

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



PATRÍCIA MARIA PUGGINA DE FREITAS

CONSIDERAÇÕES SOBRE AS FUNÇÕES DO COMPLEXO
PALEOESTRIATAL DE POMBOS (*COLUMBA LIVIA*) NA ORGANIZAÇÃO DE
COMPORTAMENTOS EM SITUAÇÃO DE OMISSÃO DE ESTÍMULOS APÓS
TREINO DE ESCOLHA ALIMENTAR

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Patrícia Maria Puggina de
Freitas
e aprovada pela Comissão Julgadora.

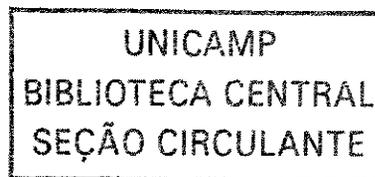
Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia
para obtenção do Título de Mestre em Biologia
Funcional e Molecular na área de Fisiologia.

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Elenice" followed by a flourish.

Orientadora: Prof.^ª Dr.^ª Elenice Aparecida de Moraes Ferrari

CAMPINAS - 2002

i



UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	UNICAMP
	F884c
V	EX
TOMBO BC/	54495
PROC.	124103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	26/06/03
Nº CPD	

CM00186756-1

BIB ID 295255

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

F884c

Freitas, Patrícia Maria Puggina
 Considerações sobre as funções do complexo paleoestriatal de pombos
 (*Columba livia*) na organização de comportamentos em situação de
 omissão de estímulos após treino de escolha alimentar/
 Patrícia Maria Puggina Freitas. --
 Campinas, SP:[s.n.], 2002

ORIENTADOR: ELENICE A. DE MORAES FERRARI

DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS.

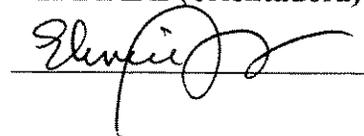
INSTITUTO DE BIOLOGIA

1. Memória. 2. Aprendizagem. 3. Testes. I. Ferrari, Elenice A. de Moraes
- II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
- III. Título.

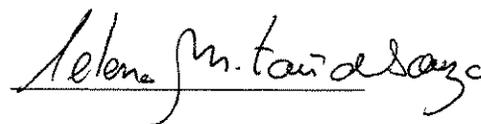
Data da Defesa: 10/12/2002

Banca Examinadora:

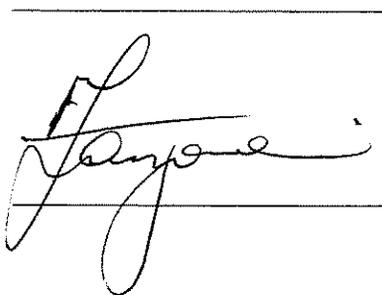
Prof.^a. Dr.^a. ELENICE APARECIDA DE MORAES FERRARI (orientadora)



Prof.^a. Dr.^a. CELENA MARIA ZANI DE SOUZA



Prof.^a. Dr.^a. VERÔNICA SANDRA VALENTINUZZI



Prof. Dr. FRANCESCO LANGONE



579104009

A DEUS, MEUS FAMILIARES E AMIGOS

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da UNICAMP, por me conceder a oportunidade da realização deste trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Sistemas Neurais e Comportamento.

Ao Washington, por toda a ajuda dispensada durante os procedimentos técnicos.

À Mércia, pelas sugestões e pela grande ajuda prestada durante a análise das lâminas.

À Mônica, pelo companheirismo e principalmente pela amizade que fizemos durante o decorrer deste trabalho.

À Flávia, pelo enorme auxílio prestado na parte de informática, e principalmente, pelo ombro amigo sempre presente em todas as horas.

Aos meus pais e irmãos, pelo carinho, pela dedicação, pelo amor, pela paciência e pelas palavras de coragem que sempre me dispensaram durante a vida toda.

Às professoras Dras. Celena Maria Zani de Souza, Verônica Sandra Valentinuzzi e ao Prof. Dr. Francesco Langone, pela disponibilidade e pelas sugestões.

À minha orientadora Elenice: obrigada pelos conselhos, pela atenção, pelas horas a fio de conversas, pelos "puxões de orelhas" e sobretudo pela enorme paciência.

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo investigar as possíveis alterações comportamentais em situação de escolha alimentar e de omissão de estímulos, após a lesão neuroquímica unilateral com Ácido Ibotênico no Complexo Paleoestriatal (CP) em pombos (*Columba livia*). Foram utilizados 20 pombos machos divididos em 3 grupos: grupo controle, grupo sham e grupo experimental. Todos os animais passaram por um treinamento em escolha alimentar durante 4 condições (pré lesão, pós lesão, reversão 1 e reversão 2). Nas condições Pré, Pós e Rev2 os comedouros ficavam dispostos paralelamente um ao outro no segmento final da caixa experimental, sendo que um deles continha alimento coberto por areia e o outro continha só areia. Na condição Rev1, os comedouros foram colocados no outro segmento da caixa. Cada condição era composta de 4 sessões. O teste de omissão de estímulos (retirada dos comedouros) ocorreu no dia seguinte à última sessão da condição Rev2. Os itens comportamentais foram descritos de acordo com categorias presentes em um catálogo de pombos mantidos em cativeiro. As sessões experimentais foram gravadas em fitas de vídeo e as transcrições das fitas foram usadas para as análises dos comportamentos dos pombos. Os resultados indicaram que os animais não apresentaram alterações comportamentais ($p > 0,05$) com relação aos comportamentos analisados (MOV, EXP, LOC, MAN). No teste de omissão de estímulos, os dados também não indicaram diferenças significativas ($p > 0,05$). Com relação ao tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental, observou-se uma diferença significativa ($p < 0,05$) relacionada ao quadrante D (local correto). Os dados são indicativos de que a lesão unilateral no CP, não provocou alterações comportamentais que viessem a prejudicar a aprendizagem de escolha alimentar. Os animais foram capazes de codificar eventos externos, armazenar informações, usá-las para detectar alterações contextuais espacial e direcional e, conseqüentemente, gerar previsões sobre o ambiente específico.

ABSTRACT

The present work investigated the possible behavioural alterations in situation of food choice and stimulus omission, after unilateral lesion with Ibotenic Acid into Paleostriatal Complex (PC) in pigeon. Twenty male pigeons were divided in three groups: control, sham and experimental. All the animals were trained in a food choice task with four conditions (Pre-lesion, Post-lesion, Reversion1 and Reversion2). In the conditions Pre, Post and Rev2, two feeders were placed in the final segment of the experimental box opposed to the entrance door. Only one feeder had food covered with sand. The other feeder had only sand. In the condition Rev1, the feeders were placed in the opposed segment of the box. Each condition had four sessions. During stimulus omission test the feeders were absent. Behavioural items were recorded according to categories described in a behavioural catalogue of captive pigeons. The experimental sessions were videotaped and the tape transcriptions were used for analysis of pigeon's behavior. The results indicated the animals did not present behavioural alterations ($p > 0,05$) related to the behaviors analysed (MOV, EXP, LOC and MAN). The data of the stimulus omission test did not indicate statistics differences ($p > 0,05$) related to these behavioural categories. The data related to the time spent in each quadrant of the experimental box, indicated a statistic difference ($p < 0,05$) related to the quadrant D (location of the feeder-with-food in the conditions Pre, Post and Rev2). The data indicated that the unilateral lesion in the PC did not cause behavioural alterations capable to impair the learning of the food choice. The animals were able to encode external events, to storage informations, use it to detect spatial and directional contextual alterations and, consequently, to generate predictions about the specific environment.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	01
I – Descrição Anatômica e Funcional dos Núcleos da Base.....	04
II – A proposta da existência das interações SLNB.....	09
OBJETIVOS	22
MATERIAL E MÉTODOS	23
❖ Sujeitos	23
❖ Equipamento e situação experimental	24
❖ Procedimento experimental	25
❖ Análise comportamental	27
❖ Procedimento cirúrgico	29
❖ Perfusão	32
ANÁLISE HISTOLÓGICA	33
ANÁLISE ESTATÍSTICA	35
RESULTADOS	36
DISCUSSÃO	50
BIBLIOGRAFIA	66
ANEXOS	76

INTRODUÇÃO

Inúmeros estudos têm demonstrado a relação dos Núcleos da Base (NB) com as funções de aprendizagem e de memória. Hirosaka & Wurtz (1983), em suas pesquisas sobre as funções visuais e oculomotoras em macacos, foram pioneiros nas descobertas de padrões neurais nos NB relacionados com a memória. Desde então, foram intensificados os estudos para definir o envolvimento dos NB em processos de memória e de aprendizagem. Se muitos comportamentos são expressos por movimentos, poderia se supor a existência de alguma conexão entre as áreas motoras e os sistemas neurais relacionados ao humor, à motivação, à memória e à aprendizagem (ECCLES, 1987; PHILLIPS & CARR, 1987; CHEVALIER & DENIAU, 1990; GRAYBIEL, 1990 *apud* TOYODA, 1996).

A aprendizagem refere-se à aquisição de novos conhecimentos e à alteração do comportamento. A alteração duradoura do comportamento em função dessa experiência prévia evidenciaria a memória. A observação e a medida das mudanças comportamentais decorrentes do aprendizado, constituem a principal evidência dos processos de memória. Estes dois processos caracterizam-se como o meio mais importante pelo qual o ambiente altera o comportamento e disponibiliza-o para a utilização posterior, tendo como função a adaptação dos organismos à circunstâncias particulares (KUPFERMANN, 1991; ROSENZWEIG & LEIMANN, 1982; CATANIA, 1999)

A classificação do processo de aprendizagem está diretamente relacionada aos processos ou às relações entre as classes de estímulos (eventos do ambiente) e as classes de comportamento. A aprendizagem pode ser dividida em duas classes principais: (a) aprendizagem associativa, em que o organismo aprende a relação associativa entre um estímulo e outro (condicionamento clássico) ou sobre a relação associativa entre o estímulo e os comportamentos do organismo (condicionamento operante); (b) aprendizagem não associativa, na qual o organismo é exposto a apenas um tipo de estímulo,

como ocorre na habituação e sensibilização (COTMAN & LYNCH, 1989; KANDELL, SHWARTZ & JESSEL, 1995; NAHAS, 1999).

Com relação à memória, a mesma pode ser classificada em implícita ou de procedimento e explícita ou declarativa de acordo com a forma como a informação é armazenada e recuperada. A memória explícita codifica a informação sobre os eventos autobiográficos, bem como o conhecimento de fatos. Sua formação depende de processos cognitivos como a avaliação, comparação e inferência. Em humanos, as memórias explícitas podem ser recuperadas por ato deliberado de recordação. Por vezes são estabelecidas por testes ou por experiência única e, com freqüência, podem ser expressas concisamente através de frases declarativas. A memória explícita é considerada como a forma mais complexa de memória. Um estudo mais recente (BURES, 1998) demonstrou que os termos memória declarativa ou explícita, também podem ser empregados para animais (IZQUIERDO, MEDINA, VIANNA *et al.*, 1999). Nos animais, este tipo de memória inclui a capacidade de reconhecimento de eventos e objetos por meio de várias modalidades sensoriais, de reconhecer a localização relativa dos objetos no ambiente (memória espacial) e de organizar relações seqüenciais de ocorrência de eventos em situações específicas. Essas relações são explicitadas por meio de algum comportamento ou, no caso do ser humano, pela linguagem (CARLSON, 2001). Já a memória implícita tem uma qualidade automática e reflexiva e sua formação e recordação não são absolutamente dependentes da capacidade de tomar conhecimento do que está realmente ocorrendo. Esse tipo de memória se acumula lentamente no curso de repetições em muitos testes e é expressa primariamente por melhora do desempenho. Como exemplos de memória implícita incluem-se as habilidades perceptivas e motoras e o aprendizado de certos tipos de procedimentos e de regras, como as da gramática. Considera-se que a memória implícita para uma determinada tarefa esteja ligada à atividade dos sistemas sensoriais e motores específicos participantes do aprendizado da tarefa, sendo conservada por mecanismos inerentes a cada um desses sistemas (CATANIA, 1999; KANDELL, 2000).

Ainda de acordo com Kandell (2000), na extensa literatura neurobiológica sobre a memória, três aspectos parecem ser particularmente importantes: (a) a memória ocorre em etapas; (b) a memória pode ser classificada de acordo com o tempo em que as informações ficam arquivadas: memória a curto prazo e memória a longo prazo; e (c) a memória explícita e implícita podem depender de circuitos neuronais distintos.

O processo de formação da memória envolve as seguintes etapas: codificação, consolidação, armazenamento e recuperação da informação.

Nos estudos de aprendizagem e de memória, o intervalo de tempo sob o qual determinada informação pode e deve ser arquivada pelo sistema de memória, caracteriza-se como um fator de controvérsias na literatura. Considera-se a existência de dois sistemas de memória: o sistema de curta duração ou memória a curto prazo, responsável pelo arquivamento temporário de informações e o sistema de longa duração ou memória a longo prazo, responsável pelo arquivamento de informação por períodos mais longos de tempo. A transição da memória a curto prazo para longo prazo envolve uma cascata de eventos bioquímicos e celulares, com ativação gênica e síntese de proteínas. No mínimo, duas diferentes ondas de síntese de proteínas subsequentes à aprendizagem são necessárias para estabelecer a memória a longo prazo. Experimentos mais recentes (IZQUIERDO *et al.*, 1998) têm mostrado que muitos tratamentos com agentes moleculares específicos aplicados no hipocampo, córtex entorrinal ou parietal imediatamente após um treino de esquiva passiva, podem efetivamente bloquear a memória a curto prazo sem afetar a formação da memória a longo prazo. Estes dados mostram que a memória a curto prazo e a memória a longo prazo envolvem mecanismos separados (STEWART, KABAI, HARRISON *et al.*, 1996; SANTOS, 1999; IZQUIERDO *et al.*, 1999; RIEDEL & MICHEAU, 2001).

Em mamíferos, o armazenamento da memória implícita depende do cerebelo, da amígdala e, para as formas simples de aprendizado, dos sistemas sensoriais e motores específicos que são recrutados pela tarefa. O armazenamento e a formação da memória declarativa dependem de um

sistema de estruturas relacionadas anatomicamente com o lobo temporal medial (formação hipocampal) e suas interações com o neocórtex (RIEDEL & MICHEAU, 2001). A formação hipocampal inclui o hipocampo, propriamente dito, o giro denteado e o subículo. A formação hipocampal, assim como a amígdala fazem parte do sistema límbico. Este sistema é uma subdivisão do encéfalo localizado no lobo límbico, incluindo as regiões mediais do lobo frontal, parietal e temporal. Este sistema contém neurônios que formam circuitos complexos e que participam de modo importante do aprendizado, da memória e da emoção (KANDELL, 2000).

As conexões existentes entre as estruturas límbicas e os NB, permitem concluir que os mesmos possuem uma relação com formas de aprendizado que envolvam aspectos cognitivos do controle motor e, conseqüentemente, com a memória implícita. As discussões sobre as funções dos NB geralmente enfatizam uma das três funções: sensorial, motora ou cognitiva. Na seção seguinte serão apresentados maiores detalhes sobre as estruturas pertencentes aos NB, suas vias aferentes e eferentes, os sistemas de neurotransmissores envolvidos e a organização topográfica dos NB de mamíferos e aves.

I - A DESCRIÇÃO ANATÔMICA E FUNCIONAL DOS NÚCLEOS DA BASE

Tradicionalmente, os Núcleos da Base são conhecidos pela sua participação no início e na regulação de movimentos, porém, vários estudos têm demonstrado um papel relevante desse sistema em aspectos cognitivos do controle motor, bem como a sua participação em aspectos mnemônicos e na aprendizagem (KANDELL *et al*, 1995).

Os NB em mamíferos são formados por cinco núcleos extensivamente interconectados: o núcleo caudado, o putâmen, o globo pálido, o núcleo subtalâmico e a substância negra. O núcleo caudado e o putâmen formam

os componentes de entrada dos NB e, em conjunto, são chamados de neoestriado ou estriado. O globo pálido e a zona reticulada da substância negra formam os principais núcleos de saída dos NB (MACHADO, 1993).

As aferências corticais para o estriado são excitatórias e mediadas por um aminoácido, provavelmente o glutamato (GLU). Há duas vias motoras relacionadas com os NB: a via direta é a projeção estriatal para a substância negra e globo pálido interno, os quais se projetam ao tálamo, e a via indireta é o circuito do estriado ao segmento externo do globo pálido, o qual se projeta ao núcleo subtalâmico, e que por sua vez, retorna aos segmentos palidais e substância negra (ALEXANDER *et al.*, 1990 *apud* TOYODA, 1996).

Assim como o cerebelo, os NB não têm saída direta para a medula espinhal e, dessa forma, só têm participação indireta no controle do movimento. Além disso, também não recebem informações diretas precisamente ordenada dos receptores sensoriais. Pelo contrário, suas aferências são principalmente de diversas regiões do córtex cerebral. Sua eferência é dirigida de volta para os córtices pré-frontal, pré-motor e motor, por via talâmica (KANDELL *et al.*, 1995).

Três características relacionadas às conexões dos NB são relevantes para afirmar que tais estruturas têm participação em aspectos cognitivos de ordem superior do controle motor, isto é, o planejamento e execução de estratégias motoras complexas: (a) as aferências dos NB são provenientes de todo o córtex cerebral; (b) suas vias de saída dirigem-se para os córtices pré-motor, motor e associativo pré-frontal, (c) além disso, possui poucas conexões com o tronco cerebral e nenhuma conexão direta com a medula espinhal. No mais, devido às suas extensas conexões com o córtex de função associativa e com estruturas límbicas, os NB têm participação em muitas outras funções além do controle motor (KANDELL *et al.*, 1995).

