

CONDICIONAMENTO OPERANTE E MANUTENÇÃO DA RES-
POSTA DE BICAR O DISCO EM ESQUEMAS DE REFORÇA-
MENTO CONTÍNUO POR POMBOS (COLUMBA LIVIA) SUB-
METIDOS A ABLAÇÃO DAS ESTRUTURAS TELENCEFÁLI-
CAS.

À minha mãe Irene,

e a Ubirajara, companheiro de cada
passo, cuja dedicação e incentivo
foram fundamentais para a realiza
ção deste trabalho,

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

São muitos e os fazemos com prazer.

Aos

- Professora ELENICE APARECIDA DE MORAES FERRARI, por sua compreensão, amizade e orientação.
- Professor LUIS ROBERTO GIORGETTI DE BRITTO, pela co-orientação, ajuda e discussões úteis.
- Professora CLAUDETE MARIA MEDEIROS VENDRAMINI, pela orientação estatística.
- UNIVERSIDADE SÃO FRANCISCO, por seu Programa Institucional de Capacitação Docente (P.I.C.D.).
- Ao senhor LÁZARO ZANI SOBRINHO, pela confecção dos gráficos.
- À funcionária IVETE DE JESUS ROQUE, pelas preparações histológicas.
- Ao funcionário WASHINGTON LUIZ GOMES, pelos cuidados dispensados aos sujeitos experimentais e ao Biotério.
- Às funcionárias MARIA ELIDIA DOS SANTOS e INEZ ZENAIDE MIOTTI VALIM, pelos trabalhos datilográficos.

ÍNDICE

	Pág.
INTRODUÇÃO	1
ORGANIZAÇÃO GERAL DO TELENCEFALO DE AVES.....	5
Sistemas telencefálicos de origem dorsal (paliais) em aves	6
Complexo hiperestriatal	6
Complexo arquiestriatal	13
Sistemas telencefálicos de origem basal (sub-pa- liais) em aves	17
Núcleos basais	17
Complexo paleoestriatal e lobo paraolfatório	19
EXPERIMENTO I	28
MATERIAL E MÉTODO	28
Sujeitos	28
Equipamento	29
Procedimento	30
Tratamento Estatístico	33
RESULTADOS	34
DISCUSSÃO	65
EXPERIMENTO II	73

Equipamento	74
Procedimento	74
Tratamento Estatístico	76
RESULTADOS	77
DISCUSSÃO	94
DISCUSSÃO GERAL	98
RESUMO	105
ABSTRACT	107
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	109

INTRODUÇÃO

O estudo dos mecanismos cerebrais responsáveis pela manifestação comportamental de aves, que conta com os trabalhos pioneiros de FLOURENS (1824), tem recebido grande atenção nas últimas décadas (ver revisão de PEARSON, 1972). As investigações realizadas tem explorado o controle comportamental por várias áreas do sistema nervoso central (S.N.C.) de aves, através do emprego de vários métodos experimentais. Destes os mais usados são os de lesão do tecido neural e o de estimulação elétrica ou química do cérebro. Mais recentemente o uso de técnicas modernas de traçados neuroanatômicos tem permitido a verificação de conexões específicas e de alguns princípios de organização geral do S.N.C., bem como a análise da homologia entre as estruturas neurais de aves e de mamíferos (BENOWITZ, 1980; REINER, 1986).

A intensificação das pesquisas neste campo veio reforçar a idéia proposta por ROGERS (1922) de que os hemisférios cerebrais de aves, assim como o de mamíferos, tem uma importância crítica na organização de padrões comportamentais complexos, principalmente aqueles que envolvem aprendizado. Ressalta-se neste sentido a grande con-

aprendizagem associativa, basicamente os de condicionamento respondente e operante, tem sido os mais empregados para estes estudos.

O condicionamento respondente, foi um processo primeiramente descrito pelo fisiólogo russo I.P. PAVLOV (1927). PAVLOV demonstrou fundamentalmente que as aprendizagens estabelecidas por um organismo são devidas à formação de novas relações associativas entre estímulos diferentes. Um estímulo inicialmente neutro (E_1), quando associado a um estímulo biologicamente eficiente para produzir uma resposta (E_2 ; estímulo incondicionado), adquire a função de eliciador desta resposta. Ou seja, dada uma situação em que E_1 precede ou é apresentada simultaneamente a E_2 , temos que a resposta originalmente produzida por E_2 (R_2 ; resposta incondicionada) passará a ocorrer mediante a simples apresentação de E_1 . O estímulo originalmente neutro adquire, assim, propriedades condicionadas e passa a ser referido como estímulo condicionado. A formação dessa nova relação estímulo-resposta evidencia o condicionamento, que ocorre como função das relações de contingência entre E_1 e E_2 . No condicionamento respondente o estímulo incondicionado ou estímulo reforçador é contingente ao estímulo condicionado (GRAY, 1975).

No condicionamento operante, descrito inicialmente por SKINNER (1938), estuda-se as relações entre o comportamento e as suas consequências. A ênfase é dada aos comportamentos que produzem efeitos no ambiente, efei

(comportamento operante). De acordo com essa proposição , para que o condicionamento ocorra, é necessário que o comportamento seja seguido pelas suas consequências naturais ou programadas num ambiente experimental. Estas consequências que adquirem relações de controle do comportamento, isto é, que alteram a sua probabilidade de ocorrência são identificadas como estímulos reforçadores. No condicionamento operante estabelece-se uma relação de contingência entre a resposta e o estímulo reforçador, ou seja, o estímulo ocorre se, e somente se, a resposta ocorre. A evidência do reforçamento de um operante é o aumento da probabilidade de ocorrência, quantificado pela frequência com a qual essa resposta é emitida.

A análise experimental do comportamento operante gerou um grande número de estudos que se preocupa-ram em identificar relações funcionais entre respostas e estímulos reforçadores. As condições sob as quais uma resposta pode produzir um estímulo reforçador é especificada por esquemas de reforçamento. Mais especificamente, um esquema de reforçamento descreve a contingência de reforça-mento em vigor, ou seja, os tipos de relações entre estímulos antecedentes, respostas e estímulos consequentes. A partir dos estudos de FERSTER e SKINNER (1958) definiram-se basicamente dois critérios para a programação de estímulos reforçadores contingentes à resposta. Um critério é dado pela especificação de intervalos de tempo, a partir do qual a resposta é eficiente para produzir o reforçamento. Um ou

reforçamento com intervalos fixos (FI) ou variável (VI); esquemas em razão fixa (FR) ou variável (VR)¹. Os dados experimentais de estudo de esquemas de reforçamento tem sido fundamentais para a análise das relações entre a frequência de respostas e a frequência de reforçamento.

Uma outra propriedade do reforçamento que tem sido analisada em relação a frequência de respostas é a magnitude do reforçamento, definida pela quantidade de substância reforçadora ou pelo período de exposição e acesso ao evento reforçador programado por um esquema (CATANIA, 1963; TODOROV, 1973).

As técnicas de aquisição e controle de comportamentos específicos, desenvolvidas em situação de laboratório de aprendizagem tem permitido a análise eficiente de relações funcionais entre os estímulos ambientais e os desempenhos dos organismos. O pombo, é um organismo que vem sendo escolhido para estes estudos com grande frequência. Segundo ROGERS (1922), esta ave pertence a uma classe de vertebrados que possui, certamente mais do que outro tipo de animal, o cérebro semelhante em alguns aspectos ao cérebro de répteis, exibindo porém uma maior variedade de atividade espécie-específicas que as verificadas para estes animais. Possui ainda a capacidade de manter a temperatura corporal independente da temperatura ambiental, como ocorre em mamíferos, além de ter algumas estruturas nervosas centrais análogas e/ou homólogas a esta classe de vertebrados. O pombo utilizado como sujeito experimental, oferece

outras vantagens, tais como: (a) pode ser obtido com facilidade; (b) sobrevive em condições de laboratório, com ciclos de comportamentos similares àqueles apresentados em condições naturais; e (c) podem sobreviver por longos períodos de tempo após sofrer lesões cerebrais, permitindo que se façam comparações de vários tipos de comportamentos aprendidos ou espécie-específicos, antes e após a ocorrência de danos no cérebro.

Organização geral do telencéfalo de aves

De acordo com BENOWITZ (1980), o telencéfalo de aves se caracteriza por uma fina zona laminada, que se sobrepõe a grandes campos de células e alguns agrupamentos nucleares. Deste modo, observa-se um contraste com a organização laminar da capa cortical de mamíferos.

A despeito da diferença morfológica, os estudos comparativos embriológicos (KALLÉM, 1962); anatômicos (KAPPERS, HUBER e CROSBY, 1936) e histoquímicos (JUORIO e VOGT, 1967; PARENT e OLIVER, 1970), tem sugerido que muito do telencéfalo de aves é comparável a elementos do córtex de mamíferos. Segundo BENOWITZ (1980) e REINER (1986) em ambas as classes de vertebrados o telencéfalo se desenvolve a partir de uma evaginação lateral do final do tubo neural anterior sendo que cada uma destas evaginações fecha-se sobre si mesma e forma o tubo precursor dos dois hemisférios cerebrais. Pode-se notar muito cedo, durante o desenvolvi-

as estruturas surgem da porção mais dorsal do sulco que tem aparência laminar e também de massa de células não laminares dorsais e basais.

Como pode ser analisado pelos trabalhos que serão descritos a seguir, lesões do tecido neural, localizadas ou amplas, destas estruturas, tem sido feitas numa tentativa de verificar seus efeitos em vários tipos de comportamentos passíveis de abordagem experimental. A análise das estruturas telencefálicas que se segue, é organizada segundo os critérios de divisão do telencéfalo utilizados por MACPHAILL (1982).

Sistemas telencefálicos de origem dorsal (paliais) em aves

- Complexo hiperestriatal:

O complexo hiperestriatal, formado pela região do wulst e pelo hiperestriado ventral (HV) é um dos sistemas telencefálicos mais estudados em aves. O wulst apresenta-se como uma saliência proeminente, dorsal e anterior, do telencéfalo de aves, mais marcada em algumas espécies que em outras. Inclui três regiões, todas de aparência laminar: o hiperestriado dorsal (HD), o hiperestriado intercalado superior (HIS) e o hiperestriado acessório (HA). A função do wulst é correntemente sujeita a ativas especulações e pesquisas, muitas das quais concernentes ao papel da parte posterior desta região na visão (COWAN, ADAMSON e POWELL, 1961; KARTEN, HODOS, NAUTA e REVZIN, 1973; CUENOD .

cleo geniculado lateral dorsal de mamíferos. As projeções eferentes do wulst visual percorrem a parede do hemisfério medial como um componente do trato septo-mesencefálico (TSM) , terminando em uma variedade de núcleos visuais do tronco cerebral.

KARTEN, HODOS, NAUTA e REVZIN (1973), demonstraram que a área anterior do wulst de coruja apresentava conexões eferentes que se distribuem para as áreas do tronco cerebral via TSM. Estas áreas mostram certa semelhança com a distribuição de componentes do trato piramidal de mamíferos, propondo um paralelo entre o wulst anterior e o córtex motor de mamíferos. Estes autores demonstraram também que o wulst ventro-medial, região adjacente ao complexo hipocampal de aves, recebia aferências do complexo talâmico dorso-medial anterior. Sabe-se que o complexo talâmico anterior de mamíferos projeta-se no giro do córtex singular, parte do chamado córtex límbico, KARTEN et alii , (1973) sugeriram então que o wulst ventro-medial poderia por esta razão ser comparável com o córtex límbico de mamíferos.

Separado do wulst, pela lâmina frontal superior, está o HV, formado por massas de células não laminares que se alongam com o ectoestriado (E) e o neostriado (N). Pouco se conhece das funções do HV, porém sabe-se que semelhante ao N, possui conexões intrínsecas (aferentes e eferentes) com outras regiões telencefálicas. Sabe-se que os eferentes do N e HV dirigem-se para dois outros sistemas telencefálicos: complexo arquiestriatal e complexo paleoestriatal. Estes sistemas dão origem a vias extratelencefálicas maiores (ZEIER e KARTEN, 1971; KARTEN e DUBBELDAM .

som em aves (KARTEN, 1967), regiões de N que respondem a estímulos táteis (ERULKAR; 1955; DELIUS e BENNETTO, 1972), embora vias tactocutâneas ascendentes para o telencéfalo não tenham ainda sido demonstradas anatômicamente. O E, por outro lado, é a zona de projeção telencefálica de uma elaborada via visual, a via tetófuga. A organização e a fisiologia desta via sugere que ela é comparável a uma via em mamíferos que se inicia na retina e chega ao córtex estriado (KARTEN, 1969; NAUTA e KARTEN, 1970; REVZIN, 1970). Por esta razão, o E poderia ser considerado homólogo a células tálamo-receptivas da IV camada do córtex periestriado de mamíferos. Investigações de cada uma destas áreas realizadas por lesão do tecido neural e/ou por estimulação, permitiram o estabelecimento de várias sugestões a respeito de suas funções. ROGERS (1922), observou vários comportamentos de pombos antes e depois de lesões telencefálicas cerebrais amplas ou restritas. Os principais comportamentos observados por ele foram: (a) respostas a uma mão colocada dentro da gaiola; (b) comer, beber e banhar-se; (c) as relações de côrte entre macho e fêmea; (d) incubações de ovos; e (e) interação com filhotes. Este autor propôs que acima do E e do mesoestriado (denominação usada por ele para N), existiria uma área que continuava lateralmente com o córtex, o hiperestriado. Seus dados mostraram que após a ablação do hiperestriado os pássaros perdiam a habilidade para comer e beber, habilidade esta que podia ser recuperada. Porém, padrões de comportamentos como o acasalamento e a nidação

sequências complexas de comportamentos e engatilhar as respostas para estímulos apropriados.

ZEIGLER (1963a) estudou a extensão e a duração de mudanças na atividade locomotora resultante de ablações parciais no telencéfalo anterior de pombos. Os pombos foram colocados em uma caixa experimental equipada com células foto-elétricas, capazes de detectar os comportamentos de locomoção, permitindo um registro quantitativo da atividade locomotora de cada pombo. Os pombos foram observados diariamente por uma hora durante um período de dez dias, antes e após a ocorrência de lesões. Foi verificado que as lesões no complexo hiperestriatal foram seguidas por um marcado e consistente decréscimo de atividade locomotora, descrito como o aumento do período de inatividade. Também foi observada uma mudança intra-sessão dos padrões de respostas de locomoção na medida em que os pombos não apresentaram mais o decréscimo gradativo de atividade locomotora verificado anteriormente a lesão, mostrando um padrão de atividade uniforme durante a sessão. Quando retestados, após um período que variou de dois a seis meses, todos os sujeitos apresentaram retorno aos níveis pré-operatórios de atividade e distribuição de respostas, dentro das sessões. Estes dados mostraram que as mudanças verificadas após a lesão foram relativamente transientes.

Neste mesmo ano, ZEIGLER (1963b) relatou os efeitos de ablações parciais e seletivas do telencéfalo de pombos sobre o aprendizado de discriminação visual. Estu -

sões em: (a) regiões hiperestriatais (wulst); (b) porções de N e regiões adjacentes (tecido hipocampal, arquiestriado, tecido cortical e paleoestriado; e (c) um grupo controle submetido ao processo cirúrgico mas não a lesão. Os resultados indicaram que no grupo hiperestriatal, as lesões afetaram o aprendizado dos dois problemas de discriminação, com efeitos sobre a aquisição (aumento do número de dias requeridos para alcançar o desempenho desejado), a retenção (diminuição do percentual de respostas corretas) e a reaprendizagem (poucos pássaros reaprenderam o problema e alguns necessitaram de mais sessões de treinamento para o reaprendizado, do que para a aquisição). A discriminação de padrões foi mais afetada do que a de brilho, e em geral, a severidade das falhas de aprendizados foram diretamente relacionadas à extensão da lesão. Para o grupo misto, apenas os sujeitos com lesões no paleoestriado apresentaram problemas na aprendizagem de discriminação visual. ZEIGLER (1963b) interpretou estes dados como indicativo de que o hiperestriado seria uma região envolvida com o aprendizado de discriminação visual.

REYNOLDS, SAND-LIMPO (1965), verificaram o efeito de lesões no complexo hiperestriado, sobre o desempenho de pombos submetidos a esquemas múltiplos de reforçamento, composto por um componente de intervalo fixo de quatro minutos (FI:4) correlacionado com disco vermelho, alterando com um componente de razão fixa de cinquenta e cinco respostas (FR:55) correlacionado com disco verde. Num esquema de

nas quais os animais pausam depois de cada reforçamento. Num esquema de FR, o reforçamento é liberado, depois que um número fixo de respostas tenham ocorrido e os organismos tem padrões de respostas bem típicos, ou seja, respondem muito rapidamente sem ocorrência de pausas longas. Nesse experimento, foram utilizados pombos que sofreram ablação do HA, HD e como controles pombos submetidos ao processo cirúrgico, mas não a lesões. Os resultados obtidos indicaram que lesões no hiperestriado não afetam o desempenho dos pombos, quando estes se encontram em esquemas de FR, enquanto que, por outro lado, para esquemas de FI, verifica-se uma diminuição da pausa inicial e uma desaceleração anormal de respostas. Ao invés do aumento gradativo na frequência de respostas, comum deste esquema, ocorre uma diminuição desta frequência. A ausência ou diminuição da pausa inicial pode sugerir a ocorrência de uma desinibição de respostas, porém, a desaceleração verificada depõe contra esta hipótese.

REYNOLDS et al (1965) sugeriram então, que esquemas de FR são mais resistentes a desorganização provocada por lesões que os esquemas de FI.

STETTNER e SCHULTZ (1967), trabalharam com patos submetidos a lesões feitas por aspiração da região dorsal do HA e HD e regiões adjacentes que incluíam o hipocampo. As aves foram testadas na aquisição de discriminação simultânea entre padrões de orientação de barras (vertical ou horizontal). Após atingirem um desempenho estável com noventa por cento de respostas corretas, os patos foram submeti-

bilaterais do HA, HD e tecido cortical, foram comparados ao desempenho de patos normais e aos de patos com cirurgia simulada. Os efeitos das lesões foram evidenciadas somente na fase de reversão de discriminação, pois a habilidade para a aquisição de discriminação entre os estímulos positivos e negativos, a frequência e a latência do bicar, não foram afetadas. Os registros de desempenhos individuais mostram que as lesões produziram marcada perseveração de respostas para os estímulos positivos prévios, quando a contingência do reforçamento foi revertida.

MACPHAIL (1971) estudou os efeitos de lesões no HV, HD e HIS de pombos, sobre o aprendizado de discriminação simultânea. No experimento I, verificou os efeitos destas lesões no desempenho de componentes negativos (disco vermelho não era reforçado) e positivos (disco verde era reforçado). No experimento II estudou a aquisição (pombos treinados a bicar o disco da direita ou esquerda) e a reversão de discriminação de posição. Quando comparados a pombos normais, os pombos com lesões hiperestriatais mostraram um marcante enfraquecimento na inibição de respostas em componentes negativos, apesar de não se observarem diferenças significantes nos componentes positivos. Por outro lado, a aquisição de discriminação de posição não foi afetada pelas lesões, enquanto que, a reversão o foi. Estes dados fundamentaram a hipótese proposta por MACPHAIL (1971) de que a falha no treinamento de reversão é consequência de uma falha geral na inibição de respostas em situações em que o reforçamento é suspenso.

por automodelagem, e tendo a temperatura como reforçador. Demonstraram que estes sujeitos também apresentavam falhas no desempenho de reversão de padrões simples de discriminação necessitando na reaprendizagem, de um número de sessões maior do que na aquisição original.

