; STITT, C. L. & HOFFMAN, H.S.. Mid-brain reticular formation involvement in the inhibition of acoustic startle. *Psychology and Behavior*, 26: 259-268, 1981.
- LETHLEAN, A. K.. Habituation in the rat spinal cord - A triggered process. *Federation Proceedings*, 24: 217, 1965.
- LE VERE, T. E.., Recovery of function after brain damage: a theory for the behavioral deficit. *Physiological and Psychology*, 8: 297-308, 1980.
- _____ Recoveries of function after brain damage: Variables influencing retrieval of latent memories. *Physiological and*

- Psychology*, 12(2): 73-80, 1984.
- LEWY, A. J. & SEIDEN, L. S.. Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, 175: 451- 456, 1972.
- LOPIANO, L. SPERAT, C. De & MONTAROLO, P. G.. Long-term habituation of the acoustic startle response : Role of the cerebellar vermis. *Neuroscience*, 35(1): 79-84, 1990.
- MARINO-NETO, J & SABBATINI, R.M.E. Discrete telencephalic lesions accelerate the habituation rate of behavioral arousal responses in siamese fighting fish (*Betta Splendens*). *Brazilian Journal Medical and Biology Research.*, 16: 271-278, 1983.
- MCINTOSH, A. R. and GONZALEZ-LIMA, F.. Structural modeling of functional neural pathway mapped with 2-deoxyglucose : effects of acoustic startle habituation on the auditory system. *Brain Research*, 547(2): 295-302, 1991.
- MILLENSON, J.R.. *Princípios de Análise do Comportamento*. Coordenada. Editora de Brasília, 1967.
- MINO T. & MYATA, Y.. Effects of the range of stimulus variation upon habituation of the orienting response. *Psychophysiology*, 12(2): 136-140, 1975.
- MIZUMO, N., CLEMENTE, C. & SAVERLAND, E.. Projections from the orbital gyrus in the cat, to brain stem structures. *Journal of Comparative Neurology*, 133: 463-476, 1968.
- MONTGOMERY, K. C.. Exploratory behavior as a function of "simila-

- rity" of stimulus situations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46: 129-133, 1953.
- MOUNTCASTLE, E. V. B.. Central neural mechanisms in hearing. *Medical Physiology*, Sant Louis, USA: C. V. Mosby Company, 412-439, 1974.
- NECKER, R.. "Hearing". In. M. ABS (ed). *Physiology and Behavior of the pigeon*, New York: Academic Press, 193-219, 1983.
- PAVLOV, I. P. Les réflexes conditionnels, Paris: Librairie Félix Alcan, 1932. 379 p. In J.A. GRAY (Ed.) *Elements of a Two-Process Theory of learning*, London: Academic press Inc., 1975.
- PRIBRAM, K. H.. The limbic system, efferent control of neural inhibition and behavior. In: W. R. Adey & T. Tokingane (eds). *Progress in brain research*, vol. 27. Structure and function of the limbic system, Amsterdam: Elsevier, 1967.
- PROSSER, C. C., & HUNTER, W. S.. The extinction of startle responses and spinal reflexes in the white rat. *American Journal of Physiology*, 117: 609-618, 1936.
- QUINE, D. B. & KREITHEN, M. L.. Frequency shift discrimination: can homing pigeons locate infrasounds by doppler shifts?. *Journal comparative Physiology*, 141: 153-155, 1981.
- RASMUSSEN, G. L.. Anatomic relationships of the ascending and descending auditory system. In W. S. Field & B. R. Alford (eds), *Neurological Aspects of Auditory and Vestibular Disorders*: 5-23, Springfield: Charles C. Thomas, 1964.

RITTER, W., VAUGHAN, H.G.Jr. & COSTA, L.D.. Orienting and habituation to auditory stimuli: a study of short term changes in average evoked responses. *Electroencephalography and Clinial Neurophysiology*, 25: 550-556, 1968.

ROGERS, F. T.. Studies on the brain stem. I: Regulation of body temperature in the pigeon an its relation to certain cerebral lesions. *Americal Journal Physiology*, 49: 271-283, 1919.

_____ Studies of the brain stem. VI. An experimental study of the corpus striatum behavior. *Journal Comparative Neurology*, 35: 21, 1922.