A conectividade e a organização dos NB de aves e seu papel no controle do movimento é bastante semelhante ao dos mamíferos (MEDINA & REINER, 1995; MEDINA *et al.*, 1999).

Em aves a via *striatum – pallidum* dorsal para áreas corticais motoras através dos núcleos anterior e lateral do tálamo, é conhecida por promover

movimentos planejados. Similarmente, pela sua projeção ao córtex, via núcleos do tálamo, e pelas suas aferências aos neurônios pré motores do colículo superior, o circuito estriato – substância negra também parece promover movimentos planejados, especificamente da cabeça e olho. Ao contrário, as aferências que chegam ao núcleo subtalâmico provenientes do globo pálido interno e da substância negra, são conhecidas por suprimir movimentos indesejados (ALBIN *et al.* 1989 *apud* JIAO, MEDINA, VEENMAN *et al.* 2000).

Em todos os vertebrados, inclusive em aves, os NB são divididos em uma parte dorsal ou somática, relacionada com as funções motoras e uma parte ventral ou visceral, relacionada com as funções límbicas (MEDINA & REINER, 1995).

Entre as características morfológicas do Sistema Nervoso há alguns padrões estruturais básicos que se mantiveram na evolução dos vertebrados (MEDINA & SMEETS, 1991 MEDINA & REINER, 1995 *apud* TOYODA, 1996). No entanto é necessário observar que a descrição neuroanatômica do sistema nervoso de aves é bastante escassa, pois os princípios gerais de organização neural são baseados principalmente em estudos envolvendo uma simples família de pássaros, *Columbidae*, mais especificamente os pombos. Nas investigações fisiológicas, os pombos têm sido bons exemplos de modelos experimentais, por serem de fácil obtenção, manuseio e apresentarem vida longa, favorecendo a utilização em laboratórios por tempo prolongado, e permitindo a obtenção de diversos dados de interesse científico nas áreas das neurociências (FABICHAK, 1990). A neurofisiologia deve muito do seu desenvolvimento teórico-experimental a estudos nos quais os pombos têm sido sujeitos experimentais. Destacam-se entre esses, as investigações de sistemas sensoriais, que encontram nas características evolutivas e funcionais do sistema visual de pombos um valioso objeto de estudo. Os neurobiólogos, juntamente com os psicólogos, têm salientado o fato de que as aves possuem excelente visão, garantindo um excelente modelo de sistema de processamento de informações e de interação ambiente-comportamento (FERRARI, 1996). Tal como o cérebro de mamíferos, o de aves tem sido extensivamente estudado, tanto para descrever suas

características anátomo-funcionais, quanto para esclarecer as funções neurais na organização do comportamento e da aprendizagem. Diferentes métodos e técnicas de investigação do sistema nervoso tem sido utilizados e os resultados obtidos, correlacionados com alterações de desempenhos comportamentais (GOODMAM & SCHEIN, 1974; FERRARI, 1996).

A topografia externa do sistema nervoso de aves caracteriza-se por hemisférios cerebrais proeminentes e desenvolvidos, porém lisencéfalos. O maior volume do telencéfalo de aves é constituído por cinco principais massas nucleares (hiperestriado, ectoestriado, neoestriado, paleoestriado e arquiestriado) localizadas lateralmente aos ventrículos (COHEN *et al.*, 1974), sendo o paleoestriado a estrutura a ser analisada nessa pesquisa.

O complexo paleoestriatal de pombos é comparável aos NB de mamíferos (Tabela 1) e se localiza na região basolateral do telencéfalo e consiste de três principais subdivisões: *paleostriatum augmentatum* (PA), *paleostriatum primitivum* (PP) e *nucleus interpeduncularis* (INP), sendo circunscrito dorsalmente pela lâmina medular dorsal (LMD). O lobo paraolfatório (LPO) localiza-se medialmente ao PA e tem sido considerado como parte desta subdivisão paleoestriatal, que em conjunto compreende o estriado dorsal (MEDINA & REINER, 1995). Porém, o LPO ventrocaudal projeta suas fibras ao *pallidum* ventral, indicando que esta região estriatal deve constituir o *striatum* ventral de aves. No mais, assim como o *striatum* ventral de mamíferos, o LPO ventrocaudal de aves recebe aferências da região hipocampal, indicando, portanto, que esta região do LPO parece não participar diretamente das conexões relacionadas com a organização motora, e sim como parte do sistema límbico (MEDINA & REINER, 1997).

Tabela 1- Estruturas que compõem o complexo paleoestriatal (CP) de aves e as estruturas que compõem os NB de mamíferos segundo diferentes autores, com as respectivas evidências de comparação.

Estruturas do CP (aves)		Estruturas homólogas (mamíferos)	Evidências de comparação
Karten & Hodos (1967)	Jiao et al. (2000)	Paxinos & Watson (1998)	Medina & Reiner (1997)
Paleostriatum augmentatum	Striatum lateral	Núcleo Caudado-Putâmen	Grandes concentrações de Dopamina, substância P e encefalina. Projeções ao pallidum dorsal
Paleostriatum primitivum	Pallidum dorsal	Globo Pálido	Recebe projeções do Paleostriatum Augmentatum Origina a Ansa Lenticularis
Nucleus interpeduncularis	Núcleo interpeduncular	Parte do N. caudado-putâmen	Neurônios colinérgicos que projetam suas fibras para várias regiões corticais, habênula lateral e Núcleo Tegmento Pedunculo pontino
Lobus paraolfactorius	Striatum medial	Núcleo Caudado-Putâmen	Grandes concentrações de dopamina, encefalina e substância P. Projeções ao pallidum ventral
Núcleo Tegmento Pedunculo pontino	Núcleo pedunculo pontino	Substância Negra (pars compacta)	Projeta-se ao striatum lateral, contém células dopaminérgicas

Assim como em mamíferos, o estriado de aves contém duas populações principais de neurônios de projeção: aqueles que contém encefalina (ENK) e GABA e aqueles que contém o neuropeptídeo substância P (SP) e o neurotransmissor GABA. Em mamíferos, os neurônios que contém a substância P são originários das vias de saída direta estriatal, enquanto que os neurônios que contém ENK são de origem das vias de saída indireta estriatal (ALBIN *et al.*, 1989; DE LONG, 1990; GRAYBIEL, 1990; REINER *et al.*, 1998 *apud* JIAO *et al.*, 2000). As eferências e as propriedades farmacológicas dos neurônios estriatais que secretam a SP em aves parecem ser semelhantes aos dos mamíferos, dando apoio à idéia de que as vias eferentes estriatais diretas estão presentes em aves. A evidência da presença de uma via indireta em aves é menos clara, em grande parte porque uma estrutura homóloga ao núcleo subtalâmico ainda não foi definitivamente identificada (JIAO *et al.*, 2000).

II - A PROPOSTA DA EXISTÊNCIA DAS INTERAÇÕES SISTEMA LÍMBICO – NÚCLEOS DA BASE (SLNB)

Gray (1995), propôs a existência de um modelo denominado Sistema Límbico – Núcleos da Base (SLNB), sendo este sistema capaz de funcionar como um mecanismo responsável por comportamentos direcionados para a consecução de objetivos. Os aspectos sensoriais desta função global de direcionamento ao objetivo (reconhecimento dos objetivos e avaliação dos resultados da ação) são executados pelo Sistema Límbico; os aspectos motores (estabelecimento e execução de programas motores direcionados para o objetivo) são executados pelos NB.

De acordo com Gray (1995), o SLNB teria três subfunções principais: o estabelecimento do objetivo, a consecução do objetivo e o monitoramento do objetivo. Para que o objetivo seja estabelecido, primeiramente, ele deve ser

reconhecido como objetivo. Os objetivos biológicos finais da ação, reforçadores positivos primários ou recompensas, são determinados de forma inata.

Neste processo estão envolvidas as associações Pavlovianas entre, inicialmente, estímulos neutros e reforçadores secundários, seguidas pela formação de associações entre outras dicas e aquelas já estabelecidas com reforçadores secundários. Assim, para aprender sobre a localização espacial do objetivo, um animal deve também aprender sobre os resultados indesejáveis (reforçadores negativos ou punições), como por exemplo, a proximidade com o predador. Isso envolve um processo similar de condicionamento Pavloviano, primário e secundário, levando à formação de cadeias de reforçadores secundários (GRAY, 1995).

O reforçador secundário corresponde ao estímulo que tem uma relação de contingência com um estímulo reforçador incondicionado (ou primário). Por exemplo, as operações dos comedouros e a apresentação de alimento geralmente são chamadas de reforçadores primários, embora os estímulos auditivos e/ou visuais que as acompanham sejam, de fato, reforçadores condicionados que precedem o comer. Já o reforçador negativo corresponde ao estímulo, cuja remoção provoca um aumento da resposta que o suspende ou adia (CATANIA, 1999).

Há muitas evidências (LE DOUX, 1987; ROLLS, 1990 *apud* GRAY, 1995) de que o papel chave neste processo de aprendizagem dica – reforçador, tanto para os estímulos positivos ou negativos, envolva os neurônios da amígdala.

Com relação à consecução do objetivo, uma vez formada a associação dica - reforçador (e isso pode acontecer muito rapidamente, freqüentemente em apenas uma única tentativa), o animal passa a ficar em uma posição, onde deve decidir o que fazer em relação à dica: aproximar-se (aumentar a proximidade no espaço e no tempo) se for um reforçador positivo secundário ou esquivar-se (diminuir a proximidade no espaço e no tempo) se for um reforçador negativo secundário. Portanto, a complexidade do ambiente natural é tal que, normalmente uma cadeia de reforçadores secundários irá requerer uma ação efetiva (GRAY, 1995). A informação presente nesse encadeamento, deve ser

transmitida da amígdala, onde seria inicialmente estabelecida, para os sistemas motores dos NB, através do *núcleo accumbens*. Esta última estrutura tem sido reconhecida há algum tempo como a principal interface entre o Sistema Límbico e os NB (MONGENSON & NIELSEN, 1984).

Há evidências de estudos anteriores de que os neurônios do *núcleo accumbens* recebem informações sobre as associações entre as dicas e os reforçadores positivos (ROLLS & WILLIAM, 1987 *apud* GRAY, 1995), e também de que estes neurônios liberam dopamina em associação com o comportamento reforçado (FIBIGER & PHILLIPS, 1988 ; YOUNG, JOSEPH & GRAY, 1992 *apud* GRAY, 1995).

Gray *et al.*, 1991, propuseram que o *núcleo accumbens* usaria a informação sobre as associações dica – reforçador para estabelecer e realizar a seqüência de passos motores que são necessários para alcançar objetivos específicos. Porém, o conteúdo sensoriomotor detalhado de cada passo está incluído no sistema estriatal dorsal, o qual liga o caudado - putâmen aos córtices sensorial e motor, ao núcleo ventral anterior e ventral lateral do tálamo e ao pálido dorsal.

A circuito neural responsável pelo monitoramento do objetivo permite que os programas motores direcionados ao objetivo sejam estabelecidos e executados. O modelo proposto por Gray (1995) ressalta que a elaboração de previsões acerca do estímulo e da resposta a ser dada envolveria o circuito de Papez (área subicular, corpos mamilares, tálamo anteroventral, córtex cingulado e retorno para a área subicular) e o processo de comparação com o contexto atual seria feito pelos neurônios subiculares (Figura 01). Em aves, pouco se conhece sobre esse sistema, de forma que estudos e investigações mais detalhadas direcionadas a esse conhecimento seriam bastante interessantes.

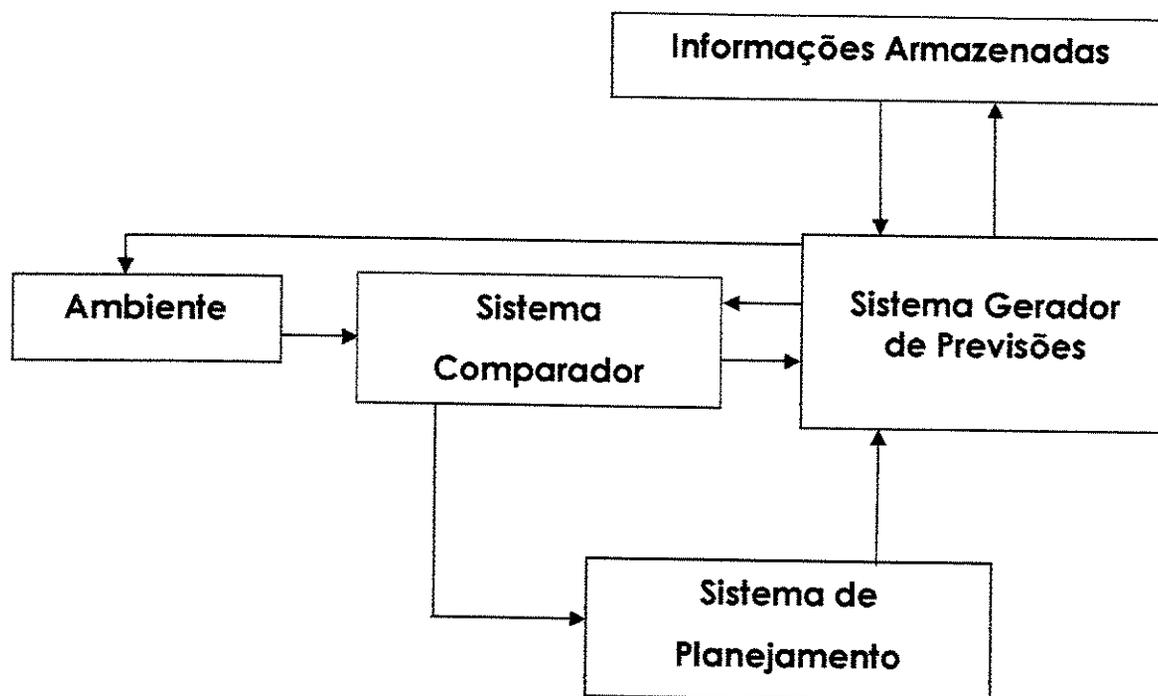


Fig. 01 - Processamento da informação requerida para a função comparadora do Sistema Septohipocampal (Adaptado de Gray, 1995).

Inúmeras pesquisas foram realizadas no sentido de se estudar a participação dos NB em processos que envolvam a aprendizagem e a memória, bem como sua relação com outras áreas envolvidas nesses processos.

Jeljeli, Straziele, Caston, Lalonde (1999), compararam o desempenho de ratos com lesões eletrolíticas da parte lateral do globo pálido com o de ratos controles em tarefas de coordenação motora no rotorod e de aprendizagem espacial no Labirinto Aquático de Morris. Cinco testes comportamentais diários foram realizados durante um período de 24 dias. O teste no Labirinto Aquático de Morris foi realizado do 12º ao 17º dia. Pela comparação com os ratos controle, os ratos com lesões do pálido lateral mostraram déficit motor no rotorod e na aquisição da aprendizagem espacial no Labirinto Aquático de Morris. Concluiu-se, então, que as lesões do pálido lateral prejudicaram a aprendizagem

sensoriomotora postural e aprendizagem espacial em ratos, confirmando a hipótese de que os subcircuitos dos NB estão envolvidos não apenas no controle motor, mas também na aquisição de tarefas motoras e cognitivas.

Setlow & McGaugh (1999), treinaram ratos na versão da plataforma oculta do Labirinto Aquático de Morris. Nesta situação, a plataforma encontra-se presente no labirinto aquático, porém além de estar submersa, a água do labirinto encontra-se opaca, o que impede a visualização da plataforma pelos animais. Imediatamente após os treinos, que consistiram de apenas uma sessão com oito tentativas, os animais receberam infusões de Sulpiride, um antagonista do receptor de dopamina-D2 ou do veículo salina, na região posteroventral do caudado-putâmen. A retenção foi testada dois dias após em uma única tentativa com duração de 90 segundos na qual a plataforma foi removida. Os ratos tratados com Sulpiride gastaram menos tempo nadando próximo ao local onde se encontrava a plataforma, ou seja, onde haviam sido treinados e mais tempo na periferia do labirinto, quando comparados com os ratos controles. Os resultados sugeriram, então, o envolvimento do caudado-putâmen posteroventral na consolidação da memória espacial, bem como na memória para os aspectos procedurais em tarefas que envolvam orientação espacial.

McAlonan, Robbins & Everitt (1993) investigaram os efeitos das lesões com ácido ibotênico nas regiões posterior e anterior do pálido ventral em ratos. Tais regiões recebem grande número de aferências do striatum ventral e o núcleo dorsomedial do tálamo, por sua vez, recebe projeções do pálido ventral e também da amígdala basolateral. Foram medidos os efeitos das lesões na aquisição de uma preferência condicionada por um local, através da exposição de ratos famintos à sacarose. As lesões do pálido ventral posterior e anterior significativamente atenuaram, enquanto que as lesões do tálamo dorsomedial, completamente aboliram a aquisição de uma preferência condicionada por um local. A ingestão de sacarose após 23 hs de privação não foi afetada pelas lesões do tálamo dorsomedial ou pálido ventral e então, a perda da aquisição da preferência pelo local não foi secundária às alterações na motivação primária. Os resultados indicaram que os processos relacionados à recompensa,

como medido no paradigma de condicionamento de preferência por local, deve depender de eferências estriatopalidais ventrais que ligam as estruturas tálamo dorsomedial - córtex frontal, além de eferências que se dirigem às estruturas do tronco cerebral do sistema motor.