Complexo arquiestriatal:

Um outro sistema de origem dorsal em aves, que tem sido objeto de interesse é o complexo arquiestriatal. Este sistema ocupa a posição ventro-lateral do terço caudal do hemisfério cerebral abaixo do N. Dados anatômicos (ZEIER e KARTEN, 1971) indicam que esta região recebe uma variedade de projeções aferentes e eferentes de outras estruturas neurais telencefálicas. O arquiestriado é uma estrutura morfológicamente heterogênea, sendo dividido, por esta razão, em quatro regiões nucleares: (a) arquiestriado anterior (Aa); (b) arquiestriado intermédio (Ai); arquiestriado posterior (Ap) e (d) arquiestriado medial (Am).

De acordo com ZEIER et al. (1971), os neurônios do complexo arquiestriatal originam o trato occiptomesencefálico (TOM). Este trato possui duas subdivisões que se diferenciam tanto em suas origens quanto em suas terminações. Desta forma os corpos celulares de neurônios do Ap e Am dão origem as fibras do trato occiptomesencefálico parte hipotalâmica (HPM), que terminam sobre a região hipotalâmica. Esta região arquiestriatal tem sido considerada

te não hipotalâmica (OMT) que se projetam numa variedade de centros diencefálicos, mesencefálicos, pontinos e espinhais. Esta região arquiestriatal que corresponde a dois terços do complexo arquiestriatal, para estes autores, é funcionalmente equivalente ao córtex somatomotor de mamíferos (arquiestriado somatomotor). Mac DONALD e COHEN (1973), estudaram eletrofisiologicamente o complexo arquiestriatal de pombos e verificaram que no Am e Ap existem muitos centros cardioativos (mais que em qualquer outra parte do telencéfalo). Estimulações nesta região causavam hipertensão, hiperpnéia e mudanças na frequência cardíaca de cem para duzentos batimentos por minuto. Em contraste, o Ai e o Aa não pareciam ter um papel significativo no controle de respostas autonômicas ou emocionais.

Os padrões de projeções do complexo arquiestriatal sugerem que este sistema pode ter um importante papel no controle do comportamento alimentar. ZEIGLER (1976) relatou que as lesões realizadas no OMT de pombos reduziam dramaticamente a eficiência do comer. Em pássaros normais o bico abre-se durante o bicar proporcionalmente ao tamanho do grão. Pássaros com lesões no OMT caracterizava-se pela não abertura do bico durante o bicar, ou por um grau incompleto de abertura, sendo necessárias um maior número de bicadas para consumir baixa quantidade de grãos. Estas deficiências de respostas consumatórias refletem uma quebra no controle motor do comportamento alimentar.

ZEIR (1968) estudou os efeitos de lesões bila

vel de um minuto (VI:1). Em esquemas de VI o reforçamento é liberado dentro de um tempo médio calculado pelo experimentador a partir da primeira resposta do animal. O animal tem um desempenho caracterizado por uma frequência constante, podendo apresentar pequenas pausas. Os resultados indicaram que pombos com lesões no arquiestriado apresentaram um aumento na taxa de respostas para esquemas de VI:1, quando comparados a pombos normais e a eles próprios antes da cirurgia. Estes sujeitos mostraram-se também mais dóceis e facilmente manuseáveis após as lesões.

ZEIR (1971), num outro estudo, preocupado em obter informações acerca de quais regiões do complexo arquiestriatal eram responsáveis pelas alterações observadas em comportamento operante, estudou o efeito de lesões relativamente pequenas em arquiestriado somatomotor e límbico de pombos, sobre o desempenho comportamental em esquemas de VI: lmin (experimento I) e esquemas de reforçamento diferencial de baixas frequências com 10 segundos (DRL:10 seg). Em esquemas de DRL, a resposta é reforçada após a passagem de um intervalo mínimo de tempo contado a partir da resposta precedente. O animal tem desempenho caracterizado por uma baixa frequência de jorros de respostas, definidas como bicar com tempo inter-respostas de dois segundos ou menos. Apresenta também respostas de aproximação, definidas como bicar com tempo inter-respostas maior do que dois segundos alternadas com pausas que ocorrem no período em que o bicar não é eficaz para produzir reforçamento. Cada ex-

lesões no arquiestriado somatomotor produziram um enfraquecimento no desempenho em esquemas de VI, pois verificou-se um aumento na taxa de respostas embora isso não levasse a um aumento da frequência do reforçamento. Entretanto, a mesma lesão melhorou o desempenho em esquemas de DRL, na medida em que diminuiu o número de respostas de aproximação e não alterou o número de jorros de respostas, levando, por esta razão, a um aumento na frequência do reforçamento. As lesões no arquiestriado límbico medial, por outro lado apresentaram efeitos opostos, enquanto que lesões no arquiestriado límbico lateral não produziram mudanças estatisticamente significantes em respostas operantes. A verificação de efeitos opostos para os dois esquemas de reforçamento utilizados, levou o autor a propor que as classes de respostas controladas por cada esquema, teriam diferentes graus de complexidade. O arquiestriado somatomotor poderia agir inibindo padrões de respostas característicos do esquema de VI (frequência constante no bicar) e estimulando respostas de aproximação, verificadas quando o esquema utilizado é o DRL. Por outro lado, o arquiestriado límbico medial, agiria de forma contrária (estimulando o bicar característico de VI e inibindo as respostas de aproximação, que aparecem em esquemas de DRL). Com relação aos comportamentos gerais destes sujeitos, pode-se verificar que após as lesões no arquiestriado límbico os animais ficaram mais dóceis e facilmente manuseáveis, enquanto que lesões no arquiestriado somatomotor causaram efeitos opostos.

capturadas, chegavam a morrer na tentativa de fugir do cativeiro. Por meio do emprego de técnicas de lesões do telencéfalo correlacionadas com a observação do comportamento , PHILLIPS relatou que após lesões no Am e HPM ocorria redução do estado de medo ou ansiedade, que resultavam no comportamento de fuga, ficando os animais mais doceis e facilmente manuseáveis.

Posteriormente, PHILLIPS (1968) analisou o comportamento de periquitos que apresentavam uma vocalização típica, frente a objetos estranhos a eles. Esta vocalização vinha sempre acompanhada do comportamento de fuga (voar ou bater asas). Lesões no Am e HPM levavam à redução da frequência destas vocalizações e a diminuição do comportamento de fuga, ao mesmo tempo em que aumentavam a ocorrência de alguns comportamentos de aproximação (a mão do experimentador por exemplo).

Sistemas telencefálicos de origem basal (sub-paliais) em aves

Núcleos basais:

Os núcleos basais (NB) localizado na porção basal do telencéfalo anterior, compõe um sistema de peculiar interesse. Estes núcleos recebem uma projeção sensorial direta de um dos núcleos que compõe o sistema trigeminal de aves, o núcleo sensorial principal (PrV), relacionado com o comportamento alimentar (pois recebe projeções do gânglio trigeminal gasseriano, que inerva a cabeça e o bico

estriatal), termina nos NB (WALLAMBERG, 1903; WOODBURNER , 1936; COHEN e KARTEN, 1974; ZEIGLER, 1976). Os NB originam também uma projeção eferente, o trato frontal arquiestriatal (FAT), o qual termina no núcleo dorso-lateral do arquiestriado (ZEIR e KARTEN, 1971; ZEIGLER, 1976).

Como o PrV e NB são núcleos que estão unidos pelo QFT, ZEIGLER e KARTEN (1973 a e b), propuseram que estas estruturas fossem tratadas como uma única unidade funcional e denominaram-a de estruturas do quinto-frontal (QF). ZEIGLER (1976) verificou que após lesões no QF, ocorriam alterações no comportamento alimentar de pássaros, alterações estas , relacionadas com o controle sensorial da mandibulação. Aves com estas lesões são capazes de bicar normalmente e tam bém engolir a comida quando a mesma é colocada em sua boca, entretanto não conseguem prender o grão ou retê-lo na boca durante a mandibulação. A persistência e a severidade dos danos causados neste comportamento, variam diretamente com a extensão bilateral da lesão. ZEIGLER verificou que mesmo em casos onde os danos foram minimizados, as lesões no QF eram sempre seguidas por períodos transientes de afagia (dois ou três dias).

O efeito de lesões bilaterais do QF sobre o comportamento operante de pombos também foram investigados por ZEIGLER (1976). Os testes permitiram medidas independentes do número de respostas de bicar o disco, número de re - forçamentos liberados, número de respostas alimentares e a quantidade de comida consumida. A partir dos dados obtidos,

çamento com comida e também a uma supressão do bicar para se alimentar, mesmo que o alimento fosse colocado a sua disposição. A persistência da deficiência era proporcional a extensão da lesão, e a recuperação dos desempenhos acima citados, simultâneas. Por outro lado, quando as lesões eram apenas no PrV, verificava-se uma diminuição passageira na frequência de respostas de bicar o disco para obter alimento como reforçador, o mesmo acontecendo com o bicar alimento disponível. Entretanto por causa da deficiência neurosensorial, o consumo de comida era substancialmente reduzido. Estes dados foram interpretados como indicativos de que as lesões no QF afetavam tanto o controle neurosensorial do comportamento alimentar, quanto o controle motivacional.

Complexo paleoestriatal e Lobo paraolfatório:

O complexo paleoestriatal e o lobo paraolfatório (LPO), também são sistemas sub-paliais. O LPO é um sistema que recebe aferências de fibras olfativas secundárias do bulbo olfatório, que se projetam para a área lateral pré-óptica e para o hipotálamo anterior, podendo por esta razão ser comparável a partes do sistema límbico de mamíferos (KARTEN e DUBBELDAM, 1973). O complexo paleoestriatal é um sistema localizado na parede baso-lateral do telencéfalo anterior, e pode ser subdividido em três regiões: uma mais externa o paleoestriado augmentatum (PA), que envolve o paleoestriado primitivo (PP), dentro do qual estão os núcleos intra-pedunculares (INP). Evidências ana

se de mamíferos. O PA pode ser comparado ao complexo caudado e ao putamen de mamíferos (KARTEN et al, 1973) e o PP e INP seriam homólogos ao globo pálido de mamíferos, segmento externo e interno respectivamente (PARENT et al, 1970).

ZEIR (1968), como descrito anteriormente neste trabalho, estudou os efeitos de lesões telencefálicas basais do cérebro de pombos sobre a frequência da resposta de bicar o disco em esquemas de reforçamento em VI:1 min. Entre outras estruturas lesadas (já descritas anteriormente) este pesquisador lesou também o complexo paleoestriatal e a área septal de pombos. As lesões do complexo paleoestriatal atingiram o PA e o PP sendo também observadas injurias no N, em todos os sujeitos. Após as lesões paleoestriatais e septais, foi observado um aumento na taxa de respostas, aumento este, menos intenso do que aqueles verificados após as lesões arquiestriatais. A observação dos comportamentos gerais apresentados por estes sujeitos, permitiu verificar também que, após as lesões no complexo paleoestriatal, os pombos apresentaram sonolência, ausência de comportamento alimentar e ausência de resposta a estímulos táteis. Decorridas uma semana da cirurgia estes pombos já estavam totalmente recuperados. Sujeitos com lesões na área septal, por outro lado, tornavam-se agressivos. A aproximação do experimentador na gaiola-viveiro provocava comportamentos de defesa e ataque. Dado que o complexo paleoestriatal e o complexo arquiestriatal são núcleos que estão ligados anatomicamente (PHILLIPS, 1966), ZEIER propôs que o efeito de da

WESP e GOODMAN (1978) estudaram os efeitos de lesões no complexo paleoestriatal e no LPO de pombos, sobre a resposta de bicar o disco, em esquemas de FI:2. Verificaram que tanto os pombos que sofreram lesões no LPO, como aqueles nos quais o complexo paleoestriatal foi lesado, mostraram um significativo decréscimo na frequência de respostas, em relação às frequências obtidas antes da lesão. Ao invés da aceleração positiva, típica de FI, foi observado uma taxa constante de respostas. As taxas e os padrões de respostas retornaram aos níveis pré-cirúrgicos: num período que variou de cinco a dez dias para pombos com lesões no complexo paleoestriatal. Sujeitos com lesões no LPO, recuperaram os padrões de respostas, decorridos quinze a vinte e um dias, porém as taxas de repostas não retornaram aos níveis pré-cirúrgicos durante o período em que o experimento durou. Os resultados aqui obtidos, são contrastantes âqueles verificados por ZEIER (descrito acima), porém WESP et al, (1978) explicam estas diferenças verificadas, como decorrência das diferenças existentes entre os dois trabalhos, tais como (a) maior tempo de privação no trabalho de ZEIER; (b) lesões no complexo paleoestriatal terem atingido estruturas do QF, causando portanto afagia pós-operatória, o que acelerou ainda mais a perda de peso dos pombos de ZEIER; (c) esquemas de reforçamento usados. Com relação aos comportamentos gerais, pode se verificar que após lesões em LPO as aves ficavam mais agressivas e alertas, enquanto que após lesões no complexo paleoestriatal os pombos estavam mais dô

leoestriatal e o LPO sejam ambas estruturas do telencéfalo basal de aves, são contudo separados anatômica e funcionalmente.

MITCHELL (1983) estudou o efeito de danos no PA sobre diferentes esquemas de reforçamento. No seu primeiro experimento, observou que após estas lesões ocorria um aumento e uma aceleração positiva na taxa de respostas de pombos submetidos a FI:1. Na tentativa de verificar se este aumento poderia ser devido a distúrbios motores (como tremor no bico), ou se envolveria alterações na motivação, ou ainda se eram devidas a retirada de um núcleo inibitório (como proposto por ZEIER), MITCHELL treinou outro grupo de pombos (experimento II) a bicarem um disco iluminado alternadamente por vermelho ou por verde, para obter reforçamento, se utilizando de esquemas de VI:1min e introduziu logo após o treinamento de discriminação ir-não-ir. Nesta fase só eram reforçadas bicadas no disco verde (componente positivo). Os resultados obtidos mostraram que lesões paleoestriatais não interferiram no comportamento de bicar o disco em esquemas de VI, parecendo improvável, portanto, atribuir a elevação na taxa de respostas vista no experimento I, a distúrbios motores ou motivacionais. Com relação ao treinamento de discriminação, observou-se que houve: (a) uma diminuição na taxa de respostas para componentes negativos, sugerindo que pombos paleoestriatais não sofriam falhas na habilidade de inibir as respostas; e (b) aumento da resposta para componentes positivos, levando

mas de discriminação simples). Isto pode ser explicado em termos da teoria da aditividade narrada por SCHWARTZ e GAMZU (1977). Segundo esta teoria, quando num esquema de reforçamento a liberação do reforço é igualmente provável para ambos os componentes de estímulo, as contingências instrumentais operantes governam o bico. O treinamento de discriminação, contudo, introduziria uma relação diferencial estímulo-reforçador e, então, o condicionamento clássico de bico o disco adicionaria-se ao instrumental, promovendo um aumento na taxa de respostas. Na tentativa de observar a existência de similaridade comportamental entre o complexo paleoestriatal de aves e os núcleos da base de mamíferos, testou também os efeitos de danos no PA na performance de alternância espacial (sujeitos treinados a bicar dois discos iluminados por branco, alternadamente). Verificou que após estas lesões ocorria um enfraquecimento neste desempenho, sendo os pombos incapazes de discriminar em que disco deveriam bicar, tal como é visto em mamíferos com lesões no núcleo caudado.

RUSKIN e GOODMAN (1971) investigaram os efeitos de pequenas lesões no LPO e complexo paleoestriatal de pombos sobre o comportamento locomotor. Verificaram que pombos com lesões nestas áreas apresentavam menos atividades locomotoras, quando comparados a eles próprios antes da lesão e também a grupo de pombos controle. O consumo de água e comida destas aves também foi medido e nenhuma alteração pode ser observada. Isto levou estes autores a sugere

Retomando tudo o que foi descrito até agora, salienta-se o interesse de muitos pesquisadores no estudo das funções dos sistemas telencefálicos de aves, relacionado-os com o estudo do comportamento e da aprendizagem. As técnicas de lesões, estimulações, condicionamento operante e respondente tem sido largamente empregadas. Alguns sistemas telencefálicos como o complexo hiperestriado, arquiestriatal e paleoestriatal, tem sido exaustivamente estudados e comparados com as estruturas e as funções exercidas pelos sistemas telencefálicos de mamíferos, sugerindo que o cérebro de aves pode ser útil para se aprender mais acerca das bases neurais do comportamento aprendido.

Assim, as lesões no complexo hiperestriatal, principalmente na região do wulst afetam o desempenho de aves em aprendizagem de discriminação visual (ZEIGLER, 1963b), na reversão de padrões de discriminação (STETTNER et al, 1967; MacPHAIL, 1971; BENOWITZ et al, 1973) e em padrões de locomoção (ZEIGLER, 1963a). O complexo arquiestriatal parece ter um importante papel no controle do comportamento alimentar (ZEIGLER, 1976), nas frequências de respostas de bicar o disco para obter reforçamento em esquemas de VI e DRL (ZEIER, 1968; 1971) e lesões nestas áreas podem ainda tornar as aves mais dóceis (arquiestriado límbico) ou agressivas (arquiestriado somatomotor) como descrito por ZEIER (1971) e PHILLIPS (1964 e 1968). Lesões em estruturas do QF afetam temporariamente o comportamento alimentar, suprimem ou diminuem o número de respos -

respostas para vários tipos de esquemas de reforçamento (ZEIER, 1968 ; WESP et al, 1978; MITCHELL, 1983) e também uma diminuição na atividade locomotora (RUSKIN et al, 1971).

Desse modo, verifica-se que a maioria dos trabalhos que vem sendo desenvolvidos com pombos nesta área de estudo e pesquisa, tem sido feitos utilizando-se de lesões localizadas do telencéfalo. Estudos com lesões mais amplas não tem sido frequentes. Um dos poucos trabalhos encontrados é o de BRUNELLI, MAGNI, MORUZZI e MUSEMECI (1972). Preocupados em investigar qual a influência do tronco cerebral no comportamento de sono e vigília de aves, trabalharam com pombos nos quais o telencéfalo foi totalmente destruídos (pombos talâmicos ou destencefalizados). Três grupos de sujeitos foram utilizados neste trabalho: pombos talâmicos agudos (observações feitas nas primeiras horas e dias após a cirurgia), pombos talâmicos crônicos (observações feitas algumas semanas após a cirurgia) e pombos normais. Uma alteração no ciclo de sono e vigília pode ser verificada. Os pombos talâmicos agudos, permaneciam em um estado parecido com sono por longos períodos de tempo, podendo contudo, apresentar pequenos períodos de vigília, poucas horas após a cirurgia, o que indicava que o tálamo e o hipotálamo não haviam sido danificados (quando estas estruturas são danificadas, animais não recuperam comportamentos de vigília espontaneamente). Durante os dias que se seguiram a cirur

pombos talâmicos crônicos, apresentavam ainda longos períodos de comportamento de sono ou sonolência que podiam ser interrompidos por estimulações elétricas da formação reticular pontina ou mesencefálica. Uma vez que, este efeito também é observado em mamíferos, BRUNELLI et alii (1972) , sugeriram então, que as propriedades do sistema reticular ascendente são similares em pombos e mamíferos. Uma conclusão que não surpreende, tendo em vista a antiguidade filogenética deste sistema.

A capacidade de aprendizagem destes sujeitos todavia, não tem sido avaliada de modo específico, como tem sido feito em mamíferos e aves com lesões localizadas como discutido acima. Assim, a proposição do presente trabalho foi a de avaliar a capacidade de aprendizado e de retenção de aprendizagem em pombos talâmicos. Dois experimentos foram realizados. No Experimento I, os pombos foram submetidos a cirurgia de ablação telencefálica e depois verificou-se a sua capacidade de aprender as relações entre a resposta de bicar um disco e a obtenção de alimento como reforçador. A situação de aprendizagem foi a de condicionamento operante da resposta de bicar um disco em esquemas de reforçamento contínuo (CRF). Em esquemas de CRF, todas as respostas são seguidas de reforçamento. Duas magnitudes de reforçamento foram programadas: 20 e 10s. de exposição ao alimento. No Experimento II, a principal questão colocada foi a de pombos talâmicos serem ou não capazes de reter o aprendizado realizado em condições de telencéfalo íntegro.