ROSE, E. W.. Uber die cytoarchitektonische gliederung desvorderhins der vogel, 1914. In Goodman & M.W. Scthein (eds), *Birds: Brain and Behavior*, New York and London: Academmic Press, 29-73, 1974.

ROSENZWEIG, M. R. & LEIMAN, A. L.. *Physiological Psychology*, Toronto: D. C. Heath and Co., 1982.

RUSKIN, R. S. & GOODMAN, I. J.. Changes in locomotor activiy following basal forebrain lesions in the pigeon. *Psychology Science*, 22: 181-183, 1971.

SALLES, J. B.. *Habituação de Respostas Exploratórias: Generalização Intermodal e Efeitos de Contexto*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP, 1984.

SCHERMULY, L. & KLINKE, R.. Infrasound sensitive neurones in the

- pigeon cochlear ganglion. *Journal of Comparative Physiology*, 166: 355-363, 1990.
- SHARPLESS, S., & JASPER, H.. Habituation of the arousal reaction. *Brain*, 79: 655-680, 1956.
- SHERRINGTON, C. S.. The integrative action of the nervous system, New Haven : Yale University Press, 1906. In T. J. TIGHE and R. N. LEATON (Eds.) *Habituation: Perspectives from Child Development, Animal Behavior and Neurophysiology*, Hillesdale, new Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, 1976.
- SHURRAGER, P .S., & CULLER, E.. Conditioned extinction of a reflex in the spinal dog. *Journal of Experimental Psychology*, 28: 287-303, 1941.
- SHURRAGER, P. S., & SHURRAGER, H. C.. Converting a spinal C. R. into a reflex. *Journal of Experimental Psychology*, 29: 217-224, 1941.
- SIEGEL, S.. *Estatística Não - Paramétrica para as ciências do comportamento*, São Paulo: Editora Mac Graw - Hill do Brasil, Ltda, 1975.
- SILVA, V. L. da ..*Repertório Comportamental de Pombos (Columba livia) em Cativeiro: Efeitos de lesões Telencefálicas*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP, SP, 1990.
- SKINNER, R. B. R.. *The behavior or organisms: An experimental analysis*. New york: Appleton-Century Corfts, 1938.

SOKOLOV, E. N.. Neuronal models and the orienting influence. In M. A. B. Brazier (Ed), *The Central Nervous system and behavior: III*, New York: Macy Foundation, 1960.

_____ *Perception and the conditioned reflex*. New York: The Macmillam Company, 1963.

SPENCER, W. A., THOMPSON, R. F., & NEILSON, D. R. Jr.. Analysis of polysynaptic reflex response decrement in the spinal cat. *Physiologist*, 7: 262, 1964.

_____ Response decrement of flexion reflex in the acute spinal cat and transient restoration by strong stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 29: 221-239, 1966 (a).

_____ Alteration in responsiveness of ascending and reflex pathways actived by iterated cutaneous afferent volleys. *Journal of Neurophysiology*, 29: 240-252, 1966 (b).

_____ Decrement of ventral root electrotonus and intracellularly record post-synaptic potentials produced by iterated cutaneous afferent volleys. *Journal of Neurophysiology*, 29: 253-274, 1966 (c).

SPERATI, De C., LOPIANO, L. & MONTAROLO, P. G.. Lesion of the olive do not affect long or short-term habituation of the acoustic startle response in rats. *Neuroscience Letters*, 100:(1-3): 164-168, 1989.

STADDON, J. E. R.. *Adaptative Behavior and Learning*. Cambridge":

University Press, 1983.

- STEIN, L .. Habituation and stimulus novelty: A model based on classical conditioning. *Psychological Review*, 73(4): 352-356, 1966.
- SULLIVAN, W. E. & KONISHI, M.. Segregation of stimulus phase and intensity coding on the cochlear nucleus of the barn owl. *Journal of Neuroscience*, 4: 1787-1799, 1984.
- TEN CATE, J.. The nervous system of birds. In P. D. Sturkie (Ed) , *Avian Physiology*, 2 ed., Ithaca, New York: Constock Publishing Associates, 1965.
- THEURICH, M.; LANGNERD, G. & SCHEICH, H.. Infrasound responses in the midbrain of the guinea fowl. *Neuroscience Letters*, 49: 81-86, 1984.
- THOMPSON, R.. *The Brain. An introduction to Neuroscience*, New York: W. H. Freeman and Company, 1985.
- THOMPSON, R. F. & SPENCER, W. A.. Habituation : A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review*, 73(1): 16-43, 1966.
- THOMPSON, R. F., & WELKER, W. I.. Role of auditory cortex in reflex head orientation by cats to auditory stimuli. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56: 996-1002, 1963.
- TIMO-IARIA, C.. *Sistemas sensoriais*. Em: Margarida M.Aires (ed).