Dobrossy, Svendsen, Dunnett (1996) estudaram ratos que receberam injeções bilaterais de ácido ibotênico no estriado e verificaram que os animais apresentaram prejuízo na retenção de um teste operante de memória a curto prazo, bem como exibiram uma marcante hiperatividade locomotora noturna.

Stewart, Kabai, Harrison *et al.* (1996) investigaram a ativação de receptores de dopamina no telencéfalo de pintainhos após o treino de esquiva inibitória. Utilizou-se a autorradiografia quantitativa para investigar a ligação do agonista (3H) SCH 233390 ao receptor D1 e do antagonista (3H) Spiroperone ao receptor D2 em regiões do telencéfalo. Altos níveis de marcação específica de D1 e D2 foram encontrados nas regiões estriatais (PA e LPO) desses animais, como já havia sido previamente descrito em pombos, tartarugas e ratos. Foram encontrados níveis consideravelmente mais baixos de marcação no *pallidum*, hipocampo e *hiperstriatum ventral*. As proporções de marcação dos receptores D1 e D2 nos pintainhos foram relativamente similares no *striatum* e *pallidum*, exceto no PA. A marcação de receptores D1 (pelo (3 H) SCH 233390) e D2 (pelo (3H) Spiroperone) nas regiões telencefálicas foi também investigada trinta minutos após uma série de treinos de esquiva inibitória em pintainhos com um dia de vida, no qual o estímulo aversivo foi uma conta com uma substância amarga. Esses experimentos demonstraram um aumento bilateral significativo, comparado com as aves controles, somente na marcação dos receptores D1 no lobo paraolfatório. Na região estriatal equivalente ao caudado-putâmen de mamíferos (*Paleostriatum Augmentatum* e lobo paraolfatório), um estudo anterior (HUNTER & STEWART, 1993) mostrou alterações sinápticas e dendríticas que ocorreram após o teste de esquiva. Os autores concluíram que as alterações na ligação de dopamina aos receptores, devem estar envolvidas em processos relacionados com a modificação da resposta de bicar em pintainhos após um teste de esquiva.

Floresco, Braaksma & Phillips (1999) utilizaram ratos com lesões no pálido ventral com o intuito de investigarem o papel desta área em tarefas que envolvessem a memória operacional. No sistema de memória denominado operacional, as informações são mantidas por períodos de tempo durante os quais são relevantes, devendo posteriormente ser apagadas para evitar a sobrecarga do sistema (WALKER & OLTON, 1984 apud SANTOS, 1999). Neste estudo, os animais passaram pelo teste espacial de mudança de resposta após um acerto (spatial win-shift – SWSH) e pelo teste de forrageamento aleatório num labirinto radial de oito braços. O labirinto radial de oito braços é composto por uma arena central em formato octogonal e oito braços retangulares removíveis, em cujas extremidades finais há uma depressão circular no assoalho, onde o reforço pode ser disponibilizado (CAMPOS & SAITO, 1999). Na tarefa SWSH, cada escolha (entrada) correta em um braço deve ser seguida pela escolha de um braço diferente. Três grupos de ratos receberam infusões bilaterais de lidocaína e salina no pálido ventral: (a) antes do treino na tarefa SWSH, (b) antes da fase de teste na tarefa SWSH e (c) antes da tarefa de forrageamento aleatório. A tarefa SWSH consistiu de uma fase de treino e uma fase de teste. Na fase de treino, os quatro braços do labirinto que continham comedouros com alimento foram mantidos abertos, enquanto os quatro braços restantes que não continham comedouros com alimento permaneceram fechados. Na fase de teste todos os braços do labirinto foram abertos, porém só aqueles que previamente estavam bloqueados é que continham comedouros com alimento. Na tarefa de forrageamento os ratos tinham que procurar pelos comedouros com alimento que se encontravam dispostos aleatoriamente nos quatro dos oito braços do labirinto. Um conjunto diferente de braços foi utilizado a cada dia, sendo que os animais foram treinados por quatro dias. O estudo demonstrou que houve um prejuízo no comportamento de forrageamento após a inativação do pálido ventral, devido a uma interrupção farmacológica nas aferências entre o córtex pré frontal e o hipocampo com o *striatum ventral*, impossibilitando o acesso a áreas motoras efetoras que estão abaixo do pálido ventral. Concluiu-se, então, que o pálido ventral seria parte importante de um circuito neural

córtico-límbico-striatal que controla e organiza o comportamento de busca e que é direcionado pela memória operacional.

Izawa, Yanagihara *et al.* (2001) examinaram os efeitos de lesões bilaterais com Kainato nos NB (LPO) de pintainhos. No paradigma de *imprinting* (estampagem), o estímulo estampado é aquele que, em virtude das condições de sua apresentação, tornou-se efetivo como reforçador. As condições que afetam a estampagem ou *imprinting* incluem os movimentos do estímulo e o tempo gasto em sua presença. Neste experimento os pintainhos aprenderam seletivamente a aproximar-se de um objeto móvel, sem nenhuma recompensa associada explicitamente. Tanto as lesões pré e pós treino não tiveram efeito algum. Por outro lado, na tarefa de bicar reforçada com água, as lesões pré treino no LPO prejudicaram severamente o reforço imediato, assim como a formação da memória de associação. Entretanto, as lesões pós-treino no LPO não causaram amnésia e as galinhas, seletivamente, bicaram no local reforçado. Sugeriu-se, então, que o LPO poderia estar envolvido especificamente na avaliação de recompensas recentes e no reforçamento imediato da bicada, mas não na execução do comportamento seletivo baseado na pista memorizada.

Sumariamente, os estudos descritos acima mostram que os subcircuitos dos Núcleos da Base estão envolvidos não apenas no controle motor básico, mas também na aquisição de tarefas motoras e cognitivas, tanto em mamíferos quanto em aves.

Com relação aos testes utilizados para a avaliação dos processos relacionados com a memória e a aprendizagem, observa-se que inúmeras manipulações podem ser utilizadas no sentido de se criar procedimentos comportamentais que permitam estudar os sistemas neurais envolvidos com o processamento da memória. Os testes como o do labirinto radial de oito braços oferecem a possibilidade de se manipular diversos itens de informação, bem como de sua seqüência e a organização espacial. São instrumentos importantes para a avaliação não só da lembrança específica dos itens apresentados, mas

também da influência da ordem de aquisição das informações sobre a memória e das regras e estratégias (CAMPOS & SAITO, 1999).

Outros testes, como o do campo aberto, por sua vez, avaliam a atividade locomotória e exploratória do animal num novo contexto (NAHAS, 1999). Tanto a locomoção, quanto o comportamento exploratório são componentes essenciais para a aquisição das estratégias envolvidas na aprendizagem espacial e discriminativa, entre outras.

O termo comportamento exploratório é amplamente utilizado e referido em pesquisas relacionadas ao comportamento animal. Num sentido geral, refere-se a todas as atividades relacionadas à obtenção de informação acerca do ambiente, as quais abrangem não só as respostas reflexas atencionais imediatas, como também as respostas de orientação, aproximação e contato. Essas atividades já foram anteriormente descritas como exploração passiva e ativa, respectivamente, e equivalem aos comportamentos inspectivos e inquisitivos (BIRKE & ARCHER, 1983 *apud* NAHAS, 1999).

O comportamento exploratório em aves, tal como em mamíferos, tem componentes vegetativos e reflexos, que se relacionam diretamente à novidade e intensidade do estímulo. A categoria de comportamento exploratório relaciona-se mais diretamente com as características de orientação e investigação do ambiente em que é apresentado o estímulo, e, assim, com as suas propriedades ou valor funcional. A exploração também tem sido relacionada com a curiosidade animal, categoria que parece se correlacionar positivamente com um telencéfalo bastante desenvolvido (GLICKMAN & SROGES, 1966 *apud* FERRARI, 1996).

O procedimento experimental básico para o estudo do comportamento exploratório em pombos em nosso laboratório, tem consistido na análise das alterações na ocorrência do comportamento exploratório em função da repetição de um estímulo sonoro a cada 30 segundos. O padrão global de comportamento frente à estimulação sonora é caracterizado, no início das sessões, por uma combinação das reações pré-exploratórias, ou seja, reações reflexas que precedem as reações exploratórias e que são eliciadas por

apresentação de estímulos novos e ou intensos e (FERRARI, 1982; SOUZA, 1999) e exploratórias, resultando numa resposta quantitativamente maior. À medida que os estímulos são repetidos, observa-se o desaparecimento mais abrupto das reações pré-exploratórias e uma diminuição gradual dos comportamentos exploratórios. Esse processo de modificação de comportamento, o qual constitui uma das mais elementares formas de aprendizagem, denomina-se habituação (FERRARI, 1996).

Assim, o comportamento exploratório geralmente é analisado em situações em que o organismo é exposto a um ambiente novo ou a estímulos novos num ambiente familiar. Todavia, é bastante interessante o fato de que é possível, ainda, avaliar a atividade exploratória a partir da retirada ou da omissão de estímulos que já haviam sido investigados ou explorados pelo animal.

Stein, Bueno & Xavier (1994) observaram que os ratos podem reagir à omissão de um estímulo previamente apresentado. O procedimento experimental básico constituiu de : (a) colocação do animal num campo aberto circular, com um período de livre exploração, no qual os animais exploraram igualmente os quatro quadrantes do aparelho; (b) introdução de um novo estímulo e observação da exploração dirigida para o objeto adicionado, o que se expressou num aumento no tempo dispendido naquele local; (c) habituação ao estímulo, com a apresentação do estímulo sucessivas vezes, que resultou em distribuição equivalente da exploração em todos os quadrantes do aparelho e; (d) a retirada do estímulo, quando houve maior exploração no quadrante onde o estímulo havia sido apresentado anteriormente, indicando que os animais detectaram a omissão do estímulo. Efetivamente, esse tipo de comportamento exploratório eliciado pela supressão de um estímulo familiar é uma indicação da existência de um sistema capaz de comparar uma representação interna do ambiente com seu estado corrente. A discrepância entre a representação do ambiente e a sua condição real geraria a atividade exploratória, uma vez que é a ausência do estímulo previamente apresentado o gerador da atividade. Nesse sentido, ela poderia ser interpretada como uma forma de obter informações adicionais do ambiente como forma de resolver a discrepância.

Stein *et al.* (1995) investigaram, num campo aberto, se a atividade exploratória causada pela remoção de um estímulo previamente apresentado seria influenciada pela presença desse mesmo estímulo num novo local do campo aberto. Para efeito de controle experimental, apresentaram, para metade dos animais um novo estímulo no novo local. Como esperado, a atividade exploratória em relação ao novo estímulo foi maior que a direcionada para o estímulo familiar no novo local. Mais interessante, no entanto, foi a observação de que os animais expostos ao estímulo familiar, quando comparados aos animais expostos ao novo estímulo, exploraram menos o local original de apresentação do estímulo, sem que houvesse qualquer estimulação naquela região para ambos os grupos. Em outras palavras, a atividade exploratória dos animais direcionada para o local de onde o estímulo foi removido é menor se esse mesmo estímulo é apresentado em uma outra localidade do mesmo ambiente. Assim, os animais parecem reconhecer um estímulo cuja localização no ambiente foi alterada, reduzindo, portanto, a atividade exploratória direcionada a ele.

Xavier *et al.* (1991) investigaram o aparecimento de atividade exploratória em resposta a um novo estímulo e a um novo contexto, e a habituação dessa atividade pela apresentação intermitente do mesmo estímulo em ratos já engajados em uma atividade comportamental em uma situação familiar. A situação experimental proposta permitiu estudar nos mesmos animais: (a) a resposta de orientação a um novo estímulo de modalidades diferentes (visual, tátil e olfatória, só ou em combinação) seguindo ou não habituação prévia a um outro estímulo da mesma ou de uma modalidade diferente; (b) habituação a curto e a longo prazo à apresentação intermitente do mesmo estímulo no mesmo contexto; (c) a resposta de orientação à ausência de um estímulo apresentado previamente dirigido ao local onde ele havia sido apresentado; (d) a resposta de orientação para mudanças no contexto espacial de apresentação de um estímulo ao qual os animais já tinham se habituado; (5) a resposta de orientação para mudanças no contexto direcional de apresentação

do estímulo, em termos de direção de locomoção do animal quando o estímulo é apresentado.

Os resultados destes experimentos permitiram demonstrar que quando os ratos buscam por alimento: (1) eles reagem a um novo estímulo quando este estímulo é introduzido num campo (Experimentos **a** e **c**); (2) esta resposta é dirigida ao local onde o estímulo é apresentado (todos os experimentos); (3) a apresentação intermitente do estímulo conduz à uma diminuição da resposta exploratória intra e inter sessões até a completa ausência da resposta (todos os experimentos); (4) eles reagem à ausência de um estímulo pelo direcionamento da atividade exploratória ao local onde o estímulo foi apresentado antes, tanto na mesma direção (Experimento **a**) como na direção oposta (todos os experimentos) do campo. No mais: (5) após a habituação ao estímulo em um local específico do campo, sua apresentação em um outro local resulta no aparecimento de comportamento exploratório direcionado ao novo local, levando à conclusão de que os animais detectaram a alteração espacial (Experimento **b**); (6) a troca de um estímulo por um novo estímulo também resulta em atividade exploratória, sugerindo que os animais comparam e discriminam o estímulo atual do estímulo apresentado previamente (Experimento **c**); e (7) a mudança na direção de locomoção dos animais, mantendo as mesmas características do estímulo e o mesmo local, também produz atividade exploratória (Experimento **d**). Os autores discutem que, no geral, estes resultados apoiariam a proposta de O'Keefe & Nadel (1978) de que a atividade exploratória seria eliciada por discrepância entre a representação espacial do ambiente e o próprio ambiente, e também a proposta mais geral elaborada por Gray (1982) de que o comportamento exploratório pode ser eliciado por discrepâncias entre os eventos atuais e os eventos aguardados. Assim, os eventos já experienciados permitiriam gerar previsões sobre o ambiente baseados em experiências de fatos passados, do programa motor atual e memórias de relações passadas entre a execução deste programa motor e a ocorrência de alterações ambientais. Testes como esses permitem avaliar a reação à novidade

associada ao teste de modelos sobre mapeamento cognitivo e memória espacial (NAHAS, 1999).

As modificações das relações entre os diferentes estímulos ambientais ou entre as relações estímulo-resposta, seja pela introdução de estímulos ou pela omissão destes, constituem, assim, ferramentas úteis na investigação da existência de processos de comparação entre a representação do ambiente e o seu estado atual, conforme descrito no sistema SLNB.

Os eventos sensoriais atuais poderiam ser transmitidos a esse sistema (SLNB), o qual deveria também ter acesso à informação sobre os eventos ambientais passados e à informação sobre o próximo movimento pretendido, isto é, a planos ou a programas motores. Então, a previsão dependeria, em conjunto, estado atual do ambiente, de eventos ambientais armazenados anteriormente, do próximo passo pretendido no programa motor e de relações anteriormente armazenadas entre os passos e as mudanças no ambiente.

De acordo com esta visão, Gray (1982) propôs que a reação, ou seja, o aumento da atividade exploratória, indicaria que os animais estariam aguardando ou antecipando o aparecimento do estímulo. Assim, conforme foi dito anteriormente, acredita-se que o SNC é capaz de construir representações do ambiente externo baseado em aferências sensoriais, armazenar esta informação e comparar a informação sensorial atual com sua representação correspondente (VINOGRADOVA, 1975; O'KEEFE & NADEL, 1978 *apud* STEIN *et al.*, 1994).

OBJETIVOS

O sistema comportamental definido pela exploração tem sido analisado em nosso laboratório, como parte dos objetivos de uma linha de investigação do processo de aprendizagem de habituação em pombos.

Todos os trabalhos anteriores sobre comportamento exploratório e habituação realizados no laboratório (TOLEDO, 1991; VALENTINUZZI, 1993; FORNEL, 1994; SOUZA, 1999), utilizaram a exposição a estímulos sonoros.

Além disso, num estudo prévio realizado por Toyoda (1996) foram analisados correlatos comportamentais e morfológicos de lesão química unilateral no complexo paleoestriatal (CP) de pombos que foram submetidos a testes de escolha alimentar. Observou-se que apesar de ocorrerem alterações morfológicas e posturais, as mesmas não influenciaram na aprendizagem de escolha alimentar e locomoção. Os dados sugeriram que o CP deveria estar relacionado com a organização dos padrões motores.

No mais, estudos anteriores sobre a atividade exploratória baseados em testes de introdução ou omissão de estímulos, parecem ter sido realizados apenas com mamíferos, de forma que um estudo semelhante em aves seria, além de inédito, bastante interessante.

Com base nesses estudos prévios e uma vez que os núcleos da base exercem controle sobre a automatização de movimentos já treinados, pretendeu-se aliar a investigação da função do CP de pombos às possíveis alterações com relação aos processos comportamentais em situação de omissão de estímulo, após treinamento de escolha entre dois comedouros.