Os pombos foram submetidos à lesão, e então recolocados na mesma situação experimental que a antecedeu.

EXPERIMENTO I

Este experimento teve como objetivo o condicionamento da resposta de bicar um disco, num esquema de reforçamento contínuo, em pombos submetidos previamente a ablação do telencéfalo, e em pombos controles².

MATERIAL E MÉTODO

Sujeitos:

Foram usados seis pombos, adultos, de derivação não controlada da espécie *Columba livia*, obtidos de um fornecedor doméstico. Os pombos foram alojados individualmente no biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica no Instituto de Biologia da UNICAMP, em gaiolas-viveiro com água e alimento à vontade (*ad libitum*). O alimento fornecido consistiu de uma mistura de ração para pombos, quirera de milho, semente de girassol, casca de ovo, complementação vitamínica e areia. O ciclo claro-escuro foi de 14/10hs., respectivamente. As condições de alimentação foram mantidas durante o período de adaptação e de recuperação pós-cirurgia, enquanto que as outras condições foram mantidas em

todo o experimento.

Todos os sujeitos foram pesados diariamente . Os pesos obtidos nos últimos dez dias, foram usados como base para o cálculo de 80% de peso médio *ad libitum*, para fins de controle de privação. Este peso, atingido por meio da retirada gradual do alimento, foi mantido durante todo o tempo do experimento, permitindo-se variações de mais ou menos 10 gr.

Os seis pombos foram distribuídos em dois grupos como segue:

Grupo A (pombos talâmicos): três pombos submetidos a ablação do telencéfalo (TCR1, TCR2 e TCR4) e depois à aquisição e a treino para manutenção da resposta de bicar um disco num esquema de reforçamento contínuo (CRF);

Grupo B (pombos controles): três pombos controles (RC1, RC3 e RC5), com o telencéfalo intacto, submetidos à aquisição e ao treino para a manutenção da resposta de bicar um disco, no mesmo esquema de reforçamento utilizado para os pombos do grupo A.

Equipamento:

Foi usada uma câmara padrão de condicionamento operante para pombos (FERSTER e SKINNER, 1958). O disco da direita foi transluminado por uma luz vermelha e constituiu o *operandum* da situação. A programação das contin-

trador cumulativo Gerbrands, modelo C-3. Para a cirurgia de lesão foram utilizados o aparelho estereotático David - Kopf mod. 1204, com adaptador Revzin para pombos, uma broca de alta rotação e uma bomba de sucção, além de material cirúrgico (bisturi, pinça, agulha e linha de sutura) e anestésico (éter). Foram utilizados também um aquecedor elétrico (Pandora) para a manutenção da temperatura ambiente e um termômetro (Incotherm) para que esta temperatura fosse controlada.

Procedimento:

A primeira parte do experimento consistiu na cirurgia de ablação do telencéfalo, realizada nas aves do grupo A. Para a realização desta cirurgia, os pombos foram anestesiados com éter e fixados no aparelho estereotático David-Kopf, mod. 1204 com adaptador Revzin para pombos. Orifícios na posição dorso-lâtero-medial da calota craniana foram realizados, para a retirada do telencéfalo, realizada segundo a técnica de sucção descrita e empregada por BRUNELLI et alii (1972).

Dos dez pombos destelencefalizados, apenas três sobreviveram. Estas aves foram mantidas a uma temperatura ambiental rigorosamente controlada (30°), e alimentadas manualmente pelo experimentador devido a afagia temporária (8 a 12 dias) verificada após a cirurgia. Assim que a recuperação do comportamento alimentar ocorreu, estes ani

períodos de tempo, respectivamente: TCR1 - 18 meses; TCR2 - 6 meses; e TCR4 - 3 meses. Previamente ao procedimento do condicionamento, os animais passaram por uma determinação do peso médio *ad libitum* e por uma privação alimentar, realizadas da forma descrita no início deste experimento.

Na segunda parte do experimento, os pombos do grupo A e B, foram submetidos aos procedimentos de aquisição e de manutenção da resposta de bicar o disco. Para isto foram realizadas as seguintes fases experimentais:

- A) Condicionamento da resposta de bicar o disco (modelagem), foi desenvolvida em três etapas diferentes:
1. Observação direta do comportamento na câmara de condicionamento: realizada em duas sessões com 20 min de duração, obedecendo-se o mesmo horário das sessões experimentais das demais fases do estudo. Os comportamentos observados foram registrados de acordo com o catálogo de comportamentos descrito por FERRARI (1982);
 2. Treino ao comedouro: a primeira sessão consistiu na exposição do alimento no comedouro, por um período de seis segundos a cada minuto. Neste período o comedouro repleto de comida ficava acionado, com a luz acesa. O acionamento do comedouro provocava um ruído semelhante ao som de uma campainha que acompanhava a exposição do alimento ao animal. Decorridos 22 min, o tempo de disponibilidade do alimento era diminuída para 3 s., tempo este mantido nas demais sessões de treino ao comedouro. As sessões duraram cerca de 60 min, e o número de ses

3. Reforçamento diferencial de aproximações sucessivas à resposta de bicar o disco: Foi iniciado a partir do momento em que o sujeito apresentou comportamentos de o rientação para o comedouro e de ingestão, logo que o comedouro era acionado. O tempo de reforçamento foi au mentado para 30 s. Foram reforçadas as respostas de aproximar e encostar o bico no comedouro, bicar a parede do comedouro, bicar a borda do comedouro, estender o pescoço, olhar para o disco, bicar a borda do disco e bicar o disco. O critério de modelagem utilizado foi a emissão de pelo menos 40 respostas seguidas numa mesma sessão. Nas sessões seguintes o período de reforçamento foi diminuído para 20s. Nesta etapa o número de ses sões também variou para cada pombo.
- B) Esquema de reforçamento contínuo com 20s. de duração do reforçamento: após a modelagem da resposta de bicar o disco, os pombos foram mantidos num esquema de reforçamento contínuo, em que cada resposta de bicar o disco era eficaz para acionar o comedouro e produzir um perío do de 20s. de exposição e acesso ao alimento (reforçamento de 20s). Foram realizadas sessões diárias, por um período de 30 dias. A duração de cada sessão foi de 50 min.
- C) Esquema de reforçamento contínuo com 10s. de duração do reforçamento: após as 30 sessões experimentais, acima descritas, a duração do período de reforçamento foi reduzido para 10s. (reforçamento de 10s). Todas as de

Após o término desta fase experimental os pomos do grupo A foram sacrificados e os cérebros retirados para a realização da análise histológica. A histologia foi procesada utilizando-se o método de coloração de Nissil para corpos celulares. A reconstrução da lesão foi feita segundo o atlas de KARTEN E HODOS (1967), indicando-se as áreas des-truídas nos esquemas retirados destes atlas.

Tratamento estatístico:

A comprovação da significância estatística dos dados foi feita com o emprego da prova de U de Mann-Whitney, por se tratar de uma das mais poderosas provas não paramétricas para se comprovar se grupos independentes foram ou não extraídos de uma mesma população (ou seja, utilizadas para comparação entre grupos), e da prova T de Wilcoxon (SIEGEL, 1975), por se tratar de uma das mais poderosas provas não paramétricas utilizadas quando o sujeito experimental é submetido a diferentes tratamentos (ou seja, para comparação intra grupos). Para eliminar a ocorrência de erro do tipo I, o nível de significância (5%) foi ajustado de acordo o número de testes realizados. A realização deste ajuste foi feita utilizando-se o método de redução alfa, descrito por LUNNEY (1969). Para tanto o α foi reduzido de 0,05 para 0,004167 nas comparações inter individuais e 0,0125 nas comparações entre grupos.

RESULTADOS

O desempenho de pombos controles e talâmicos foi analisado em relação a: (a) número e tipos de comportamentos apresentados antes da manipulação experimental; (b) número de sessões necessárias para que a aquisição do comportamento desejado ocorresse (treino ao comedouro e modelagem) e (c) taxa de respostas de bicar o disco apresentadas em sessões sucessivas de 50 min como função de diferentes durações do reforçamento (20 e 10s., respectivamente). O efeito de manipulações na duração do reforçamento (20 e 10s.) sobre a frequência da resposta de bicar o disco, dentro de um mesmo grupo foi também analisada.

A Tabela 1, mostra o número e os tipos de comportamentos apresentados pelos pombos do grupo controle e talâmico, durante as sessões de observação direta do comportamento na câmara de condicionamento. Os comportamentos foram observados e registrados continuamente, de acordo com os itens descritos no catálogo de comportamentos de pombos em cativeiro (FERRARI, 1982). O número de ocorrências de cada comportamento foi computado a partir dos registros obtidos durante cada sessão. Pode-se verificar que os pombos talâmicos apresentam um maior número de com-

TABELA 1 - Itens comportamentais registrados durante as duas sessões (1ª e 2ª) de observação direta de comportamento na câmara de condicionamento para pombos do grupo talâmico (A) e controles (B) do experimento I. Os itens comportamentais registrados foram: andar (AND); bicar (BIC); circular (CIRC); erguer o pescoço (ESO); eriçar as penas (ERI); explorar (EXP); limpar (LIP); parar (PAR); sacudir-se (SAC); virar (VIR); andar e explorar (AND + EXP).

GRUPOS	SUJEITOS		COMPORTAMENTOS										
			AND	BIC	CIR	ESO	ERI	EXP	LIP	PAR	SAC	VIR	AND + EX
A	TCR1	1º	23	33	-	-	8	18	17	-	-	-	5
		2º*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	TCR2	1º	16	51	15	-	13	35	22	-	10	23	3
		2º	7	18	12	-	15	43	24	-	10	15	12
	TCR4	1º	11	30	13	-	14	58	14	-	9	11	14
		2º	16	21	23	-	20	64	5	-	5	5	4
TOTAL			73	153	63	-	70	218	82	-	34	54	38
B	RC1	1º	1	1	-	10	-	37	4	-	3	-	-
		2º	3	-	1	-	-	15	-	9	-	-	-
	RC3	1º	3	-	2	4	-	13	-	6	-	-	2
		2º	5	7	1	3	-	12	-	-	-	-	3
	RC5	1º	2	4	-	1	-	23	-	-	4	-	-
		2º	-	-	-	-	5	11	-	5	-	-	-
TOTAL			14	12	4	18	5	111	4	20	7	-	5

* Para este pombo foi realizada apenas uma sessão de observação d

(LIP), andar (AND) e eriçar as penas (ERI), respectivamente. Já para os sujeitos controles os comportamentos com maiores ocorrências são EXP, seguidos por parar (PAR), erguer o pescoço (ESO), AND E BIC respectivamente. Além da diferença em ocorrências comportamentais, os dois grupos de sujeitos diferem também em relação a alguns itens comportamentais. Para o grupo talâmico, aparece o comportamento de virar-se (VIR), que não é um comportamento apresentado pelos sujeitos do grupo controle, os quais, por outro lado, apresentam comportamentos de PAR e ESO, que não são comportamentos registrados para os sujeitos do grupo talâmico. Vale a pena ressaltar, que o bicar observado e registrado nesta fase experimental, foi um bicar conhecido como exploratório (bicar o chão, o vidro ou a parede). Não foi verificado, portanto, nenhuma resposta de bicar o disco, em qualquer sujeito durante estas observações comportamentais.

As ocorrências médias dos comportamentos que aparecem na Tabela 1, estão dispostos em um histograma mostrado na Figura 1. A partir deste histograma verifica-se com maior clareza que os comportamentos comuns aos dois grupos de sujeitos aparecem com valores mais elevados para os pombos talâmicos.

A Tabela 2 apresenta o número de sessões realizadas com cada pombo, de ambos os grupos, durante o treino ao comedouro e a modelagem. Pode-se observar, que o pombo TCRI, é o que mais demora a atingir o desempenho desejado, na etapa de treino ao comedouro (7 sessões), sendo

FIGURA 1 - Valores médios (\pm erro padrão) de ocorrências comportamentais registradas durante as sessões de nível operante para pombos dos grupos talâmicos e controlês. Os ítems comportamentais registrados são: andar (AND), bicar (BIC), circular (CIRC), erguer o pescoço (ESO), eriçar as penas (ERI), explorar (EXP), limpar (LIP), parar (PAR), sacudir-se (SAC), virar (VIR) e andar e explorar (AND + EXP).

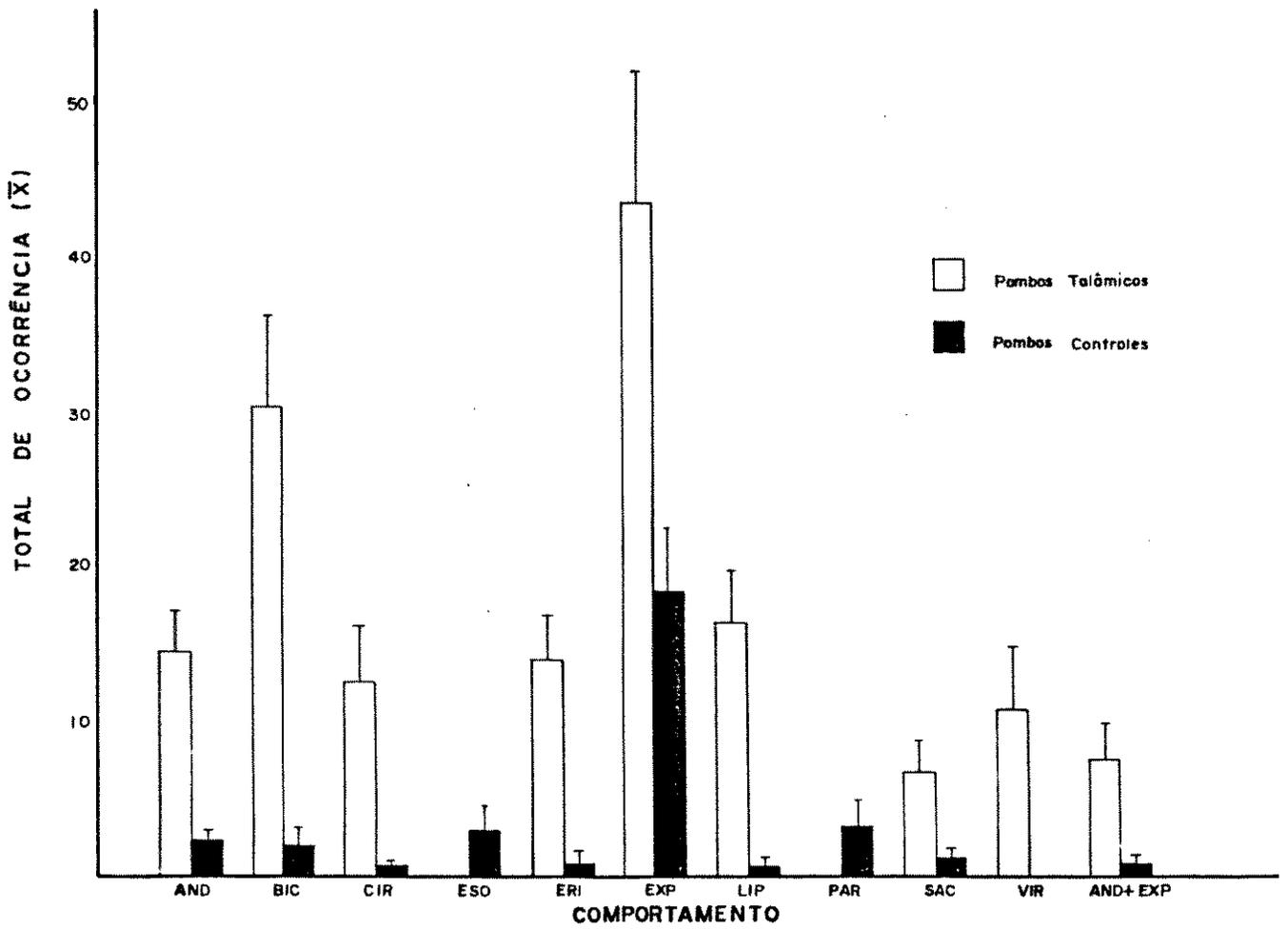


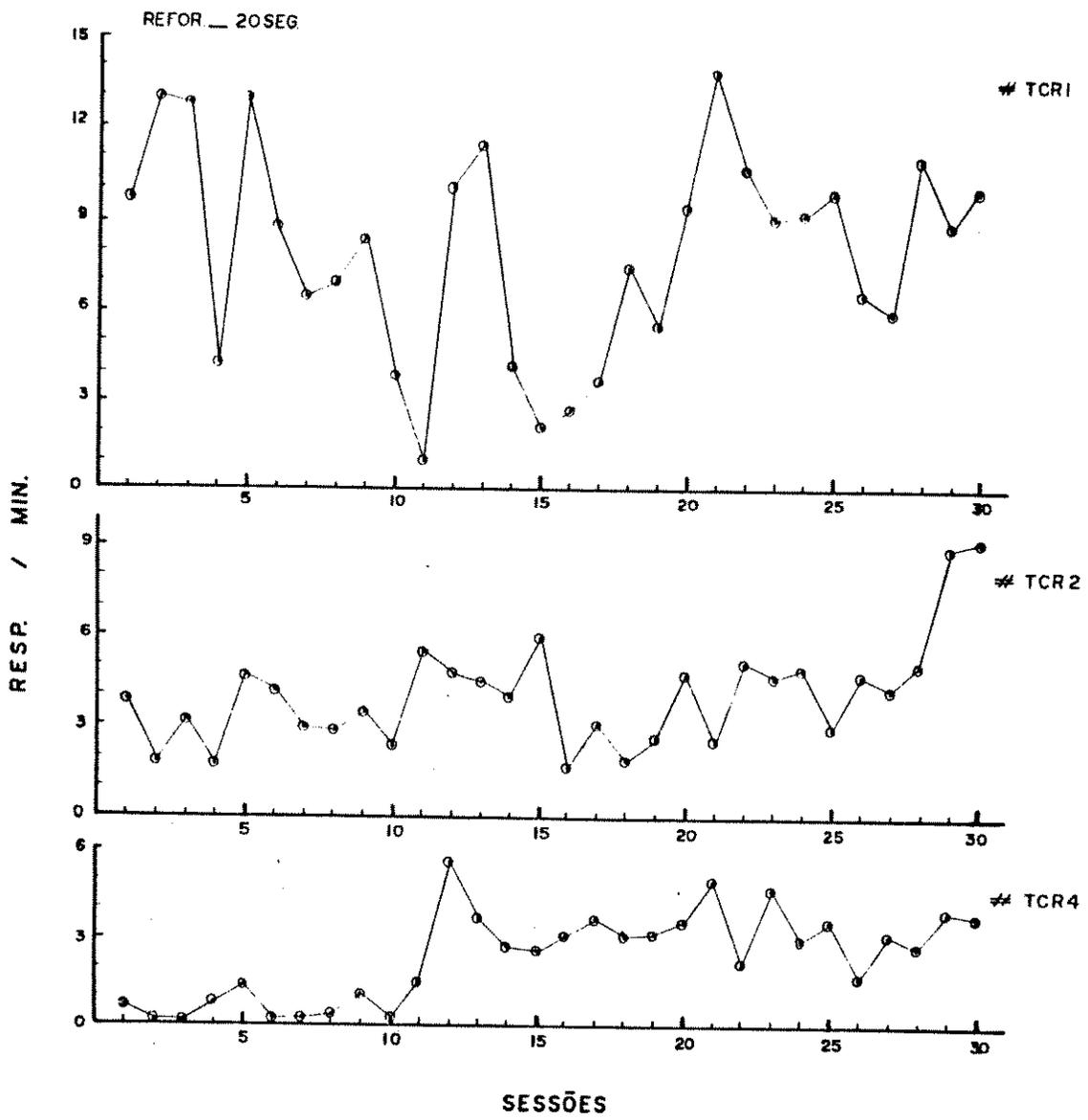
TABELA 2 - Número de sessões realizadas para a aquisição do comportamento de bicar o disco, para pombos do grupo talâmico (A) e controles (B), do experimento I.