Fisiologia Básica, Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1985.

TOLEDO, C. A. B.. *Facilitação da habituação da resposta exploratória à estímulos sonoros em pombos destelencefalados*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Fisiologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP, 1989.

TOLEDO, C. A. B. & FERRARI, E. A. M.. Habituation to sound stimulation in Detelencephalated Pigeons (*Columba livia*). *Brazilian Journal of Medical Biological Research*, 24: 187-190, 1991.

TUGE, H. & SHIMA, I.. Defensive conditioned reflex after destruction of the forebrain in pigeons. *Journal Comparative of Neurology*, 111: 427-446, 1959.

VALENTINUZZI, V.S.. *Variação noite-dia da habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros em pombos (Columba livia), submetidos a condições de luz-escuro e de luz contínua*. Dissertação de Tese de Mestrado, Instituto de Biologia, Unicamp, 1993.

VALVERDE, F.. Reticular formation of the albino rats brain stem. Cytoarchitecture and corticofugal connections. *Journal of Comparative Neurology*, 119: 25-54, 1962.

VINOGRADOVA, O. S.. The orienting reflex and its neurophysiological mechanisms, 1961. In J.A. GRAY (Ed), *Elements of a Two-Process Theory of Learning*, London: Academic Press Inc., p 23, 1975.

- WARCHOL, M. E. & DALLOS, P.. Neural response to very low- frequency sound in the avian cochlear nucleus. *Journal Comparative Physiology*, 166: 83-95, 1989.
- WATERS, W. F. & McDONALD, D.G.. Stimulus and temporal variables in the "Below-Zero" habituation of the orienting response. *Psychophysiology*, 12(4): 461-464, 1975.
- WHITLOW, J.W. Jr.. Short-Term memory in habituation and dishabituation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, 104(3): 189-206, 1975.
- WICKELGREN, W. O.. Effect of acoustic habituation on click-evoked responses in cats. *Journal Neurophysiology*, 31: 777-782, 1968.
- YODLOWSKI, M. L., KREITHEN, M. L., KEETON, W. T.. Detection of atmospheric infrasound by homing pigeons. *Nature*, 265: 725-726, 1977.
- ZANGROSSI, H. & FILE, S. E.. Habituation and generalization of phobic Responses to cat odor. *Brain Research*, 33: 189-194, 1994.
- ZEIGLER, H. P.. Effects of forebrain lesions upon activity in pigeons. *Journal of comparative Neurology*, 120: 183-190, 1963.

APÊNDICI

Tabela I. Número total de estímulos a que foram submetidos cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem), em cada sessão experimental. X: média; EPM: erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	NÚMERO DE TENTATIVAS	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO A	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO B
NAB	209	51	20
	228	53	37
	237	47	24
	262	38	18
	263	39	25
	X	45,6	24,8
	EPM	± 3,4	± 3,7
SAB	127	38	43
	191	59	30
	267	39	31
	299	37	24
	303	48	40
	304	48	33
	305	31	30
	306	38	30
	X	42,3	32,6
	EPM	± 3,4	± 2,3
LAB	91	26	24
	151	33	20
	152	54	37
	155	36	36
	193	33	30
	271	27	18
	301	15	25
	302	32	28
	X	32,0	27,2
	EPM	± 4,2	± 2,6

Tabela II. Nível Inicial de Atividade de Exploração obtidas em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	NÚMERO INICIAL DE ATIVIDADE	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO A	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO B
NAB	209	0,8	0,6
	228	1,4	0,8
	237	1,6	0,8
	262	1,0	0,4
	263	1,6	0,6
	X	1,3	0,6
	EPM	± 0,2	± 0,07