MATERIAL E MÉTODOS

❖ Sujeitos

Foram utilizados como sujeitos, 20 pombos machos adultos da espécie *Columba livia*. Os animais utilizados foram obtidos de fornecedores e encaminhados ao Biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da UNICAMP, onde foram identificados, catalogados e permaneceram por um período de 14 dias para aclimação às condições do biotério, previamente aos testes experimentais. Durante esse período receberam banho e tratamento anti-parasitas internos e externos, sofreram manipulações de caráter dessensibilizatório, profilático (administração de anti-helmínticos) e terapêutico (extinção de escabiose). Em seguida, foram alojados em gaiolas individuais onde receberam água e ração *ad libitum* (mistura de quirera de milho, semente de girassol, ração especial para aves, areia e farinha de ostra) e complexo vitamínico (Vitagold, vitaminas B6 e B12). A ventilação higiênica periódica foi promovida por exaustores e o controle de temperatura foi promovido pelo uso de condicionadores de ar.

Os animais foram distribuídos aleatoriamente em 3 grupos (Figura 03):

- ✓ Grupo controle: constou de 6 animais que foram expostos aos procedimentos comportamentais e não foram submetidos à cirurgia
- ✓ Grupo SHAM (lesão simulada): constou de 7 animais submetidos a uma cirurgia simulada e aos procedimentos comportamentais.
- ✓ Grupo experimental: constou de 7 animais que foram expostos aos procedimentos comportamentais e submetidos à lesão neuroquímica no complexo paleoestriatal unilateral com Ácido ibotênico (IBO).

Antes do início dos testes comportamentais, os animais foram pesados por sete dias para que fosse obtido o peso médio dos mesmos. Em seguida, foi calculado o peso experimental que corresponde a 85% do peso médio. Para que o animal alcançasse o peso experimental, o mesmo passou por privação

alimentar com redução gradativa da quantidade de alimento diário. Para suprir esta redução da dieta, os animais receberam vitamina (Vitagold) três vezes por semana.

❖ **Equipamento e situação experimental**

Câmara Experimental

A câmara experimental consistiu de uma caixa de acrílico transparente, em forma retangular (110x 55,5x 50 cm) apresentando em suas duas extremidades distais, duas caixas de saída medindo cada uma 20 cm de comprimento, 20,5 cm de largura e 34 cm de altura pelas quais os animais foram colocados. O piso da câmara foi recoberto com papel pardo, uma vez que o mesmo facilita o deslocamento do animal e a posterior limpeza da caixa após o término de cada sessão. As sessões foram realizadas em uma sala separada em dois compartimentos (A e B) por divisórias, de modo que em um dos compartimentos estava a caixa experimental (A), e em outro compartimento estava a câmera filmadora e o observador (B). Os compartimentos eram separados por uma janela espelhada (50x50cm), através da qual era possível realizar as filmagens, a observação e impedir influência visual externa sobre o compartimento que continha a câmara experimental, com o animal em teste. As sessões foram gravadas em fitas VHS, através de câmera conectada a um vídeo e monitor PANASONIC modelo AG 1960, que permitiram uma análise posterior das sessões por outros observadores.

Material cirúrgico

Para as cirurgias de lesão química no CP, foram utilizados aparelho estereotático DAVID-KOPF, modelo 1204, com adaptador REVZIN para pombos, broca de alta rotação (Atlante), material cirúrgico geral, fármacos de assepsia (álcool 70%, salina 0,9%), anestésico Francotar (Cloridrato de quetamina) +

Virbaxyl (Cloridrato de xilazina) - Virbac, seringa Hamilton 10 microliter 701 (Hamilton Co.) e neurotoxina Ácido ibotênico – IBO (Sigma Co.). Para as pesagens dos animais, realizadas antes do início das sessões (peso inicial) e logo após o término das sessões (peso final), foi utilizada uma balança comercial (Filizola).

❖ **Procedimentos**

❖ **Procedimento experimental**

Treinamento na situação de escolha alimentar

A análise foi feita por observação direta e sistemática (HUTT & HUTT, 1974) em sessões diárias. A duração de cada sessão consistia de no máximo 10 minutos, ou até o animal apresentar a primeira escolha. Após a primeira escolha, correta ou incorreta, a sessão continuava por mais 5 minutos. Os comportamentos emitidos foram cronometrados e analisados em intervalos de 30 segundos. A primeira escolha foi definida como a aproximação e bicar do animal em um dos comedouros. A escolha correta estava relacionada com o bicar no comedouro com areia e alimento. Foram realizadas quatro sessões (Figura 03) em cada uma das condições pré-cirurgia (Pré) e pós-cirurgia (Pós, Reversão 1 e Reversão 2), sendo realizada uma sessão por dia, sempre no mesmo horário, ou seja, exclusivamente no período da tarde (às 14 hs). A sessão experimental iniciou-se com a colocação do pombo na caixa de saída, a qual constava de uma porta removível por meio de um fio de nylon que passava por uma roldana presa ao teto e que permitia ao experimentador que se encontrava no compartimento B abrir a portinhola sem que fosse observado pelo animal.

Durante as condições Pré lesão, Pós-lesão e Reversão 2 os comedouros foram colocados no segmento final da caixa, paralelos um ao outro, sendo que um deles continha areia (disposto à esquerda do animal) e o outro comedouro continha alimento recoberto com areia (disposto à direita do animal) (Figura 02-

A). Na primeira sessão da condição Pré, foi deixado um grão de milho sobre o comedouro correto (comedouro que continha alimento recoberto com areia) como forma de sinalização ou pista para que o animal encontrasse o comedouro com alimento. Na condição Reversão 1 (Rev1), os comedouros foram colocados no outro segmento da caixa (lado oposto), de forma que o comedouro contendo alimento ficava disposto à esquerda do animal, enquanto que o comedouro contendo apenas areia, ficava disposto à direita do animal (Figura 02-B). A condição Reversão 2 (Rev2) denotou na volta dos comedouros para a posição inicial.

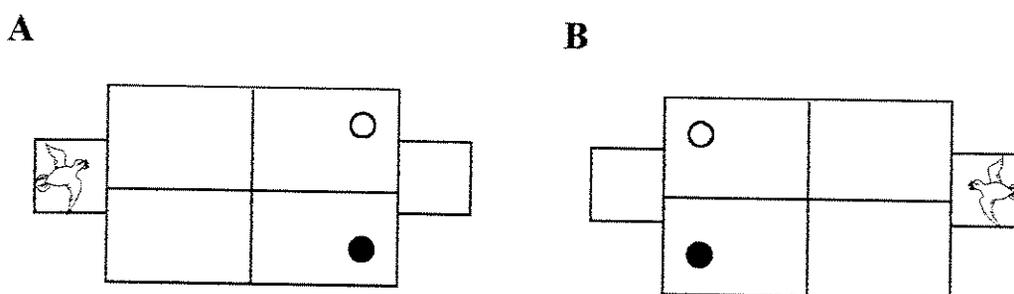


Fig. 02- Esquema da câmara experimental. As linhas virtuais dividem a câmara em 4 quadrantes. Os retângulos menores representam as caixas por onde os animais tinham acesso à câmara experimental. O círculo branco representa o comedouro errado e o círculo preto representa o comedouro correto. A figura A representa a posição dos comedouros nas condições Pré, Pós e Rev2. A figura B representa a posição dos comedouros na condição Rev1.

Teste de omissão dos comedouros

No dia seguinte à quarta sessão da condição Rev2, os animais passaram então, pelo teste de omissão dos comedouros. Este teste consistiu de apenas uma sessão com duração de 10 minutos, onde os animais foram colocados na câmara experimental da mesma forma que nas demais condições, porém os comedouros não estavam presentes. No teste de omissão, os comedouros foram

retirados da câmara experimental e a partir do momento que os animais adentravam na câmara experimental, os comportamentos emitidos eram cronometrados e analisados em intervalos de 5 segundos até que se completasse o tempo total de permanência dos animais na caixa (10 minutos). Vale ressaltar que os animais entravam na câmara pelo mesmo lado que entravam durante as condições Pré, Pós e Rev2. A câmara experimental foi dividida por linhas imaginárias em quatro quadrantes (**A, B, C, D**), a fim de que se pudesse determinar a localização de cada animal nos respectivos quadrantes, o deslocamento entre eles e calcular o tempo despendido em cada quadrante. O quadrante onde se localizava o comedouro correto era o quadrante **D**. O quadrante **B** havia sido o local do comedouro na fase de reversão (Rev1); nos quadrantes **A** e **C** haviam ficado apenas os comedouros incorretos, ou seja, os que somente continham areia. Foram analisadas detalhadamente as gravações previamente feitas e traçado o trajeto realizado pelos animais, cronometrando-se o tempo gasto em cada um dos quadrantes durante o período de 5 minutos.

❖ **Análise comportamental**

Os registros dos comportamentos foram realizados para todos os sujeitos, de acordo com as categorias comportamentais definidos por Ferrari (1982) e Souza (1999) (movimentos gerais-MOV, movimentos exploratórios-EXP, locomoção-LOC e comportamentos de manutenção-MAN, que incluem o limpar-se, defecar, coçar, dentre outros.), registrados numa ficha individual.

A contagem do número de comportamentos emitidos no intervalo de tempo (a cada 30 segundos), foi iniciada a partir do momento em que os animais adentraram na câmara experimental. A análise destes comportamentos foi feita em categorias ou classes de acordo com Ferrari (1982) e Souza (1999).

Categorias comportamentais:

- ❖ Categoria I – Movimentos discretos de partes do corpo ou de todo o corpo – incluem-se nesta categoria deslocamentos discretos e independentes

de partes do corpo em relação ao próprio corpo, ou de todo o corpo, sem que o animal se desloque no espaço;

❖ Categoria II - Exploratória – Nesta categoria estão descritas as reações relacionadas à orientação e à investigação de parte ou do ambiente como um todo.

❖ Categoria III – Locomoção – Comportamentos relacionados com o deslocamento do corpo no espaço.

❖ Categoria IV – Manutenção – Comportamentos relacionados com os cuidados com o corpo e reações vegetativas tais como bocejar e vomitar.

No teste de omissão de estímulos foram registrados os dados referentes ao (a) mapeamento dos deslocamentos, (b) à ocorrência de comportamentos e das categorias e (c) o tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental. A partir dos mapeamentos foram analisados : o (a) padrão de orientação de cada animal na câmara experimental, e (b) o padrão de exploração da câmara na ausência dos comedouros.

O Padrão de Exploração foi subdividido em:

a) Padrão de exploração geral (busca por 3 ou 4 quadrantes)

b) Padrão de exploração restrito (busca por 1 ou 2 quadrantes)

Por sua vez, o Padrão de Orientação também recebeu a seguinte classificação:

I) saída do ponto de partida, dirigindo-se diretamente ao quadrante correto

II) saída do ponto de partida, dirigindo-se a um quadrante inicial e posteriormente ao quadrante correto

III) saída do ponto de partida, dirigindo-se a um quadrante inicial e posteriormente a um quadrante incorreto

No dia seguinte ao teste de omissão, os animais foram perfundidos para que posteriormente fosse realizado o processamento histológico de todo o material.

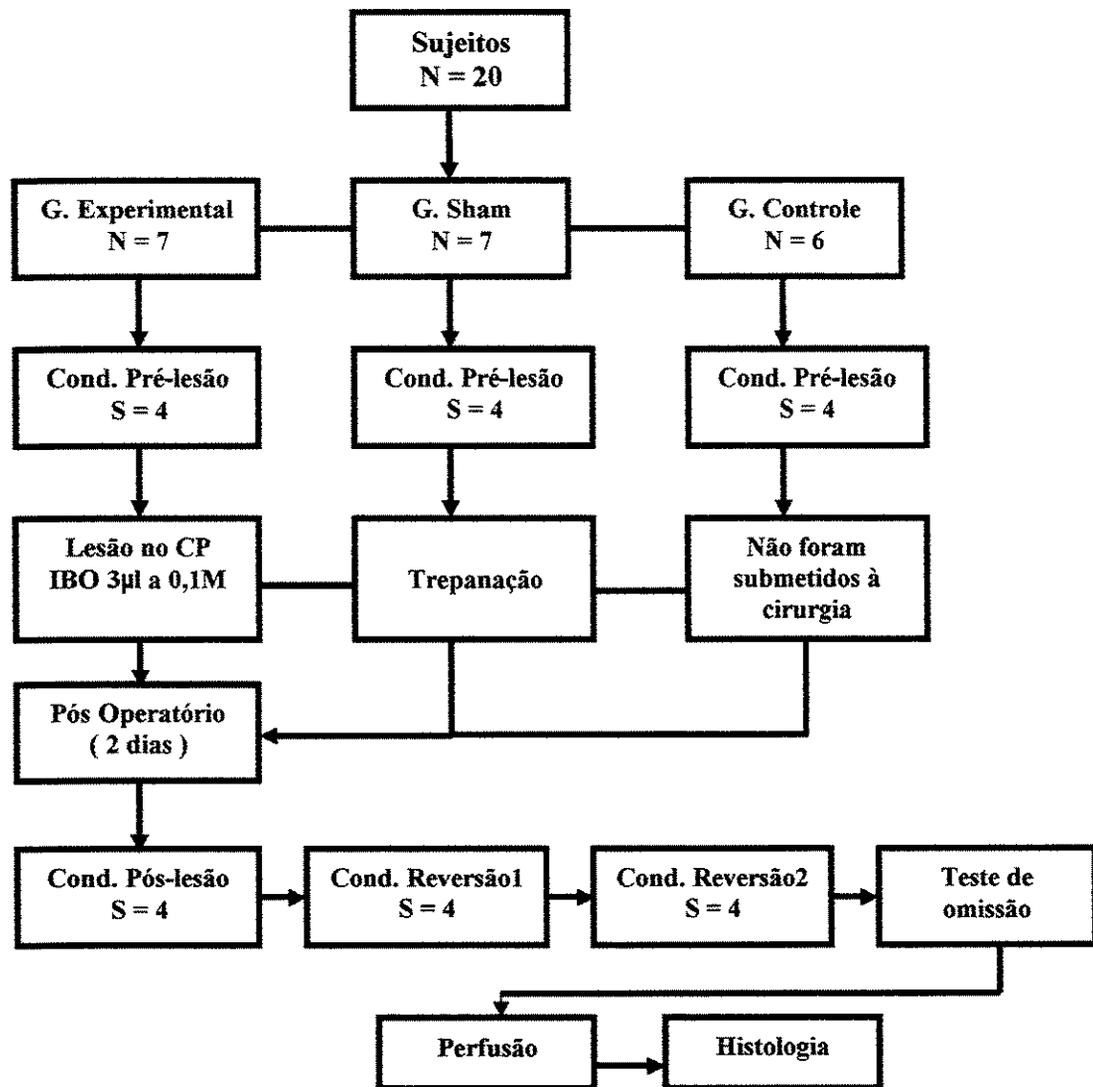


Fig. 03 – Fluxograma do procedimento experimental. N = sujeitos; S = sessão.

❖ Procedimento cirúrgico: acesso e lesão do complexo paleoestriatal

O procedimento cirúrgico foi realizado de acordo com os procedimentos de cirurgia experimental e de administração de drogas nos animais, relatados em WAINFORTH (1987). Os pombos foram anestesiados com Francotar (Cloridrato de quetamina) e Virbaxyl (Cloridrato de xilazina) (0,1 mg/kg, proporção 1:1); e

colocados no aparelho estereotáxico. Os sinais de anestesia observados foram ausência do reflexo de endireitamento do pescoço e dos movimentos gerais, observados pela hipotonia muscular; perda do reflexo corneopalpebral, testado pela aproximação de um objeto (por ex. uma caneta) pelo examinador nos olhos do animal; supressão aos estímulos externos (GREEN, 1987).

As coordenadas do atlas estereotáxico do cérebro de pombos (KARTEN & HODOS, 1967) usados para a localização da estrutura lesada foram AP: 0,87; L: 0,5; V: 0,7 abaixo da dura-máter (Fig. 04). Antes da fixação do animal foi estabelecido o ponto zero ântero-posterior (AP) do aparelho, sendo que a leitura do mesmo foi dada quando a ponta da seringa, fixada no suporte, estava sobre a barra interaural. A seguir o animal foi fixado pela linha interaural, sendo realizada uma assepsia cutânea com álcool 70% na superfície previamente tricotomizada, e com um bisturi foi realizada uma incisão na linha média do crânio, iniciando logo acima do nível dos olhos. A pele foi afastada, sendo removido o tecido subcutâneo até que fosse possível visualizar a sutura sagital, e colocando-se a ponta da agulha da seringa Hamilton a este nível, foi estabelecido o zero lateral (L), e a partir desta sutura foi obtido o ponto lateral experimental. Somando-se o zero AP, obtido anteriormente, com a coordenada do atlas estereotáxico, foi estabelecido o ponto AP experimental. Com auxílio da broca de alta rotação, realizou-se um orifício (trepanação) no ponto demarcado na caixa craniana, que permitiu a exposição da dura-máter.

Através de uma agulha com ponta curva, foi retirada a dura-máter, direcionando-se a barra vertical até tocar o tecido nervoso, definindo-se o zero vertical (V). A partir deste ponto foi somada à coordenada do atlas e definiu-se o ponto da área a ser lesada.

Utilizando uma seringa de Hamilton acoplada a uma cânula introduzida numa posição perpendicular, foi injetado lentamente (5 minutos), um volume de 3µl de IBO (na concentração de 1µg/µl em tampão fosfato 0,1M com pH 7,2-7,4) intracerebralmente no CP unilateral, através do orifício previamente realizado, sendo que a cânula foi mantida no local por três minutos adicionais para evitar o

refluxo da solução ao longo da trajetória da injeção e permitir a difusão no local da lesão (ANDREWS *et al.*, 1994).