GRUPOS	SUJEITOS	NÚMERO DE SESSÕES NECESSÁRIAS PARA AQUISIÇÃO	
		Treino ao comedouro	modelagem
A	TCR1	7	4
	TCR2	4	6
	TCR4	4	1
B	RC1	3	1
	RC3	2	2
	RC5	2	2

por mais tempo (3 sessões), sendo seguido pelos sujeitos RC3 e RC5 (2 sessões). Pode-se observar também que para a modelagem da resposta de bicar o disco são dois dos pombos do grupo talâmico que necessitam de um número maior de sessões para alcançarem o desempenho desejado (TCR2 e TCR1, respectivamente). Podemos verificar, com base nesses dados, que neste experimento os pombos talâmicos demoram mais do que os controles para o condicionamento da resposta de bicar o disco, tendo alimento como reforçador.

A figura 2 mostra os valores da taxa de respostas com 20s. de duração do reforçamento, para os sujeitos talâmicos, em cada uma das sessões experimentais. O pombo TCR1 é o que apresenta as maiores taxas de respostas, chegando a responder 14 vezes por min., sendo seguido pelo pombo TCR2 (9R./min.) e TCR4 (6R./min.), respectivamente. A variabilidade na frequência de respostas de uma sessão para outra é maior para o pombo TCR1 (amplitude de variação = 12,98)³ seguido pelo pombo TCR2 (amplitude de variação = 7,72) e TCR4 (amplitude de variação = 4,44), respectivamente. As diferenças inter-individuais na frequência de respostas são estatisticamente significantes. A análise mostra que o pombo TCR1 difere significativamente dos pombos TCR2 e TCR4 ($|z| = 3,14$ e $4,44$; $p < 0,004$, respectivamente) e que o pombo TCR2 também apresenta valores de respostas significativamente diferentes da apresentada pelo pombo TCR4 ($|z| = 3,07$; $p < 0,004$).

FIGURA 2 - Respostas por minuto, com 20 segundos de duração do reforçamento para cada um dos pombos talâmicos no experimento I.



A Figura 3 mostra os valores de taxa de resposta com 20s. de duração do reforçamento, para os sujeitos controles em cada uma das sessões experimentais. Podemos verificar que para estes pombos as frequências de respostas se mantêm na faixa entre zero e duas respostas por minuto durante a maioria das sessões experimentais. As frequências de respostas mais altas são observadas apenas nas primeiras e nas últimas sessões, sem ultrapassarem contudo valores de seis respostas por minuto. A análise da variabilidade na frequência de respostas de uma sessão para outra mostra que o pombo RC1 apresenta a maior amplitude de variação (5,30) sendo seguido pelos pombos RC3 (4,45) e RC5 (3,77), respectivamente. Não são verificadas diferenças significativas entre as frequências de respostas do pombo RC5 em relação as dos pombos RC1 e RC3 ($|z| = 0,93$ e $1,33$; $p > 0,004$ respectivamente), o mesmo acontecendo quando se compara as frequências de respostas do pombo RC1 à do pombo RC3 ($|z| = 2,34$; $p > 0,004$).

Na Figura 4 temos os valores médios e respectivos erros-padrão da taxa de respostas apresentadas por pombos talâmicos e controles, ao longo das 30 sessões experimentais, com 20s. de duração de reforçamento. A diferença entre os grupos quanto à frequência de respostas é claramente evidenciada pela simples análise da figura, pois enquanto os pombos talâmicos apresentam uma taxa média de respostas que se encontra na faixa entre três e oito respostas por minuto, os pombos controles mostram uma frequên-

FIGURA 3 - Respostas por minuto, com 20 segundos de duração do reforçamento para cada um dos pombos controles no experimento I.

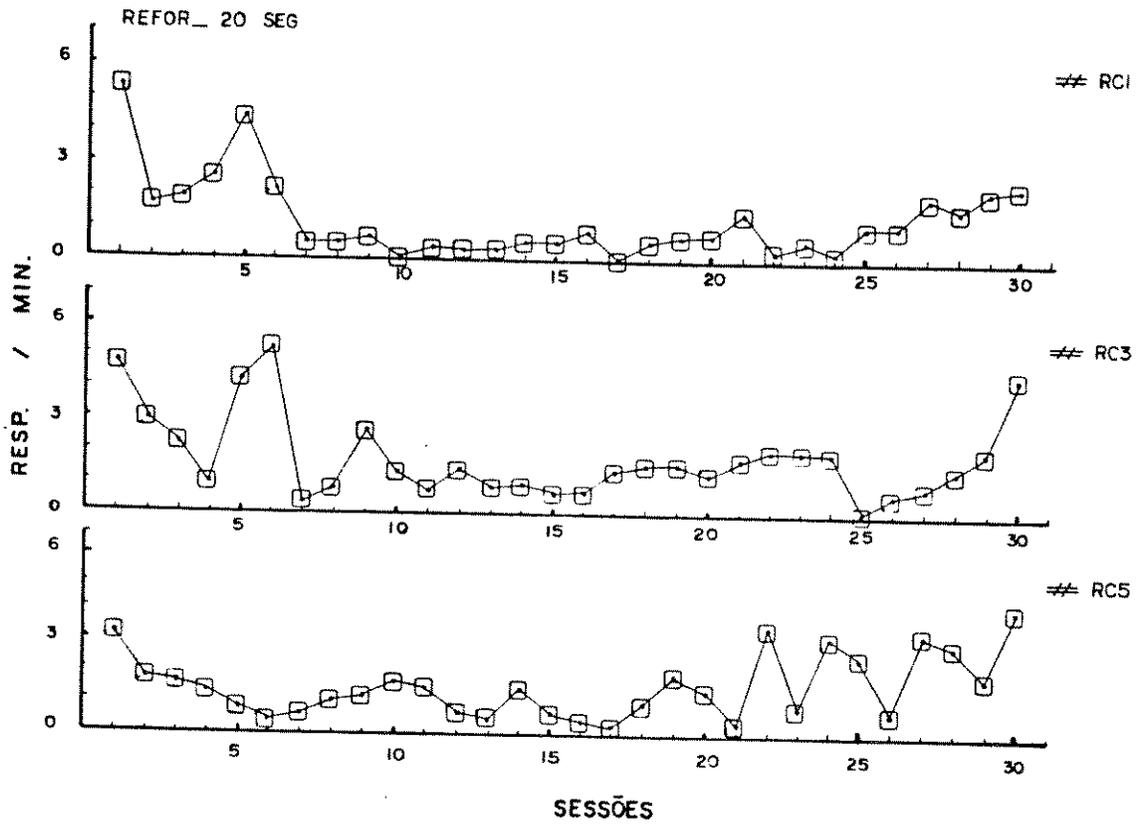
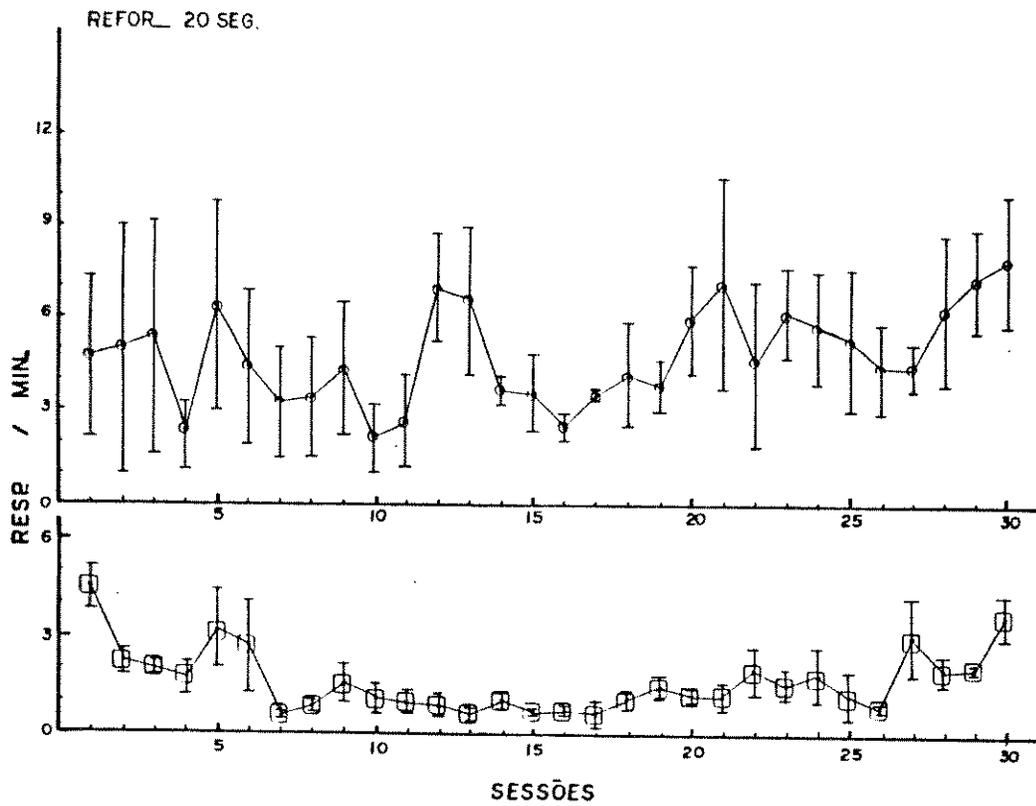


FIGURA 4 - Valores médios (\pm erro padrão) de respostas por minuto apresentados pelos grupos talâmicos (•) e controles (□) no experimento I, para reforço de 20 segundos.



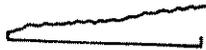
0,0125). A maior variabilidade na taxa de respostas apresentadas pelos pombos talâmicos pode também ser verificada pelo cálculo do coeficiente de dispersão do erro padrão da média que atinge valores de até 81% (permanecendo na faixa média de 45% ao longo das 30 sessões experimentais), enquanto que para os pombos controles estes valores nunca ultrapassam 60% (permanecendo na faixa média de 30% ao longo das 30 sessões experimentais).

A Figura 5 mostra os registros cumulativos da resposta de bicar o disco com 20s. de duração do reforçamento, para os sujeitos controles e talâmicos, retirados da 20a. sessão experimental. Este registro é obtido da seguinte maneira: toda vez que o disco é bicado, o comedouro é acionado e simultaneamente faz-se o registro em um registrador acumulativo de respostas. Através deste registro obtêm-se uma curva de respostas acumuladas, na qual cada resposta emitida é somada a anterior, enquanto o tambor do registrador se move devagar, indicando a passagem do tempo. Se nenhuma resposta é emitida, a pena se move em linha horizontal através do papel. A inclinação do registro permite avaliar a frequência de respostas. As curvas obtidas a partir do registro cumulativo da resposta de bicar o disco para sujeitos controles mostrou regularidade na frequência de respostas, enquanto que para os pombos talâmicos verificou-se irregularidade nesta frequência. Observações assistemáticas mostraram que os pombos controles emitem uma ou duas respostas, dirigem-se ao comedouro e sô

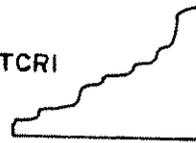
FIGURA 5 - Registros cumulativos de respostas de bicar o disco na condição de reforçamento de 20 segundos, para pombos controles e talâmicos, retirados da vigésima sessão experimental de cada sujeito.

REFOR. ___ 20 SEG

RC1



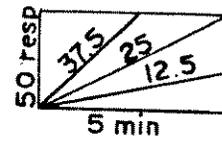
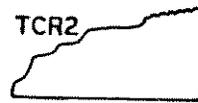
TCR1



RC3



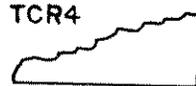
TCR2



RC5



TCR4



Controles

Talámicos



após a primeira) antes de se dirigirem ao comedouro.

A Figura 6 mostra os valores de taxa de respostas com 10s. de duração do reforçamento, para os pombos talâmicos, para cada uma das sessões experimentais. Pode-se observar que com a diminuição do tempo de reforçamento (20 para 10s.), ocorre um aumento na frequência de respostas, alteração esta estatisticamente significativa ($|z| = 5,30$; $p < 0,0125$). Isso nos indica que a mudança na duração de reforçamento causou alterações significantes na taxa de respostas dentro do mesmo grupo. O pombo TCR1 é o que apresenta as maiores taxas de respostas⁴, chegando a responder 26 vezes por min., sendo seguido pelos pombos TCR4 (13R/min.) e TCR2 (8R./min.), respectivamente. Variabilidade na frequência de respostas de uma sessão para outra, continua a ser verificada. Novamente o pombo TCR1 é o que apresenta a maior variação desta frequência (amplitude de variação = 23,88) sendo seguido pelos pombos TCR4 (amplitude de variação = 11,82) e TCR2 (amplitude de variação = 7,20), respectivamente. Algumas diferenças interindividuais são também comprovadas estatisticamente. O pombo TCR1 tem frequência de respostas que diferem daquelas apresentadas pelos pombos TCR2 e TCR4 ($|z| = 3,14$; e $3,44$; $p < 0,004$ respectivamente). Porém, quando as frequências das respostas obtidas pelo pombo TCR2 são comparadas às obtidas pelo pombo TCR4 não se encontra diferença estatisticamente significativa ($|z| = 1,0$; $p > 0,004$).

FIGURA 6 - Respostas por minuto, com 10 segundos de duração de reforçamento, para cada um dos pombos talâmicos no experimento I.

REFOR _ 10 SEG

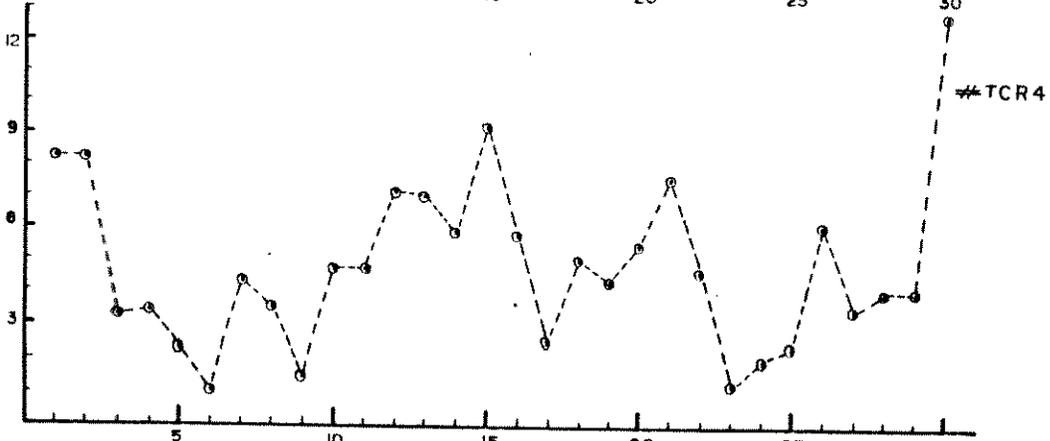
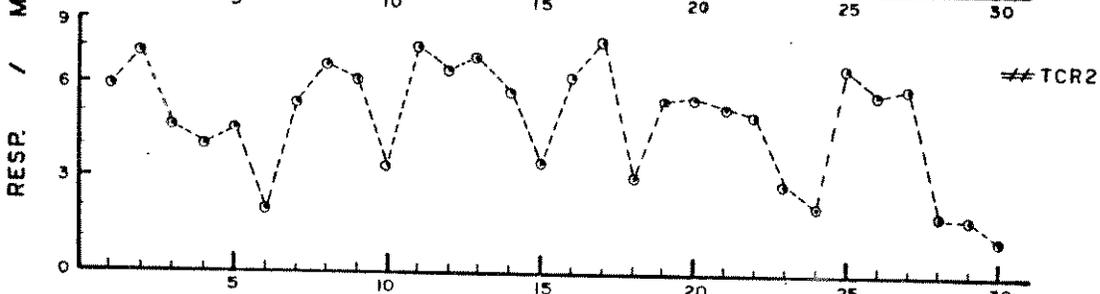
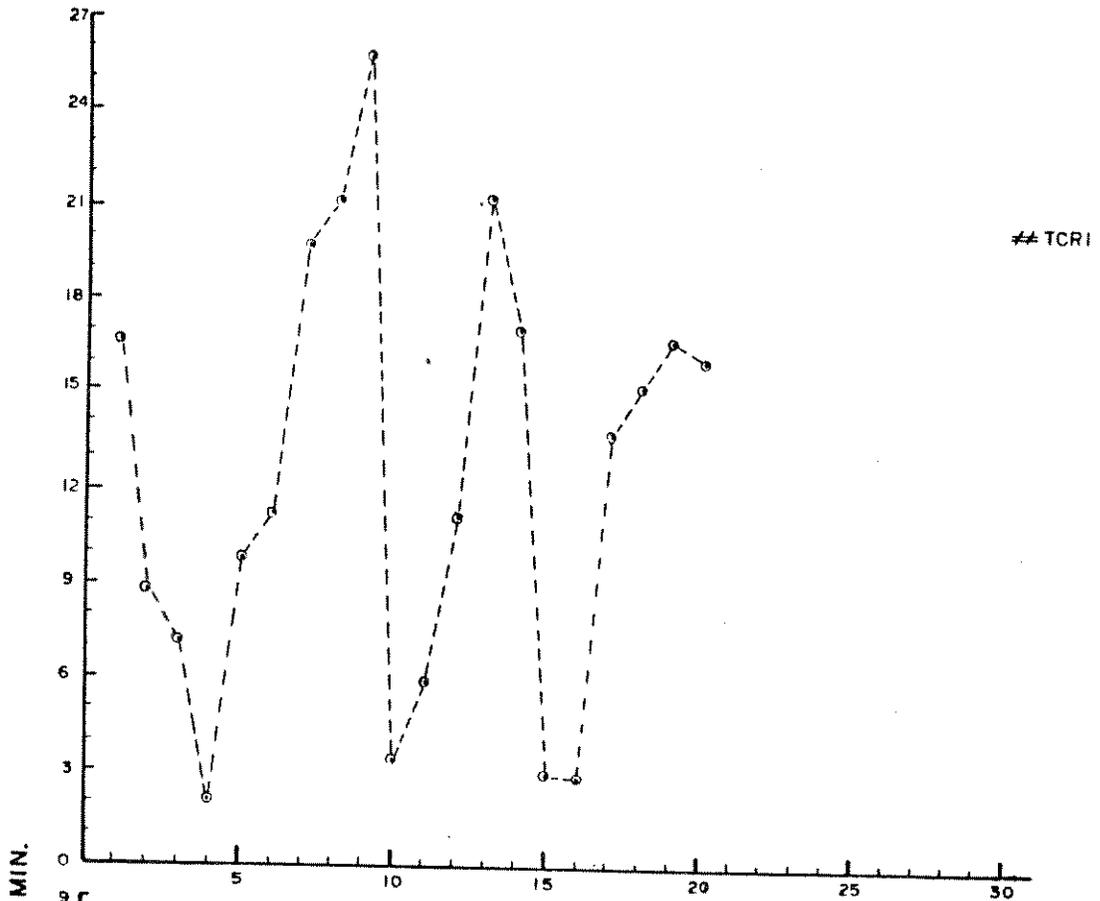


FIGURA 7 - Respostas por minuto com 10 segundos de duração de reforçamento para cada um dos pombos controles no experimento I.