SAB	127	2,0	1,6
	191	1,4	1,2
	267	1,4	0,2
	299	1,0	1,2
	303	1,6	1,2
	304	1,8	1,2
	305	0,6	0,6
	306	1,4	0,8
	X	1,4	1,0
	EPM	± 0,2	± 0,16

LAB	91	1,0	0,8
	151	0,6	1,0
	152	1,2	0,4
	155	0,6	1,2
	193	0,6	1,2
	271	1,2	1,0
	301	1,8	1,0
	302	1,2	0,6
	X	1,0	0,9
	EPM	± 0,2	± 0,1

Tabela III. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória+ exploratória) obtido em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM:erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	X EXPLORAÇÃO	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO A	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO B
NAB	209	24	5
	228	29	13
	237	30	10
	262	15	3
	263	19	5
	X	23,4	7,2
	EPM	± 3,2	± 2,0
SAB	127	33	28
	191	44	19
	267	16	10
	299	14	10
	303	25	25
	304	34	20
	305	10	10
	306	17	28
	X	24,1	16,6
	EPM	± 4,3	± 2,2
LAB	91	11	8
	151	12	8
	152	24	16
	155	11	11
	193	14	21
	271	9	7
	301	9	9
	302	18	14
	X	13,5	11,8
	EPM	± 1,9	± 1,8

Tabela IV. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória + exploratória) por estímulo obtido em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	EXPLORAÇÃO /ESTÍMULO	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO A	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO B
NAB	209	0,47	0,25
	228	0,55	0,35
	237	0,64	0,42
	262	0,40	0,17
	263	0,49	0,20
	X	0,51	0,28
	EPM	± 0,05	± 0,05
SAB	127	0,87	0,65
	191	0,75	0,63
	267	0,41	0,32
	299	0,38	0,42
	303	0,52	0,63
	304	0,70	0,61
	305	0,32	0,33
	306	0,45	0,37
	X	0,6	0,5
	EPM	± 0,07	± 0,05
LAB	91	0,42	0,33
	151	0,36	0,40
	152	0,44	0,43
	155	0,31	0,31
	193	0,42	0,70
	271	0,33	0,39
	301	0,60	0,36
	302	0,56	0,50
	X	0,4	0,4
	EPM	± 0,04	± 0,05

Tabela V. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória + exploratória) obtido nas cinco últimas tentativas com o estímulo introduzido na segunda sessão de habituação. Coeficiente de Percepção Diferencial (DIF) refere-se a diferença entre os estímulos B e A para cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos AB (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	ESTÍMULO B	ESTÍMULO A	DIF
NAB	209	3	0	3
	228	4	0	4
	237	4	1	3
	262	2	0	2
	263	3	2	1
	X			2,6
	EPM			± 0,6
SAB	127	8	5	3
	191	6	6	0
	267	1	1	0
	299	6	1	5
	303	6	3	3
	304	6	2	4
	305	3	4	-1
	306	4	2	2
	X			2,0
	EPM			± 0,8
LAB	91	4	1	3
	151	5	2	3
	152	2	1	1
	155	6	3	3
	193	6	0	6
	271	5	1	4
	301	5	0	5
	302	3	1	2
	X			3,4
	EPM			± 0,6

Tabela VI. Número total de estímulos a que foram submetidos cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem), em cada sessão experimental. X: média; EPM: erro padrão médio. B = 500-Hz, 83-dB; A = 1.000-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	NÚMERO DE TENTATIVAS	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO B	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO A
NBA	230	48	38
	236	44	21
	238	45	22
	239	52	42
	242	42	11
	247	29	27
	258	31	29
	X	41,6	27,1
	EPM	± 3,6	± 4,4
SBA	311	29	22
	325	46	32
	327	38	34
	339	31	23
	342	41	27
	343	47	19
	344	32	19
	X	37,7	25,1
	EPM	± 3,0	± 2,5
LBA	203	34	50
	272	41	32
	286	29	33
	307	35	17
	308	34	29
	310	28	34
	326	22	23
	332	30	52
	333	32	25
	X	31,7	33,3
	EPM	± 1,9	± 4,2