No grupo SHAM, o procedimento experimental para as lesões foi o mesmo, até a trepanação com a exposição da dura-máter. Após a cirurgia foi realizada uma sutura local com fio de nylon agulhado 3.0, utilizando-se de pontos contínuos (sutura simples). No período pós-operatório (2 dias), os animais foram mantidos em gaiolas individuais, com alimento e água *ad libitum* e avaliados com relação aos sinais neurológicos (principalmente motores) e avaliação clínica geral pós-operatória. Foi aplicada pomada antimicrobiana no local da incisão, no sentido de se prevenir infecções.

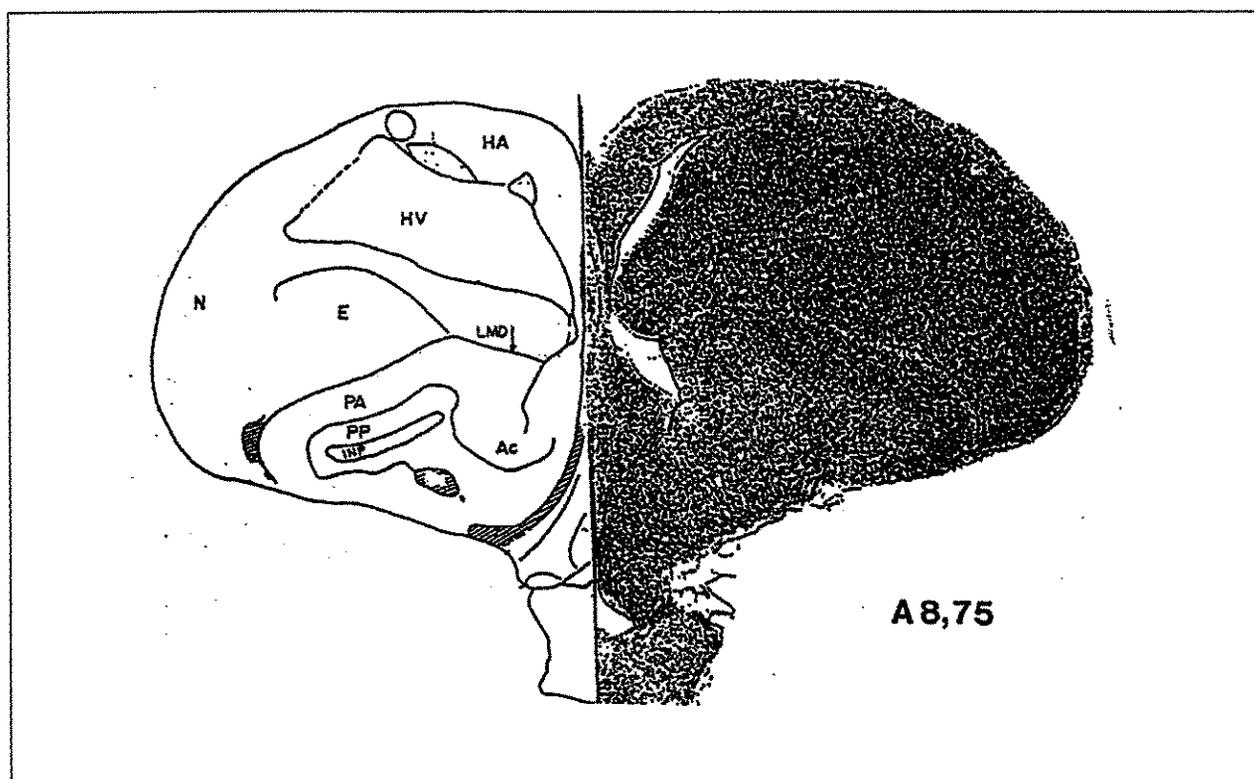


Fig. 04 – Localização do Complexo Paleostriatal de pombos em corte frontal, conforme atlas de Karten & Hodós (1967). PA: Paleostriatum Augmentatum; PP: Paleostriatum Primitivum; INP: Nucleus Interpeduncularis; N: Neoestriado; E: Ectoestriado; HA: Hiperestriado anterior; HV: Hiperestriado ventral; Ac: Nucleus accumbens; LMD: Lâmina medular dorsal (↓). A representação à direita indica a distribuição dos neurônios.

❖ **Perfusão**

Os animais foram anestesiados com Francotar e Virbaxyl (mesma dosagem utilizada para a cirurgia) e imobilizados na mesa de perfusão, adaptada a um lavatório para escoamento de sangue e das soluções que foram aplicadas no animal. Em seguida foi realizada uma incisão longitudinal bilateral ao longo da cartilagem peitoral. Com uma tesoura cirúrgica, foi realizada uma toracotomia, expondo os órgãos da cavidade torácica, em seguida foi identificado o ventrículo esquerdo e injetado 0,1 ml de heparina (Roche). Logo após introduziu-se uma cânula fina (agulha número 16) conectada ao sistema de perfusão, em direção à válvula aórtica, sendo infundido 300 ml de salina 0,9%. Ao mesmo tempo fez-se uma incisão no átrio direito para permitir o escoamento de sangue, salina e fixador. Quando o líquido escoado ficou claro, foi perfundido 300 ml de paraformaldeído 4% diluído em tampão fosfato, pH 7,2-7,4, para o processamento do material para a microscopia óptica.

ANÁLISE HISTOLÓGICA

Foram analisados os cérebros de animais com 24h e com 16 dias de lesão no CP no intuito de se identificar o local da lesão, bem como analisar e comparar as alterações celulares presentes no decorrer desse período. Alguns cérebros passaram pelo processamento em parafina e outros passaram pelo processamento de congelamento.

Para o processamento do encéfalo em parafina, foi utilizada a seguinte metodologia: após a perfusão, os animais foram decapitados e seus cérebros, removidos da caixa craniana e mantidos no fixador por cerca de 12 horas. O fixador foi o mesmo utilizado no processo de perfusão. Foram eliminadas as porções do encéfalo em que não havia interesse, preservando a estrutura nervosa do estudo. Posteriormente, a peça foi mantida em água destilada overnight e em seguida iniciou-se a passagem do material por uma bateria de alcoóis. O cérebro foi, então, imerso em álcool 70% por 24 hs, álcool 80% por 1 h, álcool 95% por 1 h e álcool 100% por 4 hs, ocorrendo a troca desse álcool a cada 4 horas. A partir daí o material foi mergulhado durante 15 minutos em uma mistura de álcool e xilol (proporção 1:1). Em seguida o material foi mantido em xilol por 1h e em xilol / parafina por mais 30 minutos. A inclusão da peça foi feita em estufa a 58° C, onde a mesma permaneceu mergulhada na parafina I por 2 hs e na parafina II por mais 2 hs. Após a retirada da estufa e a solidificação do parafina, o material foi seccionado em micrótomo, numa espessura de 7 micrômetros. Os cortes foram fixados em lâminas com albumina e deixados em uma estufa por cerca de 24 horas até que fossem coradas pelo método Hematoxilina-Eosina (H.E). A coloração seguiu as seguintes etapas:

- 1- hidratação: imersão dos cortes nas soluções ordenadas a seguir; xilol (10 minutos), xilol (10 minutos), passagem no álcool absoluto, álcool 95%, álcool 85%, álcool 70% e água corrente por 10 minutos.
- 2- coloração: hematoxilina (30 segundos), água corrente (10 minutos), eosina (20 segundos).

- 3- desidratação: passagem por álcool 95%, álcool absoluto I, II, III, xilol I e II. Para a montagem das lâminas usou-se bálsamo do Canadá.

Para o processamento de congelamento, logo após a perfusão os animais foram decapitados e seus cérebros removidos da caixa craniana e imersos por 24h numa solução contendo tampão fosfato 0,2 M, água destilada e sacarose. Em seguida, o material foi mergulhado num recipiente contendo solução de N-Hexano, já previamente resfriado em gelo seco a uma temperatura de -50°C . Posteriormente, os cérebros permaneceram em freezer a uma temperatura de -80°C até a criotomia empregando criostato Leica. Os cortes no aparelho foram realizados a uma temperatura de -21°C , com espessura de corte ajustado para 15 micrômetros. Os mesmos foram fixados em lâminas gelatinizadas e mantidos à temperatura de cerca de -21°C até que fossem corados pelo método de Klüver-Barrera, técnica que permite a visualização dos corpos celulares e axônios mielinizados. Os cortes foram primeiramente colocados em xilol por 5 minutos, álcool 95% por 5 minutos e em seguida mergulhados em solução de Luxol Fast Blue e levados para a estufa a 60°C por 15 minutos. Para a diferenciação foram realizados banhos por 5 minutos em solução de carbonato de lítio, álcool 70% e água destilada. Para a hidratação, as lâminas foram colocadas em solução de Cresyl Violeta e levadas para a estufa (60°C) por 15 minutos. Para eliminar o excesso, as lâminas foram retiradas do corante e banhadas em água destilada. Posteriormente, foram desidratadas utilizando-se uma série progressiva de álcoois 50%, 70%, 80%, 95% e 100%. Para a diafanização as lâminas foram banhadas em xilol e em seguida em xilol I. A montagem foi feita utilizando-se bálsamo do Canadá. Após todo o processamento, as lâminas foram encaminhadas para a microscopia óptica. O *software* utilizado foi o Image Pro Plus – Sistema de aquisição, armazenamento e impressão de imagens digitalizadas. As imagens foram capturadas em aumento de 100 e 400 vezes. O campo de cada imagem foi calibrado por retículas Leitz Wetzlar.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

A partir do registro dos comportamentos, foram realizadas quantificações considerando: (a) média dos comportamentos das 4 sessões em cada condição, para cada um dos grupos; (b) média dos comportamentos em sessão única para cada grupo no teste de omissão de estímulo; (c) média do tempo gasto pelos animais em cada quadrante no teste de omissão. A partir das médias dos comportamentos, foram obtidas médias de frequência comportamentais (nº de comportamentos/tempo total).

Para a comparação entre os grupos controle e sham, com relação aos comportamentos analisados, utilizou-se ANOVA de três vias, tendo grupo, condição e sessão como fatores e o comportamento como variável dependente.

As análises comparativas de médias de comportamentos em cada categoria (MOV, EXP, LOC e MAN), nas condições (Pré, Pós, Rev1 e Rev2) e grupos (Controle, Sham e Experimental) foram realizadas utilizando-se ANOVA de três vias, tendo o grupo, condição e sessão como fatores. Utilizou-se o teste de Tukey – Kramer para comparações múltiplas *post hoc*.

Foi utilizado Anova de três vias para a comparação de ocorrência do comportamento exploratório entre as condições Pós e Rev1, bem como para a comparação entre a 4ª sessão Pós e a 1ª sessão Rev1 e a 4ª sessão Rev2 com o teste de omissão.

No teste de omissão de estímulo, as análises comparativas entre as médias de comportamentos foram feitas utilizando-se ANOVA de uma via, sendo o comportamento considerado como variável dependente e o grupo como fator.

Para a análise do tempo gasto pelos grupos em cada um dos quadrantes (A, B, C e D) da câmara experimental utilizou-se ANOVA de duas vias, tendo o tempo como variável dependente, grupo e quadrante como fatores.

RESULTADOS

Inicialmente foi realizada a análise estatística dos dados do grupo controle e sham no intuito de verificar a ocorrência de possíveis diferenças entre os dois grupos. A análise estatística demonstrou que não havia diferença entre eles ($F_{1,3} = 0,2$; $p = 0,670388$). Diante de tal resultado, decidiu-se agrupar os dados dos dois grupos em um só grupo controle. Dessa forma, as análises serão consideradas para o grupo experimental e para o grupo controle.

Com relação às condições dos treinos (Pré Pós, Rev1 e Rev2), foram analisados os seguintes dados: (a) freqüência dos comportamentos em cada categoria, computada como total de ocorrência de cada item da categoria, (b) média da freqüência de comportamentos em cada condição (Fig. 05) e (c) freqüência do comportamento exploratório nas condições Pós/Rev1 e Rev2/Teste de Omissão (Fig. 06).

A figura 05 ilustra as médias das freqüências de cada uma das categorias comportamentais (MOV, EXP, LOC e MAN) apresentadas pelos grupos controle e experimental nas condições Pré, Pós, Rev1 e Rev2.

As médias de comportamento nas quatro sessões de cada condição foram comparadas para análise de efeito do treino sobre a ocorrência de cada categoria comportamental. Para o comportamento EXP ($F_{1,3} = 4,86$; $p = 0,021403$) MOV ($F_{1,3} = 6,44$; $p = 0,020614$) e LOC ($F_{1,3} = 4,24$; $p = 0,022571$) foi observado um efeito de grupo. Os dados relativos à ocorrência dos comportamentos MOV ($F_{1,3} = 4,53$; $p = 0,024485$), LOC ($F_{1,3} = 3,23$; $p = 0,029415$), EXP ($F_{1,3} = 4,99$; $p = 0,004144$) e MAN ($F_{1,3} = 6,74$; $p = 0,000605$) apresentaram um efeito de condição e os dos comportamentos LOC ($F_{1,3} = 5,04$; $p = 0,003769$) e MAN apresentaram um efeito de sessão ($F_{1,3} = 4,89$; $p = 0,004444$).

Para a categoria comportamental EXP, as diferenças entre os grupos referem-se à maior emissão deste comportamento observado no grupo Experimental durante as condições Pré, Pós e Rev1 quando comparado com o

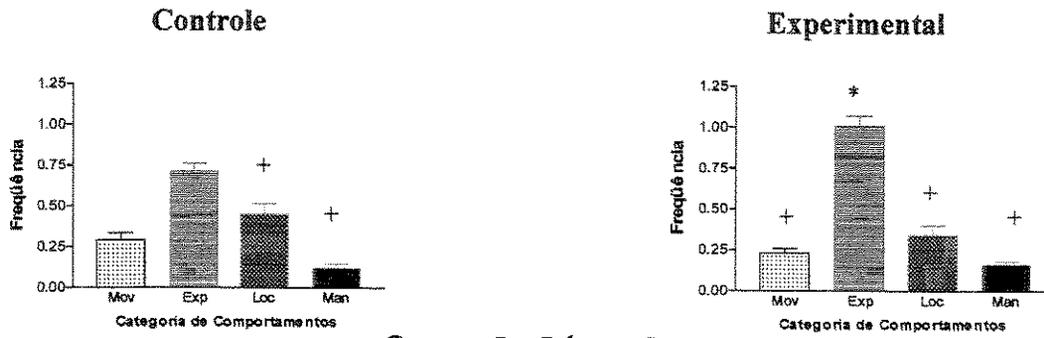
grupo Controle ($p > 0,05$). Na condição Rev2 não ocorre diferença estatística entre os grupos.

Quanto ao comportamento de locomoção – LOC, os dados mostraram que o grupo experimental apresentou menor quantidade do comportamento LOC na condição Pós e Rev1 quando comparado ao grupo controle e quando comparado a ele mesmo na condição Pré-lesão.

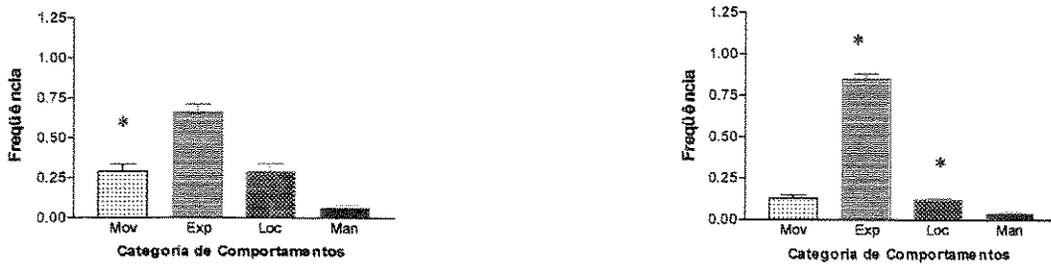
Com relação à categoria comportamental MOV, as análises de múltiplas comparações com o teste de Tukey-Kramer indicaram diferenças significativas relativas ao grupo controle quando comparado ao grupo experimental ($p < 0,05$). Este resultado está relacionado a um aumento da emissão do comportamento MOV pelo grupo controle em relação aos animais do grupo experimental. Por sua vez, os animais experimentais apresentaram uma ocorrência mais elevada desse comportamento na condição Pré quando comparado com as condições Pós e Rev2.

No comportamento de Manutenção – MAN os grupos apresentaram maior ocorrência dos comportamentos pertencentes a esta categoria na condição Pré e Rev1, quando comparados com a condição Pós ($p < 0,05$).

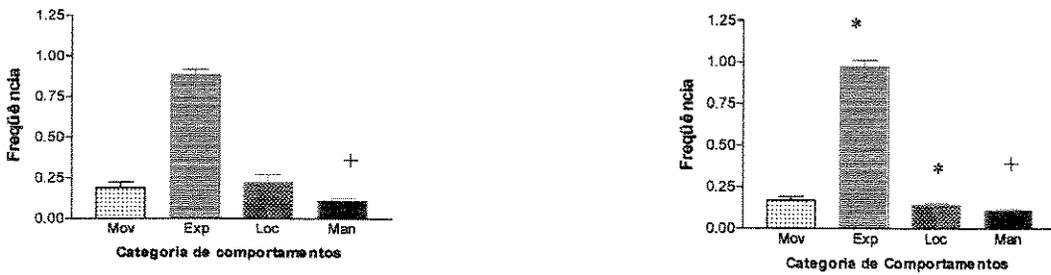
CONDIÇÃO PRÉ-LESÃO



CONDIÇÃO PÓS-LESÃO



CONDIÇÃO REVERSÃO 1



CONDIÇÃO REVERSÃO 2

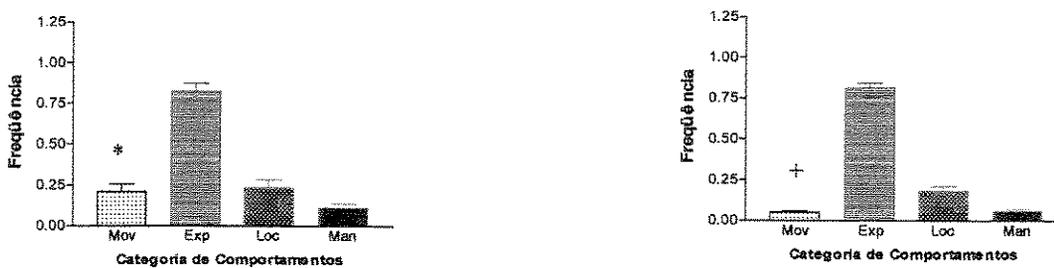


Fig. 05 - Média da frequência (\pm epm) dos comportamentos Mov, Exp, Loc e Man nas condições Pré, Pós, Rev1 e Rev 2. * $p < 0,05$ para comparações entre os grupos; + $p < 0,05$ para comparações entre as condições.