REFOR_ 10 SEG

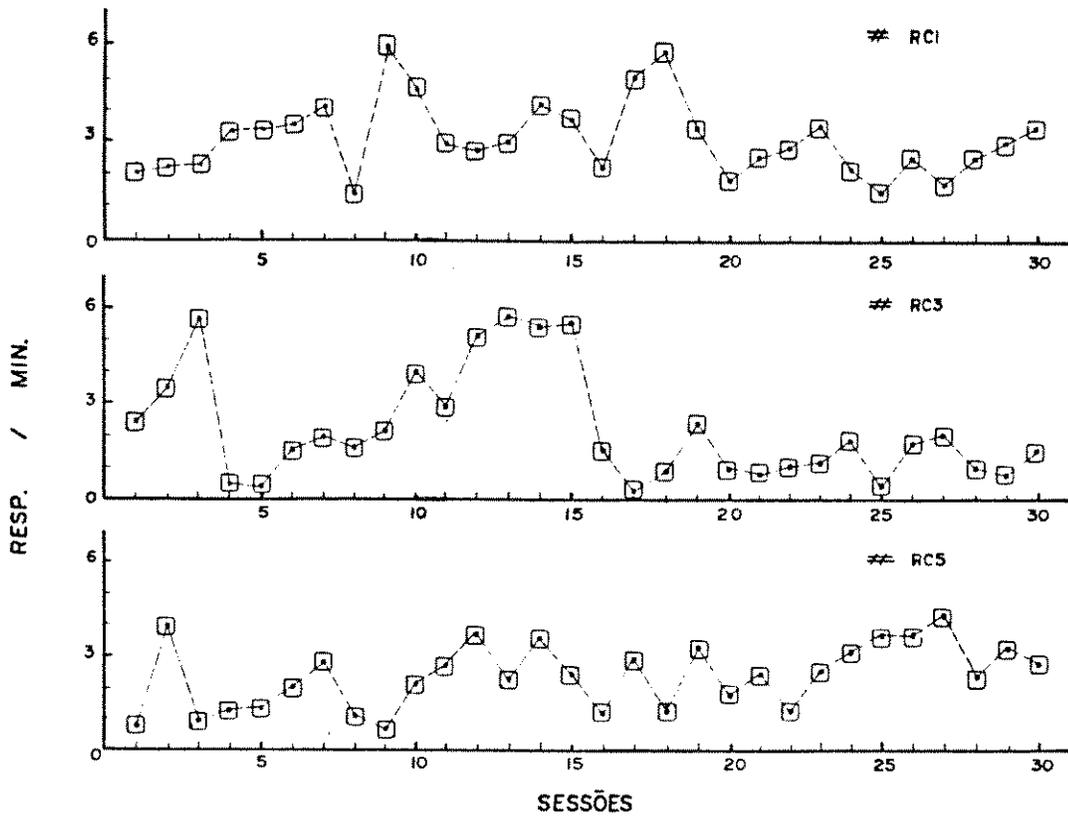
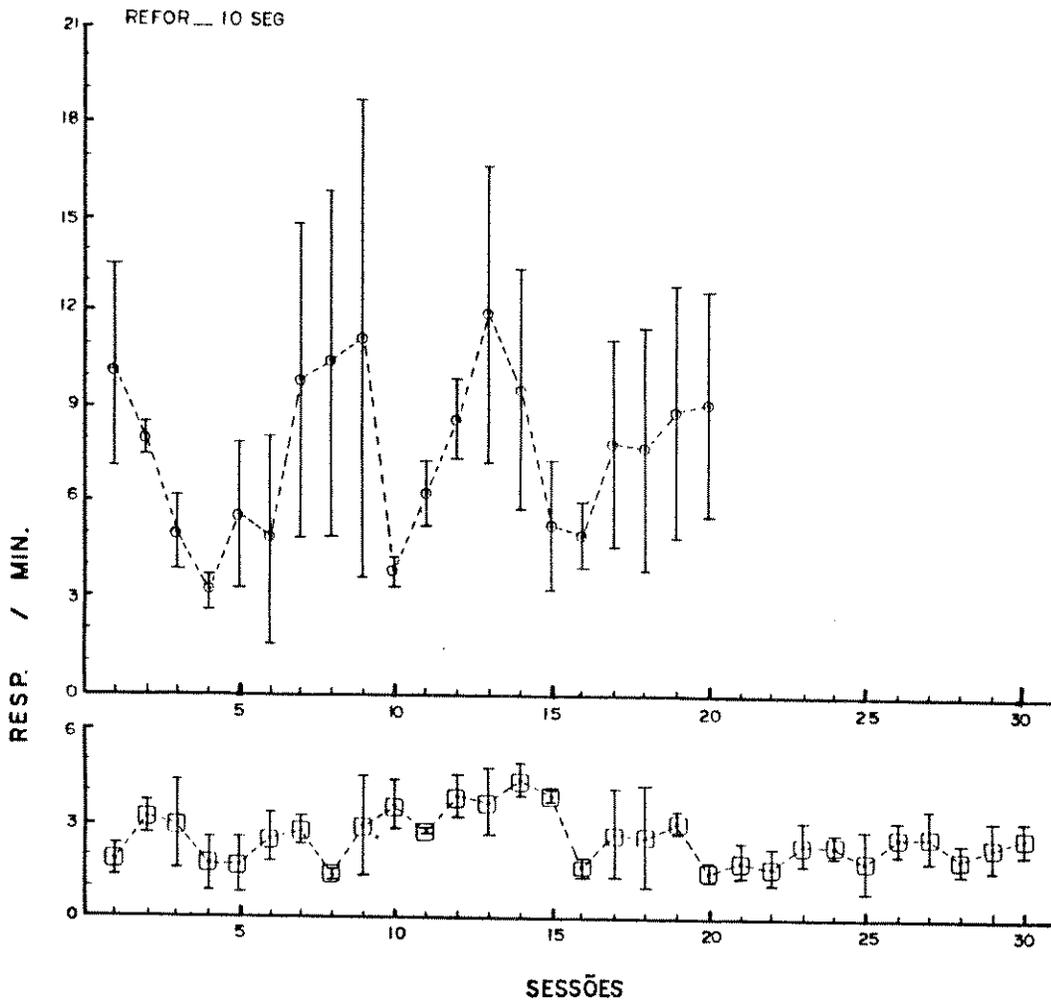


FIGURA 8 - Valores médios (\pm erro padrão) de respostas por minuto apresentados pelos grupos talâmicos (°) e controles (□) no experimento I, para reforçamento de 10 segundos.



se encontra na faixa entre 2 e 12 respostas por minuto, enquanto que para os sujeitos controles permanece na faixa entre 1 e 4 respostas por minuto. A diferença entre os dois grupos de sujeitos quanto a frequência de respostas é estatisticamente significativo ($|z| = 6,69; p < 0,0125$). Podemos verificar também, que os pombos talâmicos apresentam novamente uma maior variabilidade na taxa de respostas quando comparados aos controles, embora esta variabilidade seja, para esta condição experimental, menor que a verificada com a duração de reforçamento maior (20s.). Os valores obtidos com o cálculo do coeficiente de dispersão do erro padrão mostram valores de até 70% para os pombos talâmicos (permanecendo na faixa média de 35% ao longo das 20 sessões experimentais) e 62% para os controles (permanecendo na faixa de 20% ao longo das 30 sessões experimentais).

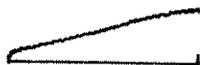
Na Figura 9 pode-se observar o registro cumulativo da resposta de bicar o disco para pombos controles e talâmicos com 10s. de duração do reforçamento, retirado da 20a. sessão experimental. Estes registros mostram que pombos controles continuam a apresentar respostas regulares dentro de uma sessão experimental, como já verificado para 20s. de duração do reforçamento. Os pombos talâmicos apresentam também a mesma irregularidade de respostas observadas na fase anterior (20s. de duração do reforçamento), embora isto não se evidencie, para o pombo TCR4 neste intervalo de tempo apresentado na figura.

A Figura 10 mostra esquemas de cortes late -

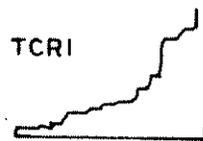
FIGURA 9 - Registros cumulativos de respostas de bicar o dis
co nas condições de reforçamento de 20 segundos
para pombos controles e talâmicos, retirados da vi
gésima sessão experimental.

REFOR. 10 SEG

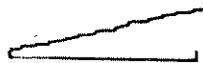
RC1



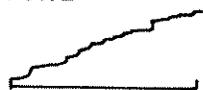
TCR1



RC3



TCR2



RC5



Controles

TCR4



Talâmicas

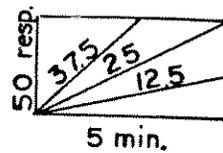
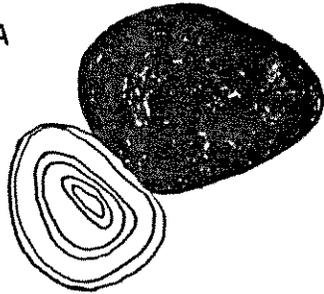


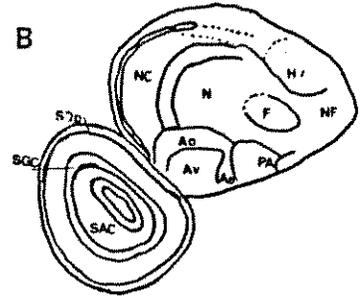
FIGURA 10 - Representação esquemática de seções laterais do cérebro de um pombo com ablação das estruturas telencefálicas (A) e de cérebro intacto (B). As áreas escurecidas representam a extensão da lesão. As diferentes estruturas celulares são denominadas como: Aa- arquiestriado anterior; Ad - arquiestriado dorsal; Ap- área pré-tectal; Av- arquiestriado ventral; BO - bulbo olfatório; Cb - cerebelo ; Cnd - núcleo central-medular oblongo parte dorsal; CO - quiasma óptico; E - ectoestriado; FRI - formação reticular lateral; HA - hiperestriado acessório; HD - hiperestriado dorsal; HIS - hiperestriado intercalado superior Hp - hipocampo; HV - hiperestriado ventral; ICO - núcleo intercolicular; INP - núcleo intra peduncular; LPO - lobo paraolfatório; ML - núcleo mesencefálico; N - neostriado; NB - núcleos da base; NC - neostriado caudal; NF- neostriado frontal; NI - neostriado intermediário; NP - neostriado posterior; Ov - núcleo oval; PA - paleoestriado augmentatum; POA - núcleo pré-óptico-anterior; PP - paleoestriado primitivo; PV - núcleo ventral talâmico; RPO - núcleos reticulares pontino caudal; Rt - núcleos rotundos; Ru - núcleo rubro; SAC - camada central

L6.75

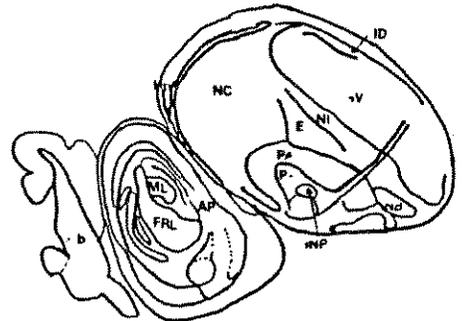
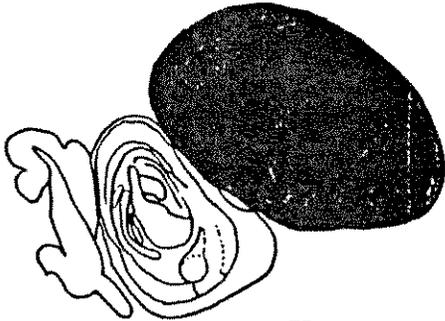
A



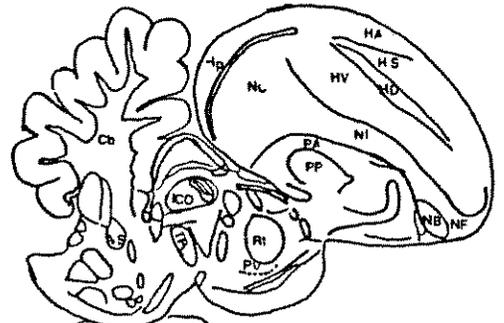
B



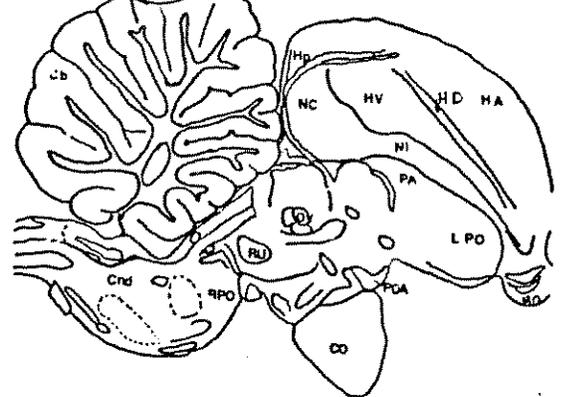
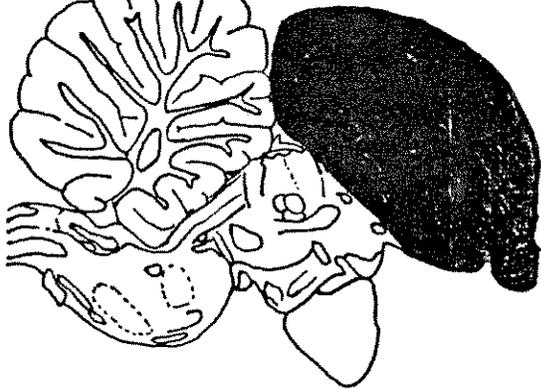
L4.0



L3.0



L1.5



(B) com o cérebro de um pombo talâmico (A). Os esquemas à esquerda (B) indicam nas áreas escurecidas as estruturas que foram atingidas pela lesão. Pela análise das lâminas histológicas observou-se que os sistemas telencefálicos foram retirados na sua grande totalidade, sendo que, os tecidos remanescentes localizados nas bordas laterais e anterior do telencéfalo apresentaram-se bastante danificados. Assim a reconstrução indicada foi considerada representativa das lesões realizadas.

DISCUSSÃO

Resumindo aquilo que os dados obtidos no experimento I, permitiram verificar: (a) os pombos do grupo talâmico foram sensíveis às contingências de reforçamento programadas embora tenham permanecido por um período maior de tempo nas etapas de treino ao comedouro e de modelagem da resposta, quando comparados a pombos do grupo controle; (b) pela comparação da frequência média de respostas de bicar o disco dos pombos do grupo talâmico e do grupo controle em esquemas de CRF com 20 e 10s. de duração do reforçamento, verifica-se que os primeiros apresentaram uma taxa de respostas mais elevadas; (c) a comparação intra-grupo da frequência de respostas de bicar o disco indicou que, com os pombos de grupo talâmico ocorreu uma grande variabilidade, tanto entre as sessões experimentais de diferentes pombos, como entre as diferentes sessões experimentais de um mesmo pombo, e que este tipo de variabilidade foi menor para os sujeitos que compõe o grupo normal; e (d) a análise estatística mostrou a existência de um aumento significativo na frequência de respostas, tanto para os pombos do grupo controle como para aqueles do grupo talâmico, quando a duração do reforçamento foi diminuída de 20 para 10s.

mas telencefálicos exerceriam funções de controle sobre os processos neurais envolvidos na aquisição da aprendizagem. Desse modo, os danos causados pela ablação se refletiriam num aumento do tempo necessário para aquisição de novos comportamentos. Nesse sentido, é interessante notar que quando lesões mais restritas foram realizadas no telencéfalo de pombos (complexo hiperestriatal) houve também a necessidade de um maior número de sessões para a aquisição de discriminação visual (ZEIGLER, 1963b). Um dado que deve ser observado é o fato de que quando se comparam as ocorrências de comportamentos registradas para pombos do grupo talâmico às dos pombos do grupo controle (Tabela 1 e Figura 1), verifica-se que os primeiros apresentam um maior número de ocorrências comportamentais. Talvez essa diferença de atividade pré-condicionamento possa ter também, atuado no sentido de aumentar o tempo necessário para a aquisição do comportamento desejado, acima referida. Pode-se supor que os pombos com maior diversidade de atividade imporiam ao experimentador uma maior dificuldade durante o processo de modelagem da resposta.

A despeito desta necessidade de um maior número de sessões para adquirir o comportamento desejado, os dados mostraram que o comportamento de bicar o disco para obter alimento é aprendido mesmo após a ampla destruição de estruturas telencefálicas. Desta forma, o aprendizado verificado nos pombos do grupo talâmico, deste experimento, podem ser interpretados como indicativos do papel de sistemas

organização e a coordenação destes comportamentos.

Estas sugestões estão de acordo com as proposições feitas por BENOWITZ (1980), a partir de uma revisão de dados sobre os efeitos de lesões telencefálicas no comportamento. Para esse autor, muitos comportamentos seriam organizados a níveis subtelencefálicos e os sistemas telencefálicos atuariam na coordenação de atos e na sua elicitação por estímulos ambientais apropriados, bem como na habilidade para formar novas associações. Esta mesma linha de análise e interpretação de dados, outros autores, tais como, BERNTSON, TUBER, RONCA & BOMAN (1983), após verificarem que humanos descerebrados possuíam a capacidade de aprendizado associativo, se referiram ao princípio da compensação descrito por JACKSON (1958) para explicarem seus resultados. Segundo esse princípio, mecanismos neurais dispostos a níveis mais baixos do neuroeixo (subtelencefálicos são capazes de mediar as funções comportamentais básicas, dentre as quais se incluem o processo de aprendizagem. Esses mecanismos neurais mais baixos seriam controlados hierarquicamente pelos sistemas mais altos.

Um outro dado interessante, observado no experimento I, é o fato de que os pombos talâmicos apresentaram uma taxa significativamente maior de respostas de bicar o disco, quando comparados aos pombos controles. Essa maior frequência de bicar o disco pode ser referida a relatos de outros trabalhos que tem analisado e discutido uma possível desinibição comportamental após as lesões telencefálicas. Neste sentido

causavam um aumento na taxa de respostas em esquemas de VI. Este conceito de inibição foi também discutido por MITCHELL (1983), pois seus dados permitiram a observação de um aumento na taxa de respostas de bicar o disco após as lesões de PA, em pombos submetidos a esquemas de reforçamento FI:1. Contudo ao verificar uma redução na frequência de respostas a estímulos negativos em esquemas de discriminação simultânea ir-não-ir, propôs que o PA, não deveria estar necessariamente relacionado a possíveis mecanismos inibitórios no comportamento operante. Vários autores (ZEIGLER, 1963b ; STETTNER & SCHULTZ, 1967; MacPHAIL 1971; BENOWITZ e LEETENG, 1973) tem descrito que o complexo hiperestriatal (principalmente o wulst), estaria envolvido com este mecanismo inibitório proposto. Estes autores baseiam-se no fato de que as aves submetidas ao aprendizado de discriminação e de reversão da discriminação apresentaram após as lesões nesta região uma perseveração para estímulos positivos prévios, indicando que as lesões causavam um enfraquecimento na habilidade para inibir respostas em componentes negativos . Se o complexo paleoestriatal, arquiestriatal e hiperestriatal , tem algum papel inibitório no comportamento operante de bicar o disco, então o aumento da taxa de respostas verificado em nosso experimento, poderia ser devido ao bloqueio desta função inibitória, uma vez que, todos estes sistemas são retirados quando a ablação telencefálica é realizada.