Tabela VII. Nível Inicial de Atividade de Exploração obtidas em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. B = 500-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	NÚMERO INICIAL DE ATIVIDADE	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO B	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO A
NBA	230	1,0	0,8
	236	1,0	0,4
	238	1,0	0,8
	239	1,2	0,6
	242	1,0	0,2
	247	1,0	0,6
	258	1,0	1,2
	X	1,0	0,7
	EPM	± 0,03	± 0,12

SBA	311	1,4	0,8
	325	1,6	0,8
	327	1,4	0,8
	339	1,2	0,8
	342	1,2	0,2
	343	1,2	1,0
	344	1,2	0,6
	X	1,3	0,7
	EPM	± 0,1	± 0,1

LBA	203	1,0	1,0
	272	1,4	1,0
	286	0,8	0,6
	307	1,2	0,4
	308	2,2	0,8
	310	1,2	0,6
	326	0,8	0,0
	332	0,8	0,0
	333	1,0	0,8
	X	1,2	0,6
	EPM	± 0,2	± 0,13

Tabela VIII. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória+ exploratória) obtido em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM:erro padrão médio. B = 500-Hz, 85-dB; A = 1.000-Hz, 83-dB.

GRUPOS	SUJEITO	X EXPLORAÇÃO	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO B	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO A
NBA	230	20	12
	236	13	3
	238	28	6
	239	37	11
	242	19	1
	247	15	11
	258	12	13
	X	20,6	8,1
	EPM	± 3,5	± 1,8

SBA	311	16	7
	325	29	13
	327	29	12
	339	12	7
	342	19	7
	343	20	7
	344	13	6
	X	19,7	8,4
	EPM	± 2,7	± 1,1

LBA	203	11	25
	272	15	11
	286	11	9
	307	13	3
	308	18	8
	310	10	7
	326	9	4
	332	15	18
	333	11	9
	X	12,5	10,4
	EPM	± 1,0	± 2,4

Tabela IX. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória + exploratória) por estímulo obtido em cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. B = 500-Hz, 83-dB; A = 1.000-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	EXPLORAÇÃO /ESTÍMULO	
		PRIMEIRA SESSÃO ESTÍMULO B	SEGUNDA SESSÃO ESTÍMULO A
NBA	230	0,42	0,32
	236	0,30	0,14
	238	0,62	0,27
	239	0,71	0,26
	242	0,45	0,09
	247	0,52	0,41
	258	0,39	0,45
	X	0,5	0,3
	EPM	± 0,05	± 0,05

SBA	311	0,55	0,32
	325	0,63	0,41
	327	0,76	0,35
	339	0,39	0,30
	342	0,46	0,26
	343	0,43	0,37
	344	0,41	0,32
	X	0,5	0,3
	EPM	± 0,05	± 0,01

LBA	203	0,32	0,50
	272	0,37	0,30
	286	0,38	0,27
	307	0,37	0,18
	308	0,53	0,28
	310	0,36	0,21
	326	0,41	0,17
	332	0,50	0,35
	333	0,34	0,36
	X	0,4	0,3
	EPM	± 0,02	± 0,03

Tabela X. Número médio de respostas de exploração (pré-exploratória + exploratória) obtido nas cinco últimas tentativas com o estímulo introduzido na segunda sessão de habituação. Coeficiente de Percepção Diferencial (DIF) refere-se a diferença entre os estímulos A e B para cada indivíduo dos grupos com sequência de estímulos BA (Não Lesão-Aprendizagem; Lesão Simulada-Aprendizagem; Lesão Telencefálica-Aprendizagem). X: média; EPM: erro padrão médio. A = 1.000-Hz, 83-dB; B = 500-Hz, 85-dB.

GRUPOS	SUJEITO	ESTÍMULO A	ESTÍMULO B	DIF
NBA	230	4	3	1
	236	2	0	2
	238	4	3	1
	239	3	2	1
	242	1	0	1
	247	3	2	1
	258	6	2	4
	X			1,6
	EPM			± 0,5
	SBA	311	4	1
325		4	4	0
327		4	3	1
339		4	2	2
342		1	2	-1
343		5	1	4
344		3	0	3
X				1,7
EPM				± 0,7
LBA		203	5	4
	272	5	1	4
	286	3	3	0
	307	2	6	-4
	308	4	1	3
	310	3	2	1
	326	0	0	0
	332	0	0	0
	333	4	1	3
	X			0,9
EPM			± 0,8	