Uma análise mais detalhada do comportamento EXP entre as condições Pós e Rev1, nos permitiu verificar diferenças significativas tanto entre os grupos ($F_{1,1} = 15,66$; $p = 0,000923$), quanto entre as condições ($F_{1,1} = 7,96$; $p = 0,011326$). Tais diferenças referem-se a uma maior emissão do comportamento exploratório pelos animais experimentais, tanto na condição pós quanto na condição Rev1, quando comparados aos animais controles (Fig. 06-A). Para analisar as alterações em EXP na transição de uma condição para outra, foram comparadas a 4ª sessão da condição Pós e a 1ª sessão da condição Rev1 (Fig. 06-B). Diferenças significativas foram observadas tanto para os grupos ($F_{1,1} = 4,57$; $p = 0,046549$), quanto para as condições ($F_{1,1} = 12,27$; $p = 0,002542$). Na transição da 4ª sessão da condição Rev2 e o teste de omissão (Fig. 06-C), não foram observadas diferenças significativas entre os grupos, mas apenas entre as condições. As diferenças verificadas referem-se a um aumento do comportamento exploratório em ambos os grupos no teste de omissão quando comparado à 4ª sessão da condição Rev2.

Comportamento Exploratório

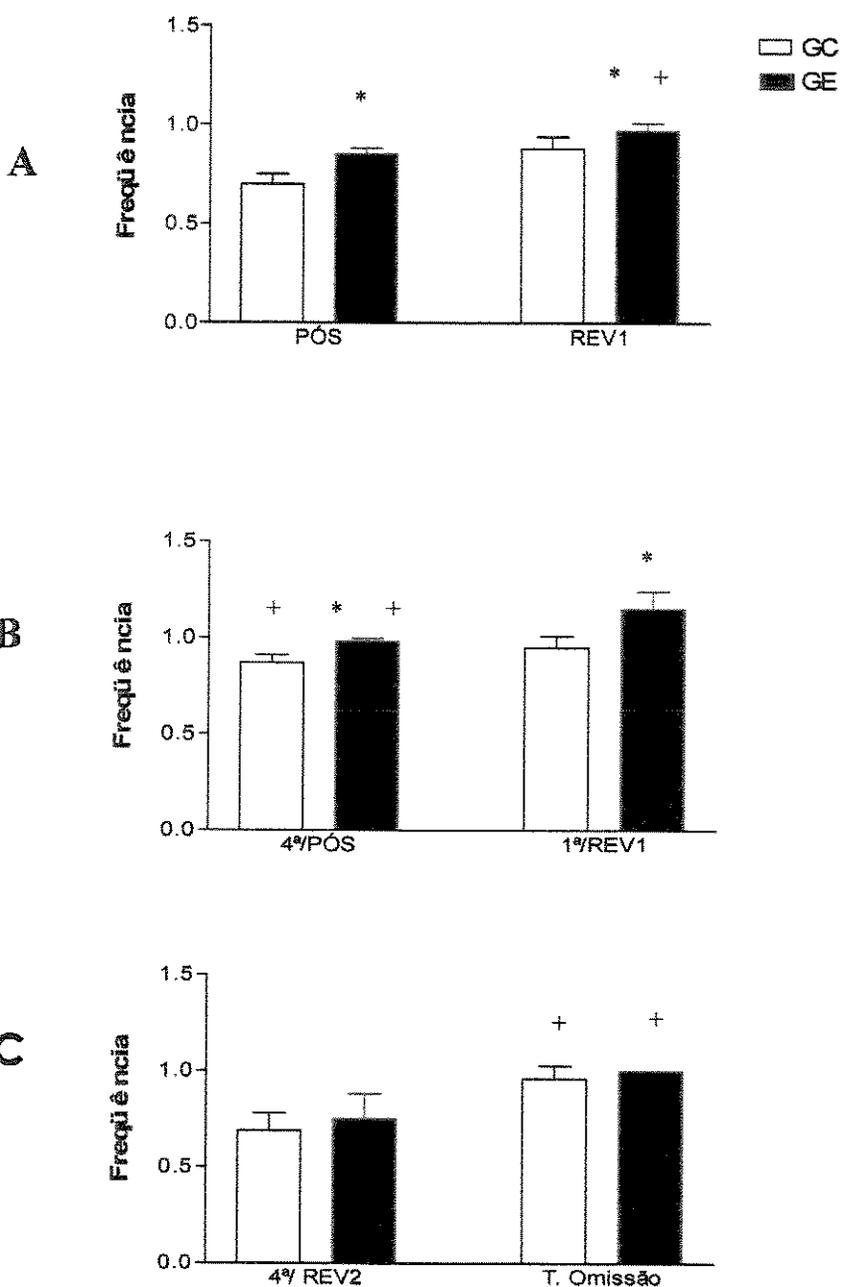


Fig. 06 - Frequência de comportamento exploratório apresentado pelo GC e GE durante as 4 sessões das condições Pós e Rev1 (A); frequência de comportamento exploratório apresentado pelo GC e GE durante a 4ª sessão Pós e 1ª sessão Rev1 (B); frequência de comportamento exploratório apresentado pelo GC e GE durante a 4ª sessão Rev2 e Teste de Omissão (C). * $p < 0,05$ para as comparações entre os grupos; + $p < 0,05$ para as comparações entre as condições.

Com relação ao teste de omissão de estímulos, foi realizado o mapeamento dos deslocamentos, analisada a ocorrência de comportamentos em cada uma das categorias, bem como o tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental. O mapeamento dos trajetos foi feito através da observação das fitas, onde foi anotado a localização e o deslocamento do animal ponto a ponto em cada quadrante da câmara experimental. A seqüência dos deslocamentos foi indicada pela direção das setas. As figuras 07, 08 e 09 ilustram os trajetos realizados pelos animais dos grupos controle e experimental durante o teste de omissão de estímulos. A linha vermelha representa o ponto de partida do animal logo que entra na câmara, assim como o quadrante inicial a que ele se dirigiu.

GRUPO CONTROLE - A

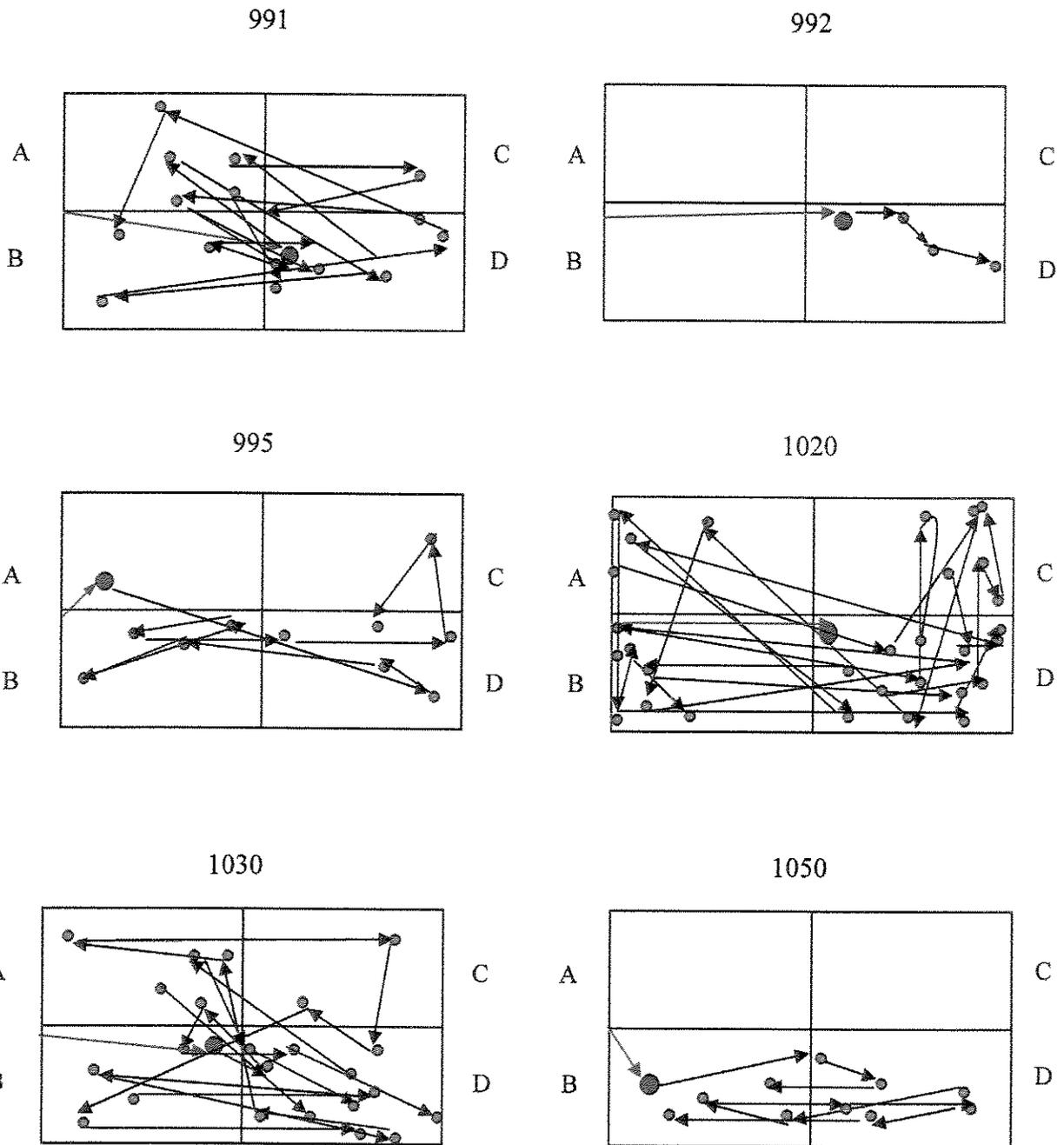


Fig. 07- Mapeamento dos trajetos realizados pelos animais do grupo controle durante o Teste de Omissão de estímulos. Os números acima dos retângulos correspondem aos números atribuídos aos animais. Os quadrantes definidos por linhas virtuais são indicados pelas letras. A linha vermelha indica o ponto de partida do animal, bem como o quadrante inicial a que ele se dirigiu. As setas indicam a orientação dos deslocamentos do animal na câmara experimental.

GRUPO CONTROLE - B

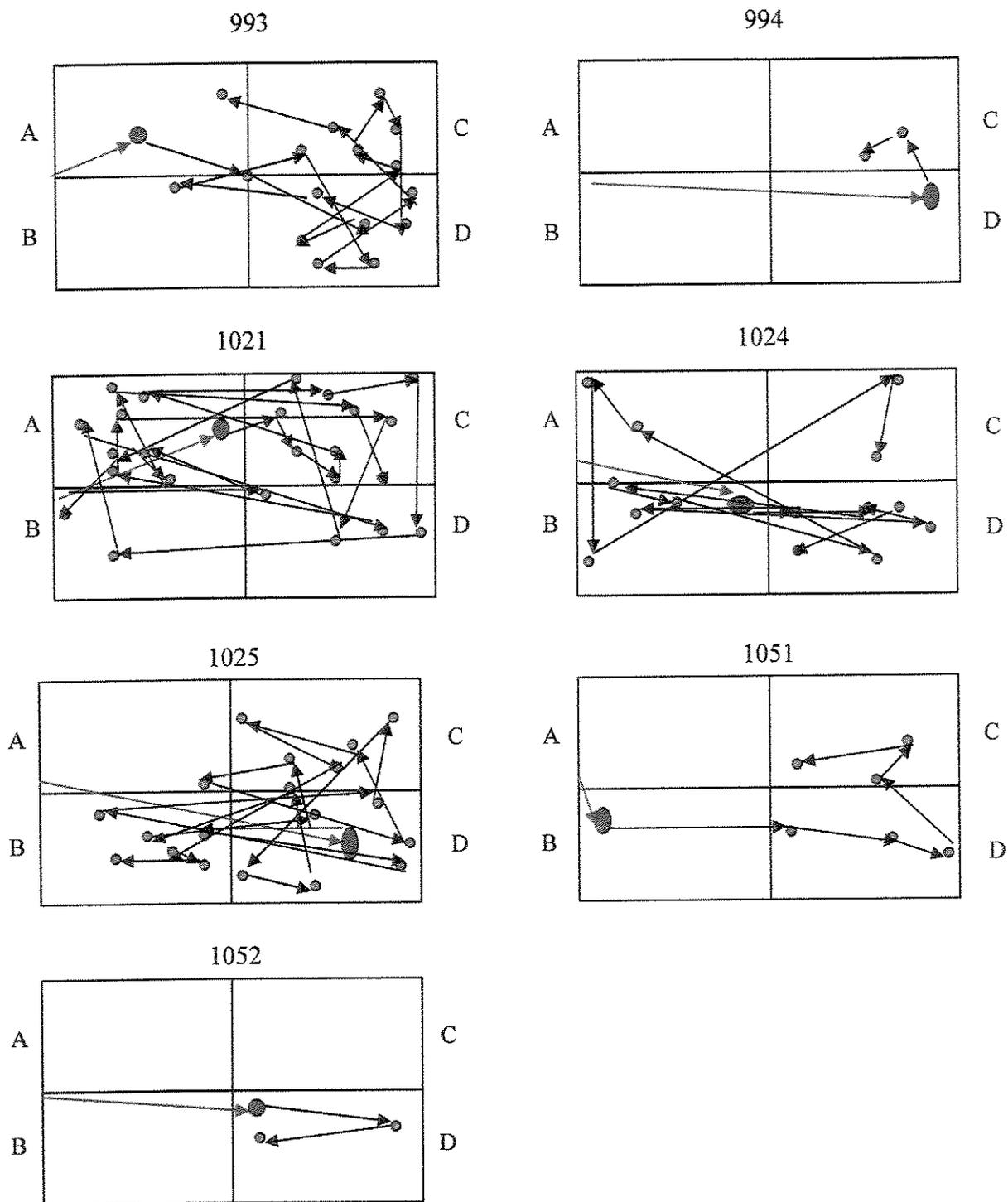


Fig. 08- Mapeamento dos trajetos realizados pelos animais do grupo controle durante o Teste de Omissão de estímulos. Os números acima dos retângulos correspondem aos números atribuídos aos animais. Os quadrantes definidos por linhas virtuais são indicados pelas letras. A linha vermelha indica o ponto de partida do animal, bem como o quadrante inicial a que ele se dirigiu. As setas indicam a orientação dos deslocamentos do animal na câmara experimental.