Além do aumento na frequência de respostas discutido acima, foi verificado que os pombos talâmicos, após

to. O bicar generalizado, apresentado por estes pombos (talâmicos) podem ser apontados como uma das causas desta maior variabilidade. Ou seja, pela observação direta do comportamento de pombos talâmicos, feita antes do condicionamento na câmara de condicionamento, verificou-se que estes sujeitos apresentavam um elevado número de respostas de bicar, quando comparados a pombos controles. Estes pombos bicavam o chão, a parede, o vidro e o ar. Mesmo após o condicionamento os pombos talâmicos continuavam a apresentar este bicar chamado de generalizado. Além disto, bicavam também várias vezes o disco antes de se dirigirem ao comedouro. É interessante notar aqui, que ROGERS (1922) após a cirurgia de ablação dos hemisférios cerebrais de pombos, relatou um comportamento semelhante ao qual ele chamou de bicar alucinatório, ou seja, bicar no ar ou na ausência de objetos específicos; BRUNELLI et alii (1972) também verificaram um bicar generalizado em pombos destelencefalizados. Considerados em conjunto, esse bicar generalizado e a elevada frequência de respostas, apresentadas pelos pombos talâmicos, parecem, além disso, refletir uma não adequação do comportamento à situação programada. Dessa forma, esses dados poderiam sugerir que a retirada do telencéfalo e, conseqüentemente de suas funções moduladoras na organização do comportamento, levaria a uma deficiência funcional do comportamento, tendo em vista as contingências utilizadas neste experimento.

Os padrões de frequência de bicar o disco para obter reforçamento diferem de acordo com o esquema de refor-

tidas em outros esquemas, pois a quantidade de alimento liberada, e portanto, ingerida pelo organismo experimental é maior levando a saciação mais rapidamente. Por esta razão, quando este tipo de esquema é empregado a duração de reforçamento é bastante reduzida. Porém, após a verificação do bicar generalizado, descrito acima, foi programada uma duração de reforçamento maior que aquela usualmente empregada quando se utilizam esquemas de CRF, garantindo que todos os sujeitos conseguissem obter pelo menos alguns segundos de acesso ao alimento. Ao mesmo tempo, pelo fato de usar-se um período de acesso ao reforçamento excessivamente longo, levantou-se a questão, de se o comportamento seria ainda mantido caso essa duração fosse diminuída. Nesse sentido é que a duração do período de acesso ao alimento foi mudada de 20s para 10s. É interessante salientar o fato de que mesmo os pombos com ablação do telencéfalo mostraram uma alteração na frequência de bicar o disco em função de uma menor duração de reforçamento, ou seja, a frequência média de respostas sofreu um significativo aumento quando o tempo de reforçamento foi alterado de 20 para 10s. O mesmo dado foi verificado para pombos controles, parecendo, assim, indicativo de que os pombos talâmicos, tanto quanto os controles foram sensíveis às contingências de reforçamento em vigor.

A falha do comportamento alimentar verificada em nosso experimento, após a cirurgia de ablação do telencéfalo é um outro fato de interesse que deve ser discutido. Neste con-

do telencéfalo de aves. Analisando anatomicamente esta região ZEIGLER (1974) verificou que algumas vias, tratos e núcleos (PrV, QFT e NB) que a compõe, estão relacionadas com o controle do comportamento alimentar. Assim, lesões em QF por exemplo (ZEIGLER, 1976), provocam falha sensorial da mandibulação (incapacidade de segurar o grão ou retê-lo na boca durante a mandibulação). Além disto lesões em outras vias telencefálicas interferem com o comportamento alimentar. Neste sentido ZEIGLER (1976) relatou que as lesões em OMT, interferem diretamente com o controle motor do comportamento alimentar (falha no abrir o bico durante o bicar). Observando-se o comportamento alimentar dos pombos talâmicos pode-se verificar as mesmas falhas sensoriais da mandibulação descritas por ZEIGLER, embora estas falhas fossem apenas transitórias. Além disto, estas aves apresentavam também as falhas motoras do bicar para obter alimento, pois necessitavam de um maior número de bicadas para obter um grão de comida se comparada aos controles (mesmo após a recuperação do comportamento alimentar). Estas observações foram contudo assistemáticas, pois no presente trabalho, não foi medido o consumo de comida de pombos controles e talâmicos para verificar a existência e/ou o grau de diferença. Os danos causados nos sistemas neurais que estão envolvidos com o comportamento alimentar, como decorrência da ablação telencefálica, poderiam então estar correlacionadas, também com o aumento da variabilidade e da frequência de respostas de bicar o disco verificada

rência da cirurgia de ablação telencefálica. Torna-se interessante estudar também como se comportariam estas aves , com relação à retenção desse aprendizado quando este antecede a cirurgia. Este tipo de experimento, permitiria verificar a manutenção ou o aparecimento de alterações na frequência e padrões desse comportamento, além de permitir uma comparação individual dos sujeitos experimentais nas condições pré e pós-cirurgia.

EXPERIMENTO II

O experimento teve como objetivo verificar e a nalisar quais os efeitos da ablação do tecido neural das estruturas telencefálicas sobre as frequências da resposta de bicar um disco, previamente condicionadas, em esquemas de reforçamento contínuo.

MATERIAL E MÉTODOS

Sujeitos:

Foram usados três pombos, adultos, de derivação não controlada da espécie *Columba livia*, obtidos de um fornecedor doméstico. Os pombos foram alojados em gaiola-viveiro individuais no biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica no Instituto de Biologia da UNICAMP, com água e alimento à vontade, e um ciclo claro-escuro de 14/10hs, respectivamente. As condições de alimentação descritas, foram mantidas durante todo o período de adaptação que variou entre 30 e 45 dias, enquanto que as demais condições foram mantidas durante todo o experimento.

Após o período de adaptação, os sujeitos foram

libitum. Esta nova medida foi respeitada durante todo o tempo do experimento, permitindo-se apenas variações de mais ou menos dez gramas, excetuando-se o período imediatamente seguinte à cirurgia de ablação do telencéfalo.

Os pombos RC7, N2 e N3, utilizados neste experimento, foram submetidos à aquisição e ao treino para manutenção da resposta de bicar um disco num esquema de reforçamento contínuo, imediatamente antes da cirurgia de ablação telencefálica. Após a recuperação cirúrgica, foram novamente submetidos à replicação das condições experimentais da fase que antecedeu a cirurgia (pré-cirurgia).

Equipamento:

Foram utilizados os mesmos equipamentos descritos no experimento I.

Procedimento:

Foram realizadas as seguintes fases experimentais:

- A) Condicionamento da resposta de bicar o disco (modelagem), foi desenvolvida em três etapas diferentes (observação direta do comportamento na câmara de condicionamento, treino ao comedouro e reforçamento diferencial de aproximação sucessiva a resposta de bicar o disco), realizadas da forma descrita no experimento I.

realizadas sessões diárias de 50 min de duração, em que cada resposta de bicar o disco era eficaz para acionar o comedouro e produzir um período de 20s. de exposição e acesso ao alimento (reforçamento de 20s.). Cada sujeito permaneceu nesta fase por 15 sessões.

- C) Esquema de reforçamento contínuo com 10s. de duração do reforçamento: a este procedimento foram submetidos os mesmos pombos descritos para a fase B. Após as sessões experimentais com 20s. a duração do período de reforçamento foi reduzido para 10s. (reforçamento de 10s.). Todas as demais condições de horário, duração e número de sessões da fase B foram mantidas.
- D) Ablação das estruturas telencefálicas e recuperação pós-cirurgia: a cirurgia foi realizada da forma descrita no experimento I. Dos quinze pombos destelencefalizados apenas três sobreviveram e foram alojados da mesma forma descrita acima, tendo porém, a temperatura ambiente rigorosamente controlada (30°). A ausência do comportamento alimentar também foi verificada, e os animais foram tratados como descrito no experimento I. Decorridos um período de 10 a 20 dias após a cirurgia, tempo este necessário para que a recuperação do comportamento alimentar (8 a 15 dias) e do peso médio *ad libitum* pré-cirúrgico ocorressem, os sujeitos foram novamente mantidos em privação alimentar a 80% do peso médio *ad libitum*.
- E) Esquema de reforçamento contínuo com 20s. de duração do

Foram programadas as mesmas contingências e duração do reforçamento da fase B, assim como, foram também realizadas sessões em igual número.

- F) Esquema de reforçamento contínuo com 10s. de duração do reforçamento: a este procedimento foram submetidos os mesmos sujeitos da fase E. Após as sessões experimentais com 20s., a duração do período de reforçamento foi reduzida para 10s. Todas as demais condições de horário, duração e número de sessões da fase B e E foram mantidas.

Após o término desta fase experimental os pombos foram sacrificados, e os cérebros retirados, para a realização da análise histológica. Em todos os animais, procedeu-se à anestesia profunda com éter, seguida de perfusão com salina e formol (10%). A histologia foi realizada da forma descrita no experimento I.

Tratamento estatístico:

A comprovação da significância estatística dos dados deste experimento foi feita utilizando-se a prova T de Wilcoxon (SIEGEL, 1975). Para eliminar a ocorrência do erro do tipo I, o nível de significância (5%) foi ajustado de acordo com o número de testes realizados, como descrito no experimento I. Para tanto α foi reduzido de 0,05 para 0,0083 quando foram comparadas as condições pré e pós-cirurgia de cada indivíduo e para 0,0250 quando as comparações

RESULTADOS

Neste experimento o desempenho de pombos foi analisado em diferentes condições experimentais, definidas como pré e pós-cirurgia de ablação telencefálica. Foram comparadas: (a) taxas de resposta de bicar o disco apresentadas em sessões sucessivas de 50 min., como função de diferentes durações de reforçamento (20 e 10s.); e (b) efeito da manipulação da duração do reforçamento, sobre a frequência da resposta de bicar o disco, dentro da mesma situação experimental (pré e pós-cirurgia).

A Tabela 3 mostra os números e os tipos de comportamentos apresentados por pombos que se encontram na condição pré-cirurgia de ablação telencefálica, durante a observação direta do comportamento na câmara de condicionamento. Os comportamentos foram observados, registrados e computados da forma descrita no Experimento I. Os comportamentos presentes são os de abrir e fechar o bico (ABF), AND, BIC, ENO, ERI, EXP, LIP, PAR, sacudir-se (SAC) e andar e explorar (AND + EXP), sendo que o comportamento de EXP é o que alcança as maiores ocorrências (290), sendo seguido por ESO (68) e BIC (56) respectivamente.

Com relação ao número de sessões necessárias

TABELA 3 - Itens comportamentais observados durante as duas sessões (1ª e 2ª) de observação direta do comportamento, para pombos do experimento II. Os itens comportamentais registrados são: abrir e fechar o bico (ABF); andar (AND); bicar (BIC); encolher o pescoço (ENO); eriçar as penas (ERI); esticar o pescoço (ESO); explorar (EXP); limpar (LIP) ; parar (PAR); sacudir-se (SAC); andar e explorar (AND + EXP).

SUJEITOS		COMPORTAMENTOS										
		ABF	AND	BIC	ENO	ERI	ESO	EXP	LIP	PAR	SAC	AND+EXE
N2	1º	4	3	5	11	12	18	51	4	11	8	5
	2º	1	4	9	3	1	20	53	6	-	4	8
N3	1º	4	4	3	-	3	4	53	4	-	9	-
	2º	-	9	32	-	1	19	65	-	-	1	23
RC7	1º	2	1	-	-	4	4	38	-	-	1	-
	2º	13	5	7	-	1	3	30	1	-	-	-
TOTAL		24	26	56	14	22	68	290	15	11	23	36

TABELA 4 - Número de sessões realizadas para a aquisição do comportamento de bicar o disco, para pombos do experimento II.

SUJEITOS	NÚMERO DE SESSÕES NECESSÁRIAS PARA AQUISIÇÃO	
	Treino ao comedouro	modelagem
N2	2	1
N3	1	1
RC7	1	1

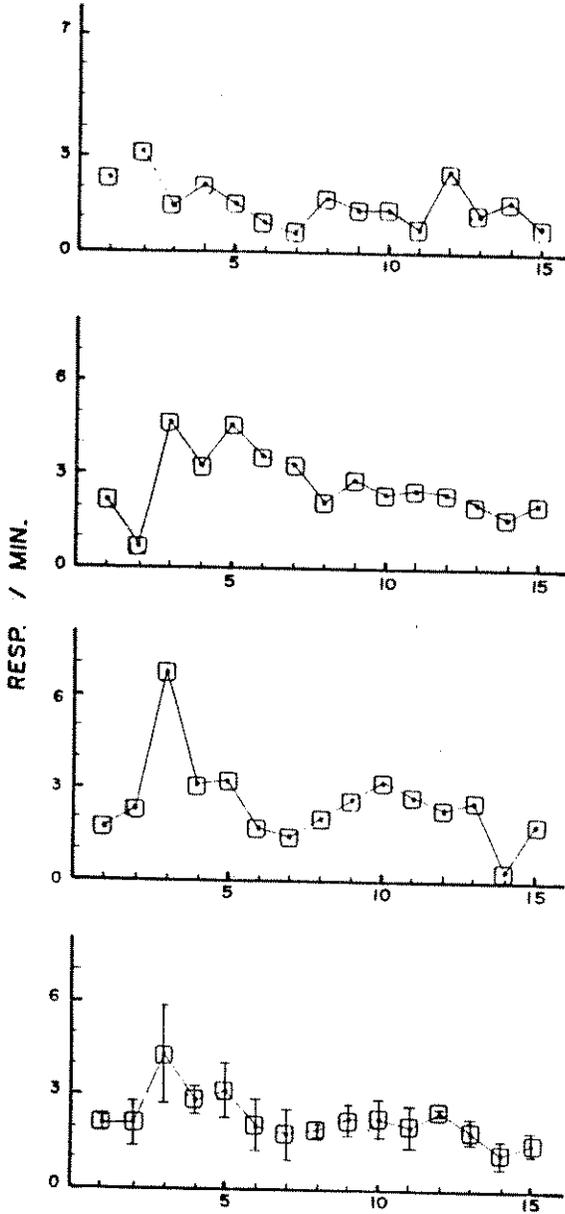
treino ao comedouro são necessárias um máximo de duas sessões (pombo N2) para que o desempenho desejado seja alcançado, enquanto que, para a modelagem da resposta apenas uma sessão é realizada.

A Figura 11 mostra os valores de taxa de resposta com 20s. de duração do reforçamento para os pombos nas condições pré e pós-cirurgia, em cada uma das sessões experimentais. Mostra também os valores médios desta resposta. Pela análise individual e comparativa verifica-se que o pombo RC7 não sofre alterações significativas na taxa de respostas ($T = 55,5$; $p > 0,0083$) que permanece em torno de uma a duas respostas por minuto, tanto na condição pré quanto na pós-cirurgia. O mesmo acontece para os sujeitos N2 e N3 ($T = 57$ e $39,5$; $p > 0,0083$, respectivamente), que permanecem na faixa entre uma e quatro respostas por minuto em ambas as condições experimentais. Variações na frequência de respostas de uma sessão para outra são também verificadas. O pombo N3 é o que apresenta a maior amplitude de variação (6,42 na condição pré-cirurgia e 3,16 na condição pós-cirurgia), sendo seguido pelos pombos N2 (3,98 na condição pré-cirurgia e 3,46 na condição pós-cirurgia) e RC7 (2,58 na condição pré-cirurgia e 1,48 na condição pós-cirurgia), respectivamente. Uma análise dos valores médios das taxas de respostas apresentadas por estes pombos, em ambas as condições experimentais, mostra uma variação em torno de uma a três respostas por minuto. O cálculo do coeficiente de dispersão do erro padrão da

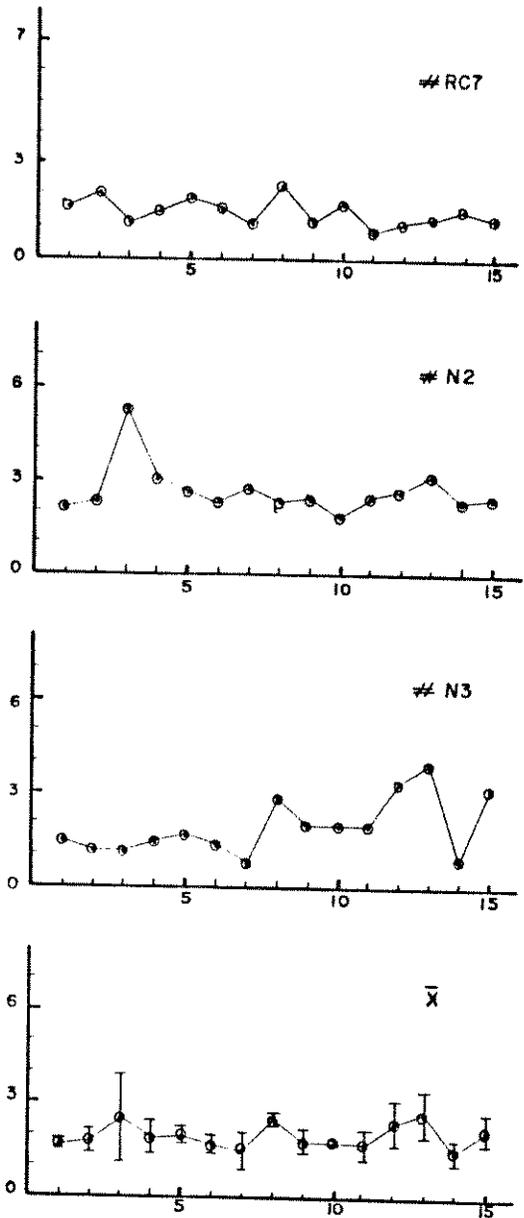
FIGURA 11 - Valores individuais e médias de respostas (\pm erro padrão) por minuto calculadas para situações pré e pós-cirurgia com reforçamento de 20 segundos.

PRÉ

REFOR _ 20 SEG.



PÓS



rurgia estes valores nunca ultrapassam 37% (permanecendo na faixa média de 25% ao longo das 15 sessões).

A Figura 12 mostra um registro acumulado das respostas de bicar o disco para os pombos nas condições pré e pós-cirurgia retirado da 15a. sessão experimental. Pela análise destes registros observa-se que todos os pombos apresentaram regularidade na frequência de respostas em ambas as condições. Observações assistemáticas do comportamento destas aves, na câmara de condicionamento, mostraram que elas emitem uma ou duas respostas, dirigem-se ao comedouro e sô depois de decorridos 20s. é que bicam novamente o disco.

A Figura 13 mostra os valores de taxa de resposta com 10s. de duração do reforçamento para os pombos nas condições pré e pós-cirurgia, em cada uma das sessões experimentais. Mostra também os valores médios destas respostas. Pela análise individual e comparativa dos pombos nas condições pré e pós-cirurgia, verifica-se que o pombo RC7 apresenta frequência de respostas que varia entre zero e duas respostas por minuto na condição pré-cirurgia e entre uma e cinco respostas por minuto na condição pós-cirurgia. Esta alteração de frequência mostra-se estatisticamente significativa ($T = 3; p < 0,0083$). O mesmo é verificado também para o pombo N2 ($T = 2; p < 0,0083$) que possui uma taxa de resposta que varia na faixa entre uma e quatro respostas por minuto na condição pré-cirurgia e passa a responder na faixa entre quatro e seis respostas por minuto após

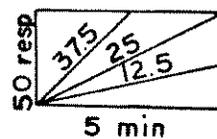
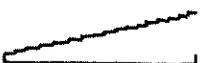
FIGURA 12 - Registros cumulativos da resposta de bicar o disco com reforçamento de 20 segundos nas condições pré e pós-cirurgia, retirados da décima quinta sessão experimental.