GRUPO EXPERIMENTAL

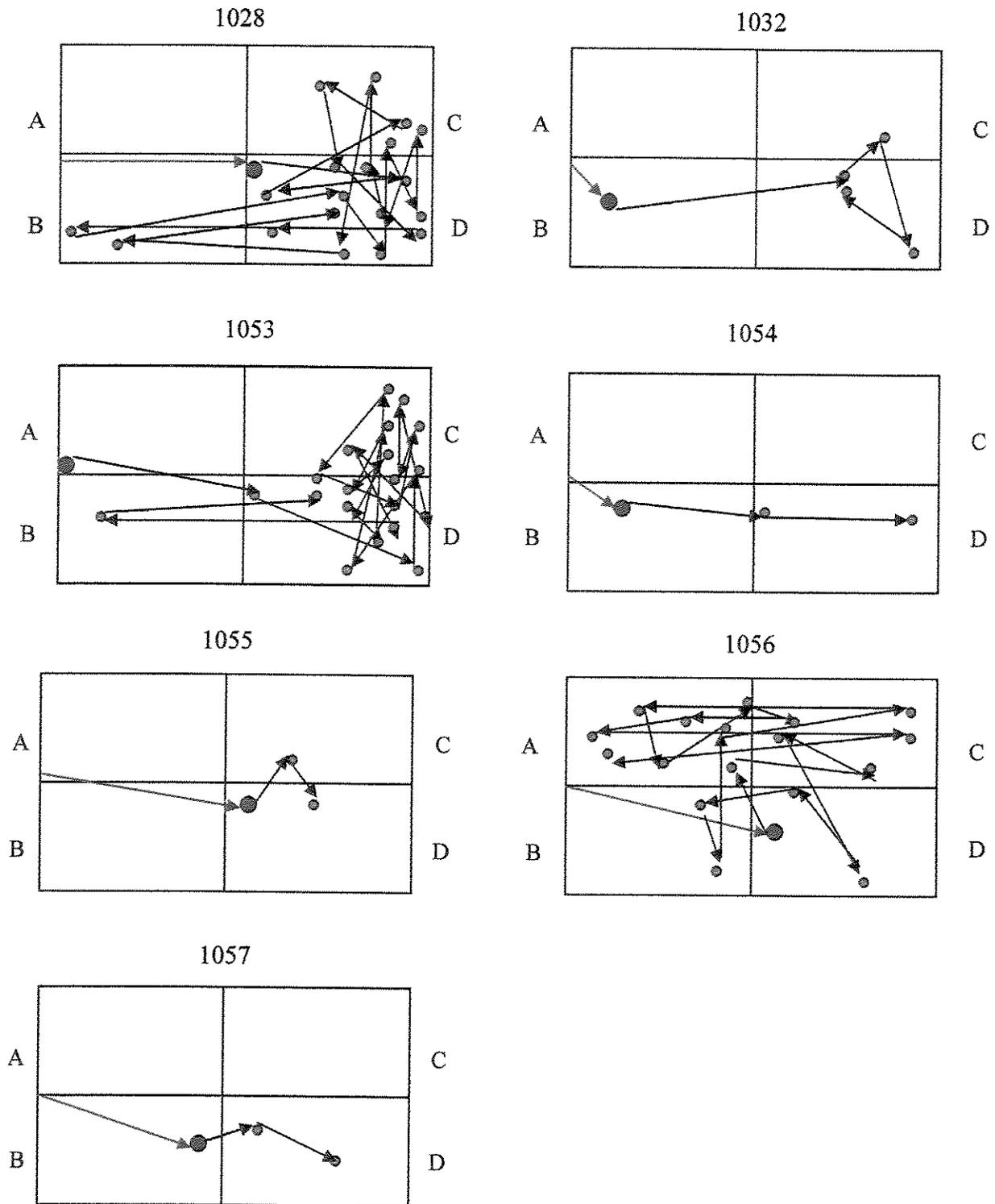


Fig. 09- Mapeamento dos trajetos realizados pelos animais do grupo experimental durante o Teste de Omissão de estímulos. Os números acima dos retângulos correspondem aos números atribuídos aos animais. Os quadrantes definidos por linhas virtuais são indicados pelas letras. A linha vermelha indica o ponto de partida do animal, bem como o quadrante inicial a que ele se dirigiu. As setas indicam a orientação dos deslocamentos do animal na câmara experimental.

A partir dos traçados dos deslocamentos com o mapeamento da locomoção foi possível analisar o padrão de orientação e o padrão de exploração de cada animal na câmara teste. Na figura 10-A verificamos a porcentagem de animais dos dois grupos que apresentaram os três padrões de orientação. Na figura 10-B são apresentadas as porcentagens de animais que exploraram 1, 2, 3 ou 4 quadrantes da câmara experimental. A análise do padrão de orientação (Fig. 10-A) mostrou que, 46,15% dos animais controles e 42,86% dos experimentais dirigiram-se diretamente ao quadrante correto (classificação I). Observou-se que 46,15% do grupo controle e 57,14% do grupo experimental dirigiram-se primeiramente a um quadrante inicial e posteriormente ao quadrante correto (classificação II). Por sua vez, o restante dos animais do grupo controle (7,69%) e nenhum animal experimental dirigiram-se diretamente a um quadrante incorreto (classificação III). Com relação à análise dos padrões de exploração (Fig 10-B), verificou-se que 15,38% dos animais do grupo controle e 0% dos animais experimentais exploraram apenas 1 quadrante. Dois quadrantes foram explorados por 15,38% dos animais controles e 42,86% dos animais experimentais. Por sua vez, também 15,38% dos animais controles exploraram 3 quadrantes, ao passo que, 42,86% dos animais do grupo experimental exploraram esse mesmo número de quadrantes. Todavia, a grande parte dos animais do grupo controle (53,85%) explorou todos os quadrantes da câmara experimental, seguidos de 14,28% dos animais do grupo experimental.

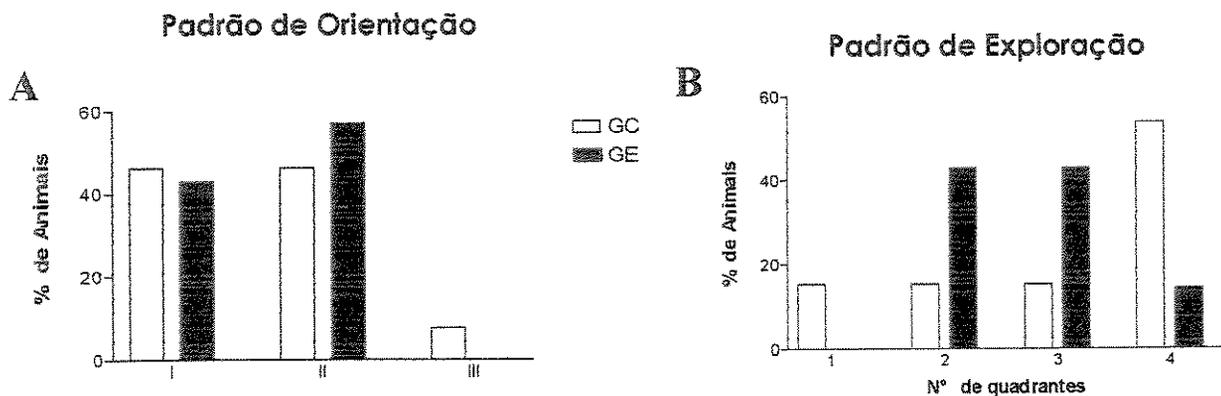


Fig. 10 - Porcentagem de animais dos grupos controle e experimental (GC e GE) que apresentaram as 3 classificações do padrão de orientação (A); porcentagem de animais que exploraram determinado número de quadrantes (B).

Com relação ao tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental (Fig. 11-A), constatou-se que não houve diferença significativa entre os grupos. Porém, o quadrante D, ou seja, o local onde se encontrava o comedouro correto nas condições Pré, Pós e Rev2, foi onde os animais de ambos os grupos despenderam maior tempo durante o teste de omissão. Evidenciou-se, portanto, uma diferença significativa no tempo gasto neste quadrante ($F_{1,3} = 18,11$; $p = 0$). As análises com múltiplas comparações indicaram que os animais de todos os grupos gastaram mais tempo no quadrante D do que nos demais quadrantes (A, B e C) ($p < 0,05$). No teste de omissão de estímulos não foram observadas diferenças significativas entre os grupos com relação à ocorrência dos diferentes comportamentos MOV, EXP, LOC e MAN (Fig. 11-B), porém o comportamento exploratório ocorreu com freqüência significativamente maior em relação aos demais comportamentos para os dois grupos.

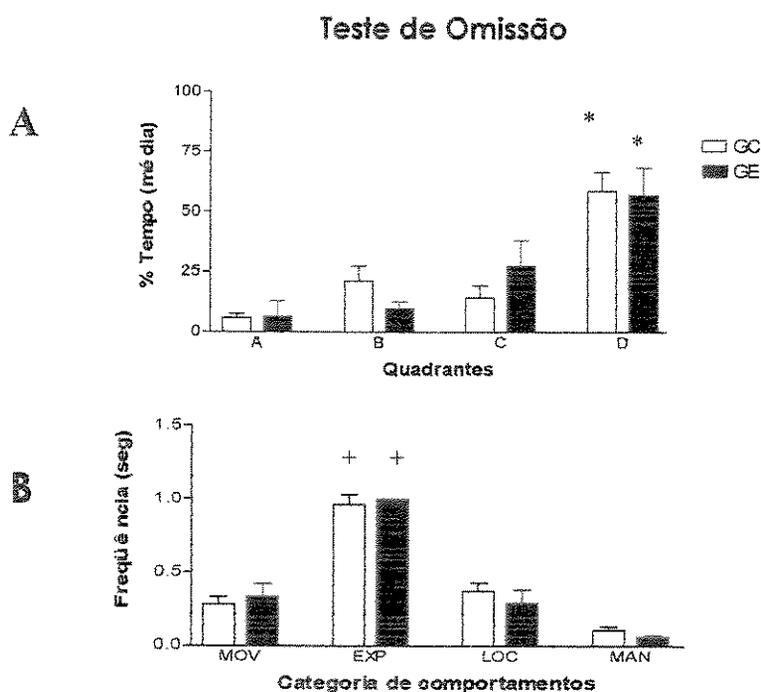


Fig. 11 – Média da porcentagem do tempo gasto pelo GC e GE nos 4 quadrantes da câmara experimental durante o teste de Omissão (A); freqüência dos comportamentos apresentados pelos grupos controle e experimental durante o Teste de Omissão (B). * $p < 0,05$ em comparação aos demais quadrantes; + $p < 0,05$ em comparação às demais categorias.

Na Figura 12 são apresentadas as fotomicrografias do complexo paleoestriatal obtidas do hemisfério que recebeu 3 μ l de IBO e do hemisfério que não foi lesado. Foram utilizadas as fotomicrografias com aumento de 100x e 400x. Em um primeiro momento analisamos os dados histológicos de um animal perfundido 24hs após a lesão do CP. O intuito principal da análise histológica nesse intervalo de 24 hs pós-lesão foi localizar a área que recebeu a infusão de IBO, bem como analisar as alterações celulares decorrentes do processo de lesão. A lesão localizou-se no INP, extendendo-se ventralmente a uma região restrita do PA. As fotomicrografias com maior aumento indicam uma alteração do neurópilo, com presença de neurônios em degeneração, com núcleos descentralizados, próximos ao local da lesão. É evidente, também, a presença de alterações indicativas de presença de células gliais e hemáceas. No hemisfério sem lesão podemos observar a organização das fibras de passagem, bem como a presença de neurônios íntegros.

Em um segundo momento analisamos os dados histológicos de um animal perfundido 16 dias após a lesão do CP (Fig. 13). Os dados obtidos permitiram analisar as alterações celulares que ainda estavam presentes, comparar tais alterações com as observadas no animal perfundido 24 hs após a lesão e verificar possíveis indícios de reorganização celular. Nas fotomicrografias do animal perfundido 16 dias após a lesão, não mais se observa a presença do aglomerado glia-hemáceas, porém é evidente uma menor quantidade de neurônios e a presença de células gliais no hemisfério lesado em comparação com o hemisfério não lesado. Nota-se também um aumento no número de vasos no hemisfério sem lesão, sugerindo um possível aumento da atividade metabólica dessa região no intuito de compensar o lado lesado.

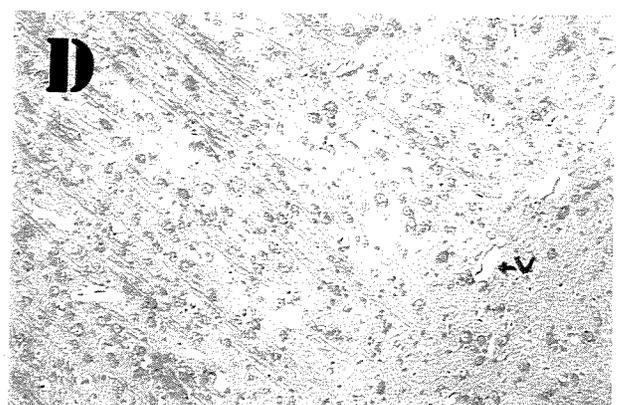
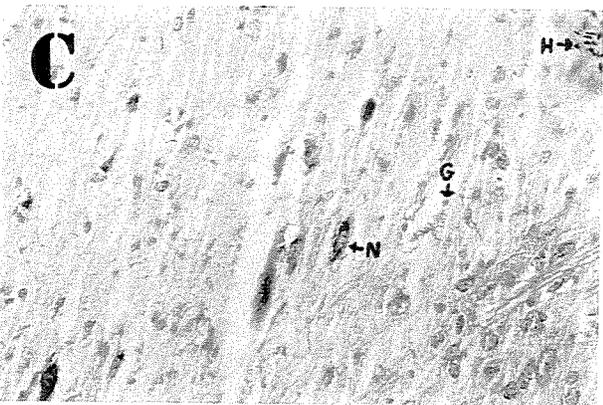
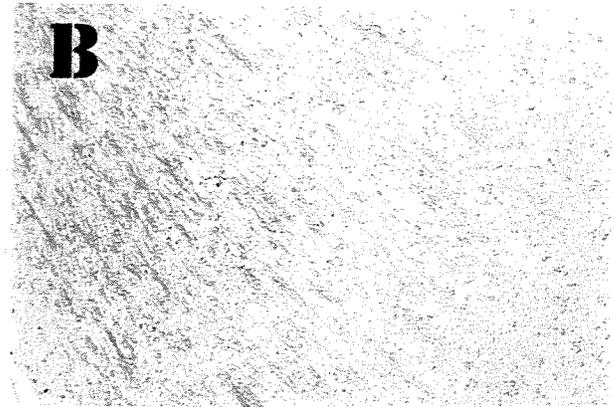


Fig. 12 – Fotomicrografias do Complexo Paleoestriatal obtidas do hemisfério que recebeu 3 μ l de Ácido Ibotênico (à esquerda) e do hemisfério não lesado (à direita). A perfusão foi realizada 24 hs após a lesão. O aumento utilizado foi de 100x (Fig. 12 A e 12 B) e 400x (Fig. 12 C e 12 D). Coloração Klüver-Barrera. N= neurônio em degeneração, G= glia, H= hemácea e V= vasos.

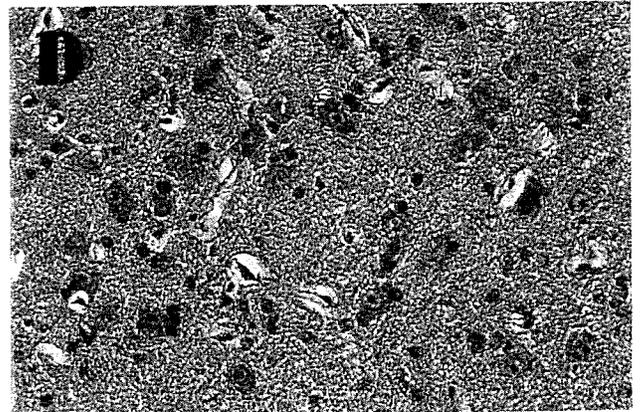
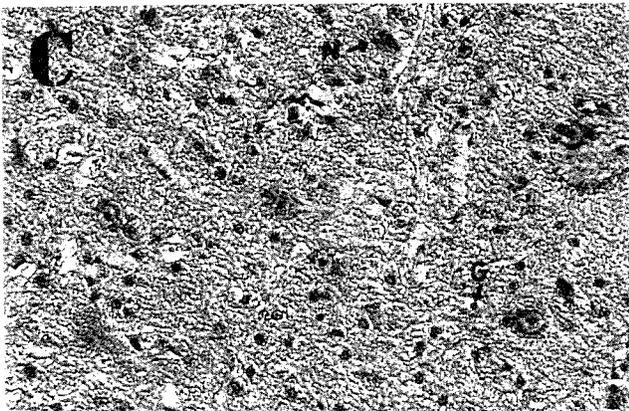
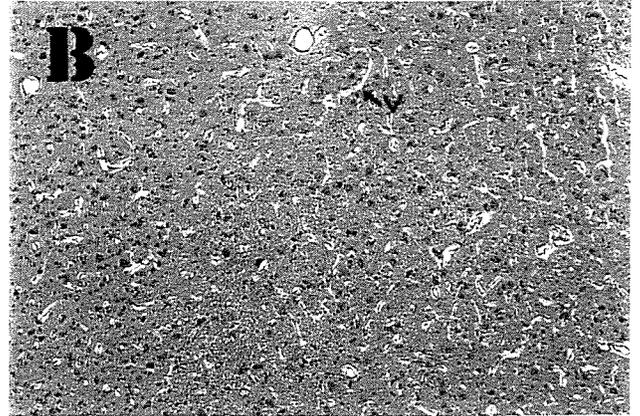
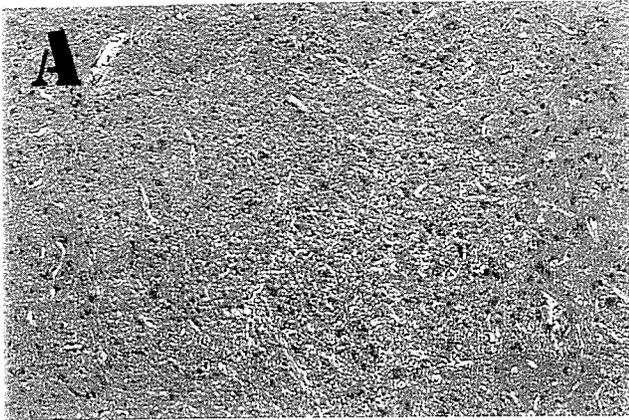


Fig. 13 – Fotomicrografias do Complexo Paleocriatal obtidas do hemisfério que recebeu 3µl de Ácido Ibotênico (à esquerda) e do hemisfério não lesado (à direita). A perfusão foi realizada 16 dias após a lesão. O aumento utilizado foi de 100x (Fig. 13 A e 13 B) e 400x (Fig. 13 C e 13 D). Coloração H.E. N= neurônio em degeneração, G= glia e V= vasos.

DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que tal como em mamíferos, os pombos identificam a ausência de estímulos e reagem a ela com aumento da exploração do ambiente experimental. Esses processos parecem ser independentes da integridade do complexo paleoestriatal na medida que foram observados tanto em pombos com lesão no CP, quanto nos controles.