REFOR. _ 20 SEG

N2



N3



RC7



PRÉ



PÓS

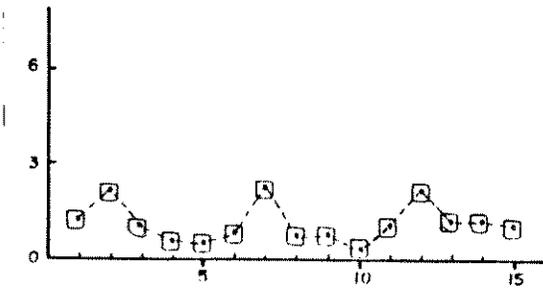


Condições

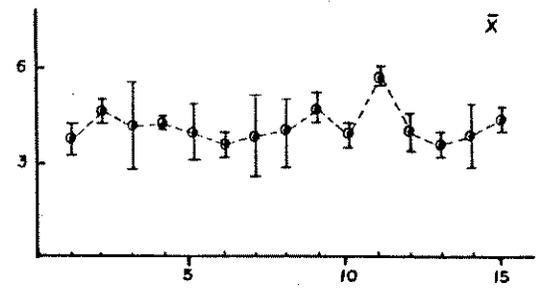
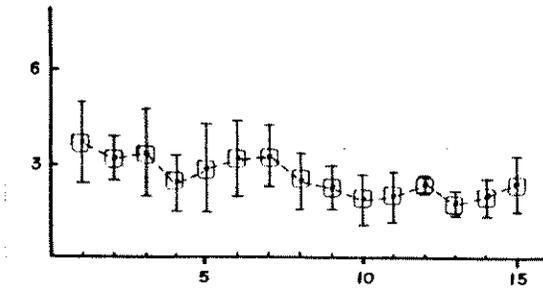
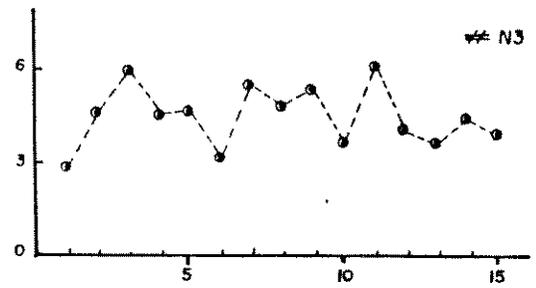
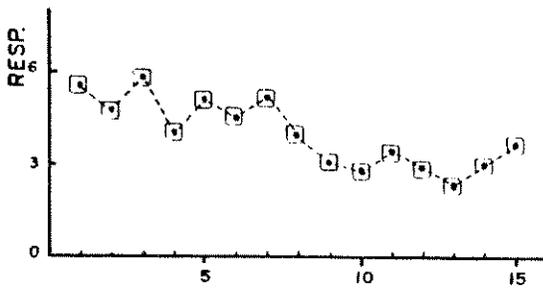
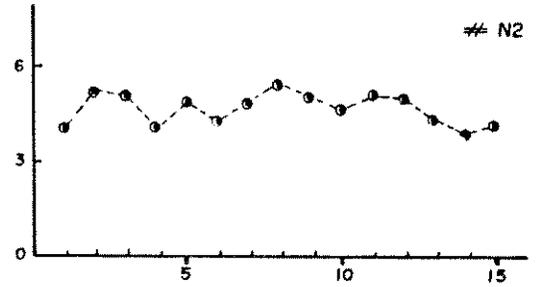
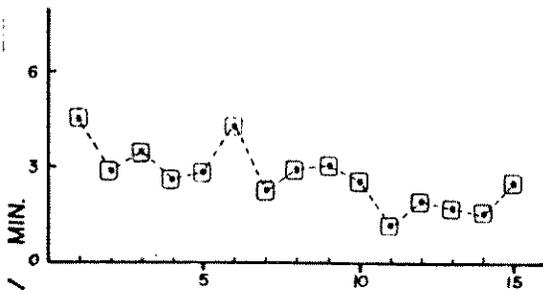
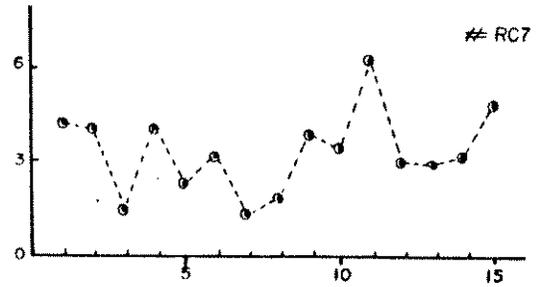
FIGURA 13 - Valores individuais e médias de respostas (\pm erro padrão) por minuto calculadas para situações pré e pós-cirurgia com reforçamento de 10 segundos.

PRÉ

REFOR _ 10 SEG.



PÓS



SESSÕES

por minuto, em ambas as condições. Variações na frequência de respostas de uma sessão para outra são também verificadas. O pombo N3 é o que apresenta a maior amplitude de variação (3,46, condição pré-cirurgia e 3,32, condição pós-cirurgia), sendo seguido pelo pombo RC7 (1,48, condição pré-cirurgia e 4,94, na condição pós-cirurgia) e N2 (3,23, condição pré-cirurgia e 1,58, condição pós-cirurgia). Uma análise dos valores médios da taxa de respostas apresentadas por estes pombos, mostram que, estes sujeitos, apresentam uma frequência média de respostas que se mantém na faixa entre duas e quatro respostas por minuto na condição pré-cirurgia e entre três e cinco na condição pós-cirurgia. O aumento na frequência média de respostas não é acompanhado de aumento na variabilidade desta taxa de resposta de uma condição experimental para outra. O coeficiente de dispersão do erro padrão da média não atinge valores maiores que 47% para pombos nas condições pré-cirurgia (permanecendo contudo na faixa média de 33% ao longo das 15 sessões) enquanto que na condição pós-cirurgia estes valores nunca ultrapassam 33% (permanecendo na faixa média de 18% ao longo das 15 sessões).

Para verificar se alterações significantes na frequência de resposta ocorreram, quando a duração do tempo de reforçamento foi manipulada, comparamos a frequência de respostas obtidas nas condições pré e pós-cirurgia com 20s. de duração, àquelas verificadas quando o tempo de reforçamento foi alterado para 10s. A análise estatística

2,25 e 5,7; $p < 0,00250$, respectivamente).

A Figura 14 mostra os registros acumulados de resposta dos pombos nas condições pré e pós-cirurgia, com 10s. de duração do reforçamento, retirados da 15a. sessão experimental. Estes registros mostram que embora ocorra um aumento na frequência de respostas, não ocorrem alterações do padrão das mesmas, para nenhum sujeito em ambas as condições experimentais.

A Figura 15 apresenta fotografias com tomadas dorsais e laterais dos cérebros lesados de um dos três pombos utilizados neste experimento (pombo N3), juntamente com o esquema apresentado e descrito na Figura 10. Tal como no Experimento I, os esquemas são considerados representativos da extensão das lesões realizadas.

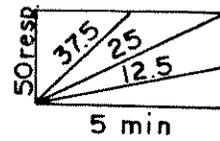
FIGURA 14 - Registros cumulativos da resposta de bicar o dis
co com reforçamento de 10 segundos nas condições
pré e pós-cirurgia, retirados da décima quinta
sessão experimental.

REFOR. 10 SEG.

N2



N3



RC7



PRÉ

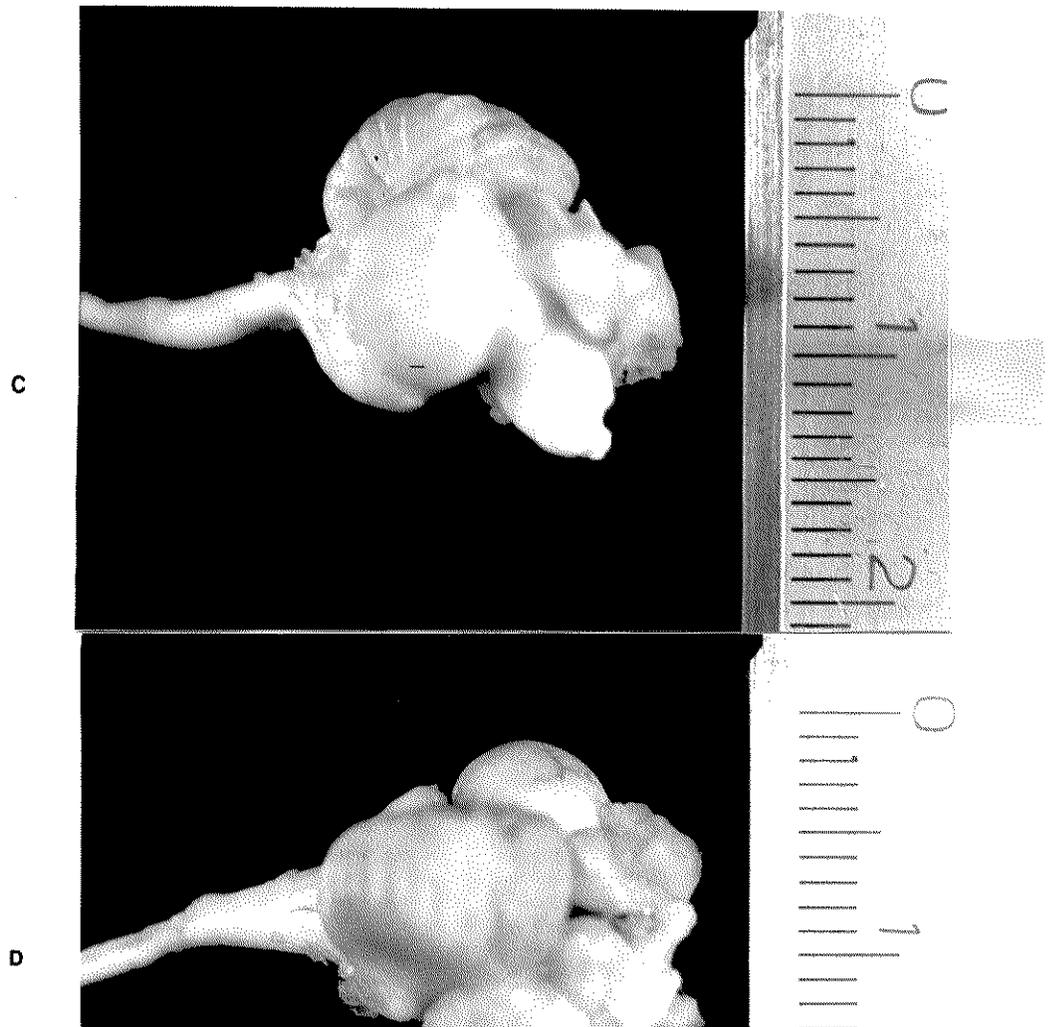
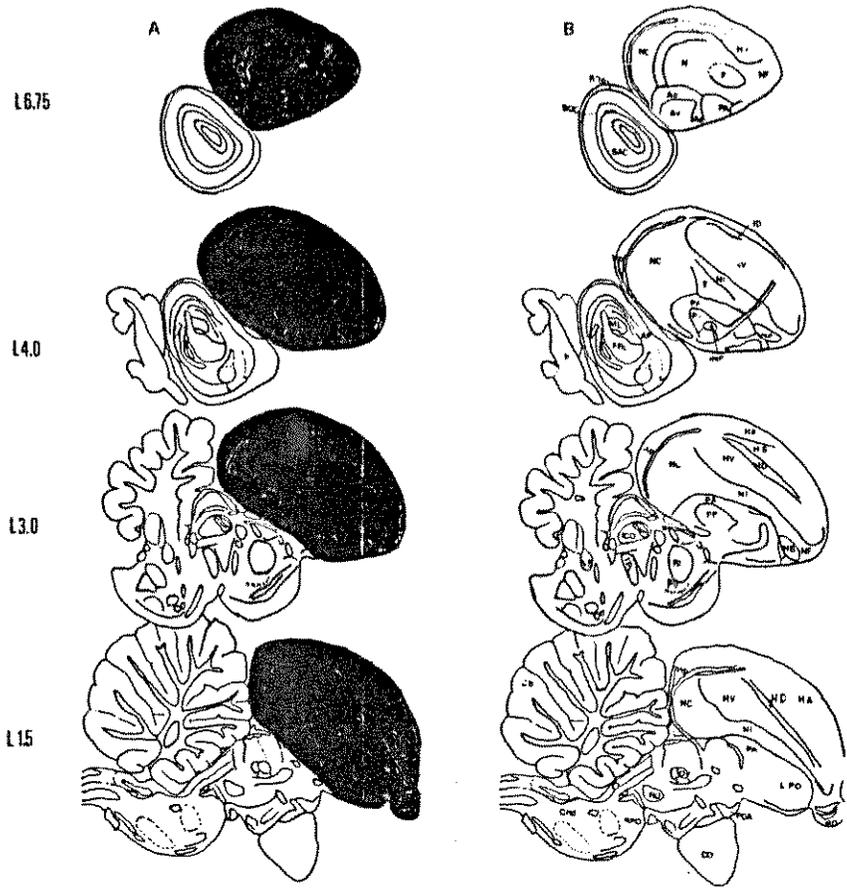


PÓS



Condições

FIGURA 15 - Ilustrações das lesões realizadas no telencéfalo. Na parte superior, representação esquemática de cérebros lesados (A) e intacto (B). Na parte inferior, fotografias com visão lateral (C) e dorsal (D) do cérebro do pombo N₃.



DISCUSSÃO

No Experimento II, os resultados obtidos mostraram que: (a) nenhum dos sujeitos sofreu alterações significantes na frequência de respostas quando as condições pré e pós-cirurgia de ablação telencefálica foram comparadas para 20 s. de duração do reforçamento; (b) dois dos três pombos deste experimento apresentaram contudo, alterações significantes na frequência de respostas, quando as condições pré e pós-cirurgia foram comparadas para 10s. de duração de reforçamento; (c) não se verificou aumento na variabilidade da frequência de respostas, tanto entre as sessões experimentais de diferentes pombos, como entre as diferentes sessões experimentais de um mesmo pombo, quando se compararam as condições pré e pós-cirurgia para 20 e 10s. de duração do reforçamento; e (d) a análise estatística mostrou que, tanto nas condições pré quanto pós-cirurgia, a frequência de respostas foi significativamente maior quando se manipulou a duração do reforçamento.

Neste experimento a análise de comportamento nas situações experimentais definidas como pré e pós-cirurgia de ablação telencefálica, teve o sujeito como seu próprio controle. Isto permitiu uma análise individual de ca-

comportamento de bicar o disco para obter alimento, aprendido pelos pombos antes da lesão do telencéfalo, foi mantido após a sua realização, sugerindo que sistemas neurais subtelencefálicos tenham tido participação nos mecanismos neurais envolvidos na retenção deste aprendizado. Esta sugestão pode ser referida a relato de vários autores (ROGERS , 1922; BENOWITZ, 1980; e BENTSON et alii, 1983) que tem discutido um possível envolvimento dos sistemas neurais subtelencefálicos em processos que envolvem a organização neural de vários comportamentos. Estes autores se referem também à importância dos sistemas telencefálicos na coordenação destes comportamentos. Tal sugestão está de acordo , ainda, com os dados de HUSTON, TOMAZ & FIX (1985) os quais verificaram o aprendizado e a retenção de esquivas inibitória em ratos que tiveram, além do telencéfalo, todo o tálamo retirado por sucção. Tendo em vista que os resultados obtidos não permitiram excluir o envolvimento do telencéfalo no aprendizado do comportamento estudado, em animais que possuem o cérebro intacto, e nem demonstraram que estes sujeitos (com cérebro intacto) não se utilizam normalmente de estruturas subtencefálicas para a aquisição e retenção de comportamento, estes autores propuseram que durante a aquisição e a retenção de novas aprendizagens existiria o envolvivimento de estruturas neurais telencefálicas e subtencefálicas. Porém, na ausência do telencéfalo, outros sistemas cerebrais que permanecem intactos assumiriam sozinhos as funções exercidas anteriormente pelo telencéfalo. TOMAZ

sa lesão, também sugeriram que o telencéfalo não seria essencial para a retenção deste aprendizado.

Observando-se os comportamentos apresentados por pombos que se encontravam na situação definida como pós-cirurgia de ablação telencefálica, pode-se constatar também, que embora eles apresentassem falhas no comportamento alimentar e bicar generalizado, característicos de aves talâmicas (discutidas no Experimento I), não se verificaram alterações significantes na frequência de respostas quando esta foi comparada à frequência obtida por esses pombos na situação pré-cirurgia, com tempo de reforçamento igual a 20s. O mesmo aconteceu com a variabilidade na taxa de respostas para as condições de 20 e 10s. de duração do reforçamento, e com os padrões desta resposta. Estes dados corroboram a sugestão feita acima de que a manutenção deste comportamento é possível devido ao envolvimento de sistemas subtencefálicos, não sendo, portanto, o telencéfalo essencial para a retenção deste aprendizado.

Um dado que nos chama a atenção é o referente ao aumento na frequência de respostas verificado para pombos na situação pós-cirurgia com tempo de reforçamento de 10s., quando comparados com pombos submetidos a situação pré-cirurgia com a mesma duração de reforçamento. Este aumento poderia ser indicativo de que, com a diminuição no tempo de disponibilidade do alimento, os pombos talâmicos apresentariam um aumento na frequência de respostas, maior que aquele esperado como resultado dessa manipulação da du

latou que, após danos em estruturas relacionadas com o comportamento alimentar, verificava-se um decréscimo transitório da resposta de bicar o disco para obter alimento. Esse decréscimo ocorria simultaneamente à diminuição do número de respostas de bicar o alimento quando este estava disponível. A recuperação destes dois comportamentos ocorria simultaneamente. A partir daí, verificava-se um aumento na frequência de bicar o disco para obter alimento, embora o consumo de comida estivesse diminuído devido à falha motora de bicar o alimento. Se os pombos talâmicos apresentam também esta alteração do comportamento alimentar, que leva a uma diminuição do consumo, então quanto menor for o tempo de reforçamento maior será a quantidade de bicadas reforçadas necessárias para que eles obtenham a quantidade de comida que se aproxime das ingeridas por pombos que não se submeteram a nenhum processo cirúrgico.

Tal como discutido no Experimento I, devemos ressaltar, ainda, que quando a duração de reforçamento foi alterado de 20 para 10s., verificou-se um aumento significativo na frequência de respostas de bicar o disco, tanto na condição pré-cirurgia, como também na condição pós-cirurgia de ablação telencefálica. Esse dado poderia ser interpretado como indicativo de que todos os pombos nas duas condições, foram sensíveis às contingências de reforçamento, ou seja, de que a frequência de respostas sofreu variações como função de alterações no tempo de acesso ao alimento.

DISCUSSÃO GERAL

Técnicas de lesão, que se caracterizam por causar danos bastante amplos em estruturas neurais (como a ablação por sucção, por exemplo), impedem ou dificultam o estabelecimento de correlações exatas entre os resultados obtidos e os danos causados nesta ou naquela via, bem como neste ou naquele sistema neural. Porém a utilização desse modelo de lesão pode oferecer dados que auxiliem a entender um pouco acerca dos níveis de organização neural do comportamento. Assim sendo, os dados do presente estudo, sugerem que os sistemas telencefálicos se não forem essenciais para que ocorra o aprendizado da resposta de bicar o disco no esquema de reforçamento positivo usado, parecem, contudo, importantes para a organização dos padrões de respostas característicos deste esquema. Indicam, também, que a retenção deste aprendizado ocorra provavelmente a nível de sistemas subtelencefálicos. Estas sugestões são fundamentadas pela análise dos resultados obtidos nos experimento I e II. É interessante notar que, embora estes dois experimentos apresentem vários aspectos semelhantes, ou seja, mesmo esquema de reforçamento e mesma resposta; mesmos valores de manipulação para a duração do reforçamento; e cirurgia de abla-

mento estudado é feita comparando-se um grupo controle a um grupo experimental (talâmico) distinto. Isso permite a comparação entre sujeitos, embora impeça a realização de comparações intra-individuais. A análise dos dados individuais é importante tendo em vista que as análises grupais foram realizadas com dados de apenas três sujeitos experimentais, devido a dificuldade de sobrevivência que estas aves apresentaram após a cirurgia. No experimento II, onde o sujeito é seu próprio controle, tais problemas não ocorrem. Por outro lado, é interessante ressaltar aqui que o emprego do animal como seu próprio controle, minimiza os efeitos de possíveis diferenças individuais existentes entre um pombo e outro, fato este que não ocorre no experimento I. Além disso, no experimento I os pombos talâmicos eram ingênuos, ou seja, não possuíam nenhuma experiência prévia de condicionamento, antes de serem destelencefalizados. Já no experimento II, foi possível a verificação da manutenção dos mesmos padrões de frequência de respostas, além da ausência de alterações na variabilidade da mesma, antes e após a cirurgia de ablação telencefálica. Esses dados importantes e que contrastam com os resultados obtidos no experimento I (aumento da frequência e variabilidade, alterações de padrões de resposta), foram possíveis, portanto, como resultado destas diferenças na metodologia usada na investigação das questões experimentais. Fundamentalmente, esses dados indicam que a experiência prévia de condicionamento pode influenciar nos resultados obtidos, como discutido no experimento II. Per

rais subtelencefálicos, apesar do telencéfalo ter um papel importante na organização dos padrões desta resposta estudada.

Um outro dado que pode ser também discutido é o fato de que os pombos talâmicos do experimento II, permaneceram na etapa de recuperação pós-cirurgia, por um período de tempo relativamente pequeno (apenas o tempo necessário para a recuperação do comportamento alimentar e do peso médio *ad libitum* pré-cirurgia) que variou de dez a vinte dias, enquanto que, os pombos talâmicos do experimento I, tiveram um tempo de recuperação bem mais longo e variado (3 a 18 meses). Neste sentido, é interessante notar, que o pombo TCR1 (do experimento I), foi o que apresentou as maiores frequências de respostas, quando comparadas àquelas obtidas por outros pombos do grupo talâmico e do grupo controle do experimento I e também do experimento II. A este sujeito é que foi permitido o maior tempo de recuperação pós-cirurgia (18 meses). Segue-se a ele, os pombos TCR2 e TCR4 (experimento I) que tiveram tempo de recuperação respectivamente menores (7 a 3 meses). Tendo observado, que a extensão da lesão foi praticamente a mesma em todos os indivíduos estudados, de ambos os experimentos, podemos supor que as diferenças da frequência de resposta verificadas, também sejam influenciadas pelo tempo de recuperação pós-cirúrgico. Estes resultados poderiam ser explicados levando-se em conta, que além de estímulos experimentais, tais como lesão, estímulos ambientais (como

rais subtelencefálicos logo após a cirurgia de ablação telencefálica, e que podem também continuar ocorrendo, decorridos alguns dias, ou meses da cirurgia, tenham contribuído, de algum modo para a alteração de frequência e de variabilidade observadas.

A referência feita constantemente à uma possível plasticidade neural (como acima, por exemplo), é possível, mediante a verificação da utilização deste modelo de lesão (ablação telencefálica) nesta área de estudo e pesquisa. Dados experimentais indicam que vários comportamentos afetados pela cirurgia de ablação telencefálica são recuperados. Assim, por exemplo, verificou-se que o procedimento de ablação telencefálica em pombos resulta, inicialmente, em um estado parecido com o sono. SCHARADE (1889) demonstrou que este estado parecido com o sono, não demorava mais que três a quatro dias, sendo que daí por diante várias atividades típicas da vigília eram recuperadas, como por exemplo andar, explorar, evitar obstáculos. BRUNELLI et alii (1972) também verificaram este efeito da ablação telencefálica e relataram que poucas horas após a cirurgia (duas a três) os pombos apresentavam pequenos períodos de vigília que aumentava com o passar dos dias. Esses autores, interpretaram os resultados como devidos ao fato da ocorrência de compensações diencefálicas, das deficiências produzidas pela retirada de influências originadas no telencéfalo. Ou seja, propuseram que poderiam ocorrer mudanças no S.N.C. de pombos, em níveis subtelencefálicos, e que essas mudanças seriam as

vidas, de acordo com esses autores, às precauções tomadas na hora da cirurgia, no sentido de evitar que a ablação da nificasse também estruturas pertencentes ao diencéfalo.

Um outro comportamento que é suprimido após a cirurgia é o comportamento alimentar. Vários autores (ROGERS, 1922 ; TUGE e YUESH, 1962; THAU e PETER, 1938; BRUNELLI et alii , 1972) tem descrito ausência de comportamento alimentar , após esse tipo de cirurgia, embora os reflexos de deglutição continuem ocorrendo, se o alimento é colocado na parte posterior do bico. O fato dos autores acima relatarem uma recuperação deste comportamento parece fundamentar a discussão de que esta recuperação poderia também ser atribuída à mudanças na organização funcional e mesmo anatomica do S.N.C.

De acordo com COTMAN e NIETRO-SAMPEDRO (1982) inúmeros estímulos, quer naturais (causados por estímulos como experiências, mudanças ambientais e atividade fisiológica normal do organismo), quer cirúrgicos (lesões) podem induzir adaptações estruturais e funcionais do sistema nervoso, tais como modificações de conexões já existentes e substituição ou renovação de sinapse. Se as mudanças estruturais ou funcionais podem ocorrer, e se são elas as responsáveis pela recuperação de alguns tipos de comportamentos, podemos supor que algumas mudanças tenham ocorrido nos sistemas neurais dos pombos talâmicos do experimento I e II. Talvez estas alterações sejam as responsáveis pelo aprendizado e pela retenção da resposta aqui estudada.

com lesões restrita (TSUKAHARA 1978a e b, : 1981; TSUKAHARA e FUJITO, 1976) no sentido de se verificar a ocorrência de adaptações estruturais e/ou funcionais após a retirada do telencéfalo. Talvez, dados desse tipo permitissem responder às seguintes questões: (a) em que região do S.N.C. as mudanças estruturais e/ou funcionais ocorrem?; (b) qual o tempo necessário para que ocorram?; (c) após o condicionamento operante, aparecem novas alterações nos circuitos neurais destes animais?. Poderíamos também verificar se o condicionamento operante causa alterações nos sistemas neurais de pombos não lesionados e, pela análise de todos estes dados, discutir com maior propriedade os resultados aqui obtidos.

Torna-se interessante salientar que a situação experimental utilizada no presente estudo, embora seja bastante simples foi de grande importância, pois permitiu a demonstração dos resultados aqui discutidos. Poderíamos propor agora a realização do estudo do comportamento de pombos talâmicos, submetidos a outros esquemas de condicionamento mais complexos que os aqui utilizados, como por exemplo, esquemas de VI, FI, ou aprendizado e reversão de discriminação visual.

Numa tentativa de identificar quais os sistemas subtalencefálicos, que estariam envolvidos com o aprendizado estudado, poderíamos sugerir a realização de outros trabalhos que se utilizassem do emprego de lesões diencefálicas e mesencefálicas mais restritas, que se somassem

do da resposta de bicar o disco para obter alimento em esquemas de CRF, como tem sido sugerido por outros autores em outros tipos de comportamentos (ZEIGLER, 1976).

RESUMO

O presente trabalho analisou, em dois experimentos, a aprendizagem e a retenção da aprendizagem das relações de contingências entre bicar um disco e apresentação do alimento a pombos submetidos à ablação cirúrgica do telencéfalo (pombos talâmicos). Foram usados nove pombos adultos (*Columba livia*) mantidos a 80% de seu peso médio *ad libitum*. O experimento I analisou o desempenho de três pombos controles e três pombos talâmicos, submetidos ao condicionamento operante da resposta de bicar um disco em esquemas de reforçamento contínuo. No Experimento II, analisou-se o condicionamento operante da resposta de bicar um disco em esquemas de reforçamento contínuo, pré e pós-cirurgia, afim de se determinar os efeitos das lesões na retenção da aprendizagem. Ambos os experimentos envolveram a manipulação da magnitude do reforçamento (20 e 10s de exposição ao alimento). Os resultados mostraram: (a) aquisição da resposta de bicar o disco em pombos talâmicos; (b) manutenção do comportamento aprendido, quando recolocados na câmara experimental; e (c) uma frequência significativamente maior e uma maior variabilidade nos padrões de resposta para os pombos que foram condicionados após a ablação telencefá-

telencefálicos, se não são necessários para o aprendizado da resposta de bicar o disco para obter reforçamento positivo, parecem, contudo, serem importantes para a organização dos padrões de respostas característicos deste esquema. Indicam também a participação de sistemas subtelencefálicos na retenção deste aprendizado, evidenciada pela manutenção do comportamento aprendido após a ablação das estruturas telencefálicas.

ABSTRACT

This work analysed in two experiments the learning and the retention of the learning of the relationship between key-pecking and food in pigeons who had suffered the ablation of the telencephalic structural (thalamic pigeons). There have been used nine adult pigeons (*Columba livia*) maintained at 80% of its *ad libitum* weight. The experiment I analysed the performance of three normal pigeons and three thalamic pigeons under schedules of continuous reinforcement for key pecking. The experiment II, analysed the key-peck rates in schedules of continuous reinforcement pre and post surgery, in order to determine the effects of the lesion in learning retention. Both experiments involved the manipulation of reinforcement magnitude (20 and 10s). The results showed: (a) acquisition of the key-peck response in thalamic pigeons; (b) maintenance of the learned behavior, when returned to the experimental chamber; and (c) significantly higher response rates and greater variability for pigeons conditioned after surgery (experiment I), but not for pigeons conditioned before the surgery (experiment II). Results from both of the experiments suggest that if the telencephalic systems are not necessary to the key-peck lear

response patterns under this schedule. The data point also to the participation of subtelencephalic systems in the retention of this learning, implied by the maintenance of the learned behavior after ablation of the telencephalic structures.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BENOWITZ , L., (1980). Functional organization of the avian telencephalon. In: S.O.E. Ebbesson,. (Ed.), Comparative Neurology of the telencephalon, New York: Plenum Press, 389-421.

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

BERNTSON, G.G., TUBER, D.S., RONCA, A.E. & BACHMAN, D.S. (1983). The decerebrate human: Associative learning. Experimental Neurology, 81: 77-88.

BRUNELLI, M., MAGNI, F., MORUZZI, G., & MUSUMECI, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. Archives Italiennes de Biologia, 285-321.

CATANIA, A.C. Concurrent performances: a baseline for the study of reinforcement magnitude. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1963, 6: 299-300.

M. Schein (Eds.): Birds, Brain and Behavior. New York. Academic Press, Inc.

COTMAN, C.W. & NIETO-SAMPEDRO, M. (1982). Brain function, synapse renewal and plasticity. Ann. Rev. Psychol., 33: 371-401.

COWAN, W.M., ADAMSON, L., & POWELL, P.P.S. (1961). An experimental study of the avian visual system. J. Anat., 95: 545-563.

CUENOD, M. (1974). Commissural pathway in interhemispheric transfer of visual information in the pigeon. In: F.O. Schmitt & F.G. Worden, (Eds.): The neurosciences, third study program. Cambridge: Mit Press, 21-29.

DELIUS, J.D. & BENNETTO, L. (1972). Cutaneous sensory projections in the avian forebrain. Brain Res., 37: 205-221.

ERULKAR, S.D. (1955). Tactile and auditory areas in the brain of the pigeon. J. Comp. Neurol., 103: 421-453.

FERRARI, E.M. (1982). Catálogo de comportamento de pombos em cativeiro. Trabalho apresentado na 34ª Reunião Anual da S.B.P.C.

- FLOURENS, P. (1824). Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Paris: Baillière.
- GRAY, J.A. (1975). Elements of a two-process theory of learning
London: Academic Press, Inc.
- HODOS, W., MACKO, K.A. & BESSETTE, B.B. (1984). Nearfield acuity changes after visual system lesions in pigeons II-telencephalon. Behavioural Brain Research, 13: 15-30.
- HUSTON, J.P., TOMAZ, C. & FIX, T. (1985). Avoidance Learning in Rats devoid of the telencephalon plus thalamus. Behavioral Brain Research, 17: 87-95.
- JACKSON, J.H. (1958). Evolution and dissolution of the nervous system. In: J.I. Taylor (Ed.): Selected Writings of John Hughling Jacksons. New York: Basic Books, 3-92.
- JUORIO, A.V. & VOGT, M. (1967). Monoamines and their metabolites in the avian brain. J. Physiol., 189: 489-518.
- KALLÉN, B. (1962). Embryogenesis of brain nuclei in the chick telencephalon. Ergebn. Anat. EntwGesch. 36: 62-82. Apud in Benowitz, L., (1980). Comparative Neurology of the telencephalon. New York: Plenum Press, 389-421.

including Man. New York: Macmillan Press.

KARTEN, H.J. (1967). The organization of the ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba-livia*) I. diencephalic projections of the inferior colliculus (nucleus mesencephali lateralis, pars dorsalis), Brain Res., 6: 409-427.

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

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

KARTEN, H.J. & HODOS, W. (1967). A stereotaxic Atlas of the Brain of the pigeon (Columba-Livia). Baltimore: Johns Hopkins Press.

KARTEN, H.J., HODOS, W., NAUTA, W.J.A. & REVZIN, A.M. (1973). Neural connection of the "visual wulst" of the avian telencephalon: Experimental studies in the pigeon (*Columba-livia*) and owl (*Speotyto-cunicularia*). J. Comp. Neurol., 150: 253-278.

LUNNEY, G.H. (1969). Individual size for multiple t-test.

- Mac-DONALD, R.L. & COHEN, D.H. (1973). Heart rate and blood pressure response to electrical stimulation of central nervous system in the pigeon (*Columba-livia*). J. Comp. Neurol., 150: 109-136.
- MacPHAIL, E.M. (1971). Hyperstriatal lesions in pigeons. Effects on response inhibition, behavioral contrast and reversal learning. J. Comp. Physiol. Psychol., 75: 500-507.
- MacPHAIL, E.M. (1982). Brain and intelligence in vertebrates. Oxford: Oxford Clarendon Press, 168-236.
- MITCHELL, J.A. (1983). Paleostriatal lesions in the pigeon (*Columba-livia*) potentiate classical conditioning: Evidence from fixed-interval responding, free operant go-no-go discrimination and alternation. Behav. Neurosci., 97: 171-194.
- NAUTA, W.J.H. & KARTEN, H.J. (1970). A general profile of the vertebrate brain, with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. In: I.O. Schmitt (Ed.): The Neurosciences second study program. New York: Rockefeller University Press, 7-26.
- PARENT, A., & OLIVER, A. (1970). Comparative histochemical study of the corpus striatum. J. Hirnforsch., 12: 73-81.

- PEARSON, R. (1972). The Avian Brain. London: Academic Press, Inc.
- PHILLIPS, R.E. (1964). "Wildness" in the mallard duck: Effects of brain lesions and stimulation on "escape behavior" and reproduction. J. Comp. Neurol., 122: 139-155.
- PHILLIPS, R.E. (1966). Evoked potential study of connections of the avian archistriatum and caudal neostriatum. J. Comp. Neurol., 126: 89-100.
- PHILLIPS, R.E. (1968). Approach-withdrawal behavior of peach-faced lovebirds. Agapornis Roseicolis, and its modification by brain lesions. Behavior, 31: 163-184.
- REINER, A. (1986). Is pre-frontal cortex found only in mammals? Trends in Neurosciences; 289-300.
- REVZIN, A.M. (1970). Some characteristics of wide-field units in the brain of the pigeon. Brain Behav. Evol., 3: 175-204.
- REYNOLDS, G. & SAND-LIMPO, A.J. (1965). Selective resistance of performance on a schedule of reinforcement to disruption by forebrain lesions. Psychon. Sci., 3: 35-36.
- ROGERS, F.T. (1922). Studies of the brain stem. VI: An

- RUSKIN, R.S. & GOODMAN, I.J. (1971). Changes in locomotor activity following basal forebrain lesions in the pigeon. Psychon. Sci., 22: 181-183.
- SCHARADE, M.E.G. (1889). Zur physiologie des vögelgehirns, Pflügers Arch., 44: 175-238. Apud in Brunelli, M.; Magni, F., Moruzzi, G., & Musumeci, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. Archives Italiennes de Biologia, 285-321.
- SCWARTZ, B. & GAMZU, E. (1977). Pavlovian control of operant behavior: An analysis of autoshaping and its implications for operant conditioning. In: W. K. Honing and J.E.R. Staddon (Eds.): Handbook of operant behavior. Englewood Cliffs: N.J., Prentice-Hall, 53-97.
- SIEGEL, S. (1975). Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento, São Paulo: McGraw-Hill do Brasil, Ltda.
- SKINNER, R.B.R. (1938). The behavior of organisms: An experimental analysis. New York: Appleton-Century Crofts.
- STETTNER, L.J. & SCHULTZ, W.J. (1967). Brain lesions in birds: Effects on discrimination acquisition and reversal. Science, 155: 1689-1692.

- Moruzzi, G., & Musumeci, D. (1972). Brain stem influences on waking and sleep behavior in the pigeon. Archives Italiennes de Biologia, 285-321.
- TODOROV, J.C. (1971). Concurrent performances: effect of punishment contingent on the switching response. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 16: 51-62.
- TOMAZ, C. & HUSTON, J.P. (1968). Survival of a conditioned inhibitory avoidance response after decerebration. Experimental Neurology, 93: 188-194.
- TSUKAHARA, N. (1978a). Synaptic plasticity in the red nucleus. Apud in Cotman, C.W. & Nieto-Sampedro, M. (1982). Brain function, synapse renewal and plasticity. Ann. Rev. Psychol., 33: 371-401.
- TSUKAHARA, N. (1978b). Synaptic plasticity in the red nucleus. J. Physiol. Paris, 74: 339-345.
- TSUKAHARA, N., (1981). Synaptic plasticity in the mammalian central nervous system. Ann. Rev. Neurosc., 4: 351-379.
- Tsukahara, N. & FUJITO, Y. (1976). Physiological evidence of formation nucleus neurons following cross union of forelimb nerves. Brain Res., 106: 184-188.

Activitas Nervosa Superior, 4: 275-282.

WALLENBERG, A. (1903). Des ursprung des tratus ñsthmo striatus (order bulbostriatus) der Taube. Neurol. Zbl, 22:98-101. Apud in Zeigler, H.P. (1976). Feeding behavior of the pigeon. Advances in the study of behavior, 7: 286-389.

WESP, R., & GOODMAN, I. (1978). Fixed interval responding by pigeons following damage to corpus striatal and limbic brain structures (Paleostriatal complex and Parolfactory lobe), Phys. and Behavior., 20: 571-577.

WOODBURNER, R.T. (1936). A phylogenetic consideration of primary and secondary centers and connections of the trigeminal complex in a series of vertebrates. J. Comp. Neurol., 65: 403-501.

ZEIER, H. (1968). Changes in operant behavior of the pigeon following bilateral forebrain lesion. J. Comp. Physiol. Psychol., 66: 198-203.

ZEIER, H. (1971). Archiestriatal lesions and response inhibition in the pigeons. Brain Res., 31: 327-339.

ZEIER, H. & KARTEN, H.J. (1971). The archiestriatum of the pigeon: Organization of afferent and efferent connections.

- activity in pigeons. J. Comp. Neurol., 120: 183-194.
- ZEIGLER, H.P. (1973b). Effects of endbrain lesions upon visual discrimination learning in pigeons. J. Comp. Neurol., 120: 161-175.
- ZEIGLER, H.P. (1974). Feeding behavior in the pigeon: A neuro behavioral analysis. In: I.J. Goodman and M. Schein (Eds.): Birds Brain and Behavior. New York: Academic Press, 101-132.
- ZEIGLER, H.P. (1976). Feeding behavior of the pigeon. Advances in the study of behavior, 7: 286-389.
- ZEIGLER, H.P. & KARTER, H.J. (1973a). Brain mechanisms and feeding behavior in the pigeon (*Columba livia*) I: quinto-frontal structures. J. Comp. Neurol., 152: 59-82.
- ZEIGLER, H.P. & KARTEN, H.J. (1973b). Brain mechanisms and feeding behavior in the pigeon (*Columba-livia*). II: analysis of feeding behavior deficits following lesions of quinto-frontal structures. J. Comp. Neurol., 152: 83-102.