Os resultados mostraram também que, nas situações de teste de omissão e nas fases de treinamento que o antecederam, os pombos experimentais e os controles apresentaram ocorrência das mesmas categorias comportamentais. Isto significa que a lesão não resultou em desaparecimento de categorias comportamentais. Contudo, observaram-se diferenças na freqüência de ocorrência das categorias comportamentais nas condições de treinamento, tanto relativas aos grupos quanto às sessões.

Com relação às condições de treinamento, a categoria de comportamentos exploratórios (EXP) foi a que apresentou maiores freqüências em todas as condições, sessões e grupos. Nela estão incluídas as reações relacionadas à orientação e à investigação de parte ou do ambiente como um todo, incluindo os comportamentos de estender o pescoço, rotações da cabeça, orientação em direção a e fixação de uma região do ambiente. Todos esses comportamentos são fundamentais para que o animal obtenha informações visuais, auditivas e olfativas do ambiente. A partir dessas informações é que será possível estabelecer relações funcionais entre os estímulos ambientais e seu comportamento.

Foram observadas diferenças significativas entre os grupos e entre as condições relativas à ocorrência de EXP. O grupo experimental apresentou maior emissão desse comportamento quando comparado ao grupo controle durante a condição Rev1.

Parece lógico afirmar, que assim como os animais controles, os animais experimentais apresentassem ocorrência do comportamento de exploração nas condições Pré-lesão e Reversão 1 relativamente elevada em relação às condições Pós-lesão e Rev2. Na condição Pré-lesão o animal é exposto pela primeira vez ao estímulo, ocorrendo então, um aumento da atividade exploratória frente a uma nova situação. Já nas condições Pós e Rev2, o esperado seria que houvesse uma diminuição da atividade exploratória, uma vez que com o decorrer das sessões os animais tendem a habituar ao estímulo que já havia sido previamente apresentado na condição Pré-lesão. Contudo, na condição Rev1, com a mudança da localização dos comedouros, ocorre a exibição do animal a um novo arranjo do contexto, o que conseqüentemente, resultaria em uma recuperação da resposta, ou seja, um aumento na freqüência da emissão do comportamento de exploração.

Assim, apesar de o grupo experimental já ter apresentado índices elevados de comportamento exploratório nas condições Pré e Pós-lesão, observou-se que na condição Rev1 novamente ocorreu aumento da exploração do ambiente por esses animais tal como ocorreu no grupo controle. Dessa forma, poderia se supor que o efeito da lesão no CP tivesse causado um prejuízo na integração das novas informações (alteração do local do comedouro na condição Rev1) com as informações arquivadas no sistema (local onde o comedouro permanecia nas demais condições), impedindo, dessa forma, a seleção e a utilização dessas informações e a geração de comandos e padrões motores. Assim, poderíamos verificar a importância do CP como um sistema envolvido na organização de processos comportamentais direcionados para a consecução de objetivos, função essa que permite considerar, analisar e discutir as relações entre CP e sistema límbico (GRAY, 1995). Contudo, como o aumento foi verificado também para os animais controles, não é possível afirmar precisamente sobre os efeitos da lesão do CP.

É importante salientar que na condição Rev2, o grupo experimental apresentou os mesmos índices de comportamento exploratório que o grupo controle. Diante de tal fato, podemos questionar o efeito transitório da lesão. Por

outro lado, um ponto importante a ser destacado refere-se ao fato da lesão não ter sido completa, ou seja, do CP não ter sido lesado por inteiro. Além do mais, como a lesão foi unilateral poderíamos sugerir que o hemisfério contralateral estivesse de alguma forma compensando as funções do hemisfério que recebeu a infusão de IBO. Deve-se também ressaltar, que sendo a condição Rev2 a última de todas as condições, o efeito dos treinos já havia permitido a consolidação e o armazenamento das informações a longo-prazo em diferentes áreas ou circuitos do SNC. Assim, a experiência adquirida e consolidada durante as condições de treino, teve um papel importante na redução da frequência do comportamento exploratório.

Segundo LeDoux (1987) e Gray (1995), para o animal reconhecer o ambiente temporal-espacial no qual algum objetivo é encontrado (por exemplo, alimento e água), ele necessita estabelecer uma série de comportamentos exploratórios e motores que permitam a obtenção do objetivo final. Somando-se a esta aprendizagem temporal-espacial, o animal deve também aprender sobre os efeitos comportamentais negativos, tais como a dor ou proximidade de um predador. Há evidências de que estes processos de aprendizagem temporal-espacial/reforçamento positivo ou negativo/objetivo são elaborados pelos neurônios da amígdala (LE DOUX, 1987; ROLLS, 1990 *apud* GRAY, 1995).

Desde que esta associação tenha sido formada, freqüentemente por uma única tentativa, o animal pode realizar os comportamentos necessários para que possa aumentar a proximidade no espaço e no tempo para alcançar o objetivo final, caso tenha tido um reforçamento positivo, ou evitá-lo, se o reforçamento for negativo. Em mamíferos, as informações em relação a esses processos devem ser transmitidas da amígdala, onde é inicialmente estabelecida, para os sistemas motores dos núcleos da base (projeção amígdala-estriado ventral ou *nucleus accumbens*). Supõe-se que o *nucleus accumbens* use as informações para estabelecer e gerar as seqüências motoras requeridas para obter os objetivos específicos, mas o conteúdo sensoriomotor de cada seqüência está contida no sistema estriatal dorsal, o qual estabelece conexões entre o caudado-putâmen e o córtex motor e sensorial e núcleos ventral anterior e lateral do tálamo (LeDOUX,

1987; GRAY, 1991; GRAY, 1995; ROLLS & WILLIAM, 1987). Informações sobre o estado atual do ambiente do animal seriam primeiro analisadas nos sistemas sensoriais do neocórtex e então enviadas via lobo temporal, mas especificamente via córtex entorrinal, à formação hipocampal (*subiculum* e hipocampo), onde ocorre uma série de comparações com outras informações já processadas e derivadas do circuito de Papez. As informações processadas na formação hipocampal seriam então enviadas ao *nucleus accumbens*. É importante ressaltar que o *nucleus accumbens* se caracterizaria como um sistema de interrelação entre o sistema límbico e sistema motor. Isto ocorre devido às suas conexões eferentes com a substância negra (Sn), que se projeta ao striatum ou núcleo caudado-putâmen (CP) e este estabelece conexões com o pálido dorsal (PD). Assim, as informações provindas do *nucleus accumbens* chegariam via Sn-CP-PD ao tálamo e deste ao córtex sensoriomotor. Então, lesões no PD ou em estruturas com os quais o mesmo estabelece conexões (por ex. núcleo caudado-putâmen ou *striatum*) interromperiam o circuito inibitório, dado que a eferência PD-tálamo constitui uma via gabaérgica, com projeções ao córtex sensoriomotor (GRAY, 1995). Estudos similares em aves ainda devem ser realizados.

Considerando-se que o papel fundamental que os NB, para os mamíferos e o CP, para as aves, têm na organização da motricidade, uma categoria especialmente importante nessa discussão seria a locomoção. Nessa categoria comportamental estão incluídos os comportamentos relacionados com o deslocamento do corpo no espaço. Os comportamentos dessa categoria mais observados durante as condições de treinamento foram: andar, circular, subir, descer e virar-se

É interessante notar que as análises dessa categoria comportamental indicaram que o grupo experimental apresentou menor quantidade desse comportamento quando comparado ao grupo controle na condição Pós e Rev1e quando comparado a ele próprio com relação à condição Pré-lesão. Esses dados podem ser interpretados como indicativos de interferência da lesão na organização motora. Contudo, devemos ressaltar que a diminuição do

comportamento de locomoção com o passar das sessões e das condições, deve-se também ao fato de os animais encontrarem os comedouros com maior facilidade, indo muitas vezes direto ao alvo. O motivo, entretanto, de o comportamento exploratório manter-se alto, mesmo após a diminuição do comportamento LOC, deve-se ao fato de que alguns animais, mesmo após bicarem no comedouro correto, continuavam a explorar o ambiente sem se locomover (estender o pescoço, bicar o chão, fixar).

Considerando-se que parte do estriado, em mamíferos, seja uma estrutura semelhante ao INP, em aves, poder-se-ia supor que a lesão no INP interromperia um circuito inibitório homólogo ao descrito em mamíferos. Isso poderia levar a uma desinibição do comportamento motor, o que acarretaria um aumento da atividade locomotora, e conseqüentemente, um aumento na emissão do comportamento de locomoção.

Esses dados, provavelmente, sugerem que diante da introdução de um novo estímulo, evidenciado pela presença do comedouro, os animais tendem a explorar e, conseqüentemente, se locomover com maior freqüência pela câmara experimental. Com o passar das sessões e nas demais condições, os animais agora já habituados com os comedouros, passam então, a ter uma distribuição mais homogênea do comportamento LOC.

Como os resultados obtidos (diminuição do comportamento de locomoção pelo grupo experimental) referem-se às condições Pós e Rev1, ficou então evidenciado, que a lesão no CP não foi suficiente para provocar as alterações decorrentes da desinibição do comportamento motor, uma vez que houve uma diminuição gradual do comportamento de locomoção com o decorrer das sessões e das condições.

Na categoria comportamental MOV, estão incluídos deslocamentos discretos e independentes de partes do corpo em relação ao próprio corpo, ou de todo o corpo, sem que o animal se desloque no espaço. Dentre os comportamentos pertencentes a esta categoria, os que apresentaram-se com maior freqüência durante o decorrer das condições, foram os seguintes: abduzir

e aduzir asa, abrir o bico, fechar o bico, sacudir a cabeça, sacudir a cauda, apoiar-se numa perna, eriçar penas e encolher pescoço.

A categoria de comportamentos MOV ocorreu com uma diferença significativa entre os grupos e entre as condições. Ao contrário do grupo controle, o grupo experimental apresentou uma frequência menos elevada de comportamentos MOV. Com o decorrer das sessões e das condições, o grupo controle também apresentou uma ligeira diminuição dessa categoria comportamental, porém não foram evidenciadas diferenças estatísticas entre as condições. Já no grupo experimental a análise estatística acusou diferenças entre as condições Pré, Pós e Rev2.

Foi observado que os animais com lesão química unilateral no CP apresentaram alterações comportamentais relacionadas com o equilíbrio e a postura, de caráter transitório. No primeiro dia após a lesão neuroquímica foram observadas alterações posturais, tais como encolhimento corporal, base alargada e alterações de equilíbrio. Dessa forma, alguns comportamentos pertencentes à categoria comportamental MOV, como por exemplo abdução e adução da asa e encolhimento do pescoço, tornaram-se mais evidentes, uma vez que tais comportamentos auxiliam na manutenção do equilíbrio. Porém, alguns outros comportamentos presentes na condição Pré-lesão, como por exemplo, bater asas, apoiar-se numa perna, sacudir a cauda e sacudir a cabeça, tenderam a diminuir de frequência, uma vez que esses comportamentos prejudicavam a manutenção da postura e do equilíbrio do animal. Vale ressaltar, entretanto, que por volta do 7º dia após a lesão, tais alterações já estavam praticamente ausentes, de forma que os padrões posturais e de equilíbrio foram semelhantes aos dos animais controles.

Contudo, verificou-se que mesmo após 11 dias de lesão, já na condição Rev2, os animais experimentais continuavam a apresentar uma diminuição na ocorrência de comportamentos MOV. Uma possível explicação seria o fato de que no decorrer das sessões os animais despendiam menor tempo para encontrar o comedouro correto, assim os comportamentos pertencentes à categoria MOV, passavam a ser emitidos com uma frequência bem menor, ao

passo que outros comportamentos, como por exemplo, comer e limpar-se, pertencentes à categoria MAN, eram exibidos com uma freqüência mais elevada.

Com relação à categoria comportamental Manutenção-MAN (limpar-se, coçar, defecar e comer) foram evidenciadas diferenças significativas com relação às condições e às sessões. Tanto o grupo controle, como o grupo experimental apresentaram maiores freqüências de comportamentos pertencentes à categoria MAN nas duas primeiras sessões das condições Pré e Rev1. Os dados obtidos reforçam os argumentos propostos para os comportamentos de manutenção observados durante o Teste de Omissão, ou seja, as condições Pré e Rev1, assim como o Teste de Omissão, também eram situações novas. Na condição Pré-lesão, o animal era exposto pela primeira vez ao estímulo e na condição Rev1, ocorria uma alteração do local onde o estímulo havia sido apresentado. Dessa forma, fica mais uma vez evidenciado, que tais comportamentos tendem a surgir com uma maior freqüência, em situações problemáticas, ou seja, em situações que gerem conflito para o animal.

Sumariamente, os resultados obtidos com base na análise dos comportamentos de acordo com as condições e grupos, permitiram analisar a prevalência do comportamento exploratório sobre as demais categorias comportamentais. Por outro lado, as características dos dados e da lesão utilizada não permitiram uma interpretação conclusiva. Contudo, a grande importância dos presentes resultados pode ser verificada na análise comportamental realizada durante o teste de omissão de estímulos. Nessa situação, além das informações obtidas com os dados, destaca-se o fato de ser um teste inédito realizado com pombos.

O teste de omissão de estímulos foi realizado após um longo treinamento em situação de escolha alimentar. Nesse teste, os animais tiveram acesso à câmara experimental, mas nela não encontravam mais os comedouros. Nessa situação a análise do comportamento considerou três parâmetros: a orientação do animal logo que entra na câmara experimental, o padrão de exploração na câmara e o tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental. Os dois

primeiros parâmetros foram derivados dos mapeamentos dos deslocamentos de cada animal na câmara experimental.

Com relação ao padrão de orientação, foi possível classificá-lo em três formas: (a) Padrão de Orientação I: quando ao entrar na câmara experimental, o animal dirige-se diretamente ao quadrante correto; (b) Padrão de Orientação II: quando ao entrar na câmara experimental, o animal dirige-se a um quadrante inicial e posteriormente ao quadrante correto, e (c) Padrão de Orientação III: quando o animal se dirige a um quadrante inicial e seguir a um quadrante incorreto. Assim, o fato de que os padrões de orientação I e II foram os mais freqüentes indicaria que a memória a respeito do local onde o comedouro correto ficava durante o treino foi consolidada, armazenada e recuperada. Isso garantiu que a maioria dos animais se dirigisse diretamente ao quadrante correto ou a um quadrante inicial e posteriormente ao quadrante correto.

A análise do padrão de exploração permitiu verificar que a maioria dos animais do grupo controle (53,85%), explorou os quatro quadrantes da câmara experimental. Porém, o mais interessante é que os animais que exploraram 1 ou 2 quadrantes da câmara experimental, se restringiram a explorar apenas os quadrantes D e B, ou seja, os quadrantes onde se encontravam os comedouros corretos nas condições Pré e Rev1, respectivamente.

A análise do padrão de exploração mais amplo, ou seja, do padrão de exploração geral (exploração de 3 ou 4 quadrantes), nos permite concluir que os animais que não receberam infusões de IBO no CP, quando colocados diante de um novo contexto (ausência dos comedouros), conseguem detectar o "problema" e tentam solucioná-lo através da exploração, não só dos quadrantes onde os comedouros ficavam anteriormente, mas também dos outros quadrantes. Dessa forma, essa característica de exploração mais geral apresentada pelos animais controles, demonstra que eles não se limitaram a explorar apenas os quadrantes considerados corretos. Pode-se dizer que, diante dessa situação de conflito, os animais buscaram outras alternativas, outras opções de busca que permitissem o alcance do objetivo (encontrar o comedouro).

Por sua vez, a maioria dos animais experimentais (57,14%) também apresentou um padrão de exploração mais geral. Contudo, quando comparamos o grupo controle ao grupo experimental, verificamos que esse último foi o que menos explorou 3 ou 4 quadrantes. Dos sete animais experimentais, três deles (42,86%) apresentaram um padrão de exploração restrito. O padrão de exploração restrito é definido como a exploração de apenas 1 ou 2 quadrantes. Os animais que se enquadram nesse padrão, provavelmente, aprenderam durante os treinos o local onde ficava o comedouro correto. Porém, no teste de omissão de estímulos, frente à ausência dos comedouros, tais animais se restringiram a explorar somente nos locais onde o comedouro correto se encontrava anteriormente. Observou-se que esses animais repetiam o mesmo trajeto que aprenderam durante o treino para chegar até os comedouros e mesmo não os encontrando, continuavam a explorar o mesmo quadrante.

A insistência pela exploração restrita aos mesmos quadrantes demonstra que esses animais, diante das alterações ambientais decorrentes da retirada dos comedouros, tiveram dificuldades em elaborar e executar novos programas motores que fossem diferentes daqueles utilizados durante as condições de treinamento. Dessa forma, mesmo frente à discrepância entre as informações ambientais obtidas anteriormente e a representação espacial atual, continuou a prevalecer a seqüência de passos motores que eram necessários para o alcance do objetivo antes das modificações no ambiente. Esses dados poderiam ser interpretados como indicativos de que a lesão do CP prejudicaria a integração e o funcionamento do SLNB. Apesar dos animais reconhecerem o objetivo (função realizada pelo Sistema Límbico), a consecução do mesmo, ou seja, o estabelecimento e a execução de programas motores para o alcance do objetivo (função realizada pelos NB ou CP) estaria comprometida.

Fica claro, então, que a lesão no CP não afetou a memória relativa aos estímulos da câmara experimental, uma vez que a mesma já havia sido consolidada antes da lesão. Porém, apesar de reconhecerem o local correto, a maioria dos animais experimentais, diante da ausência dos comedouros, não

foram capazes de gerar novas estratégias ou novas seqüências de padrões motores que permitissem a busca pelos outros locais da câmara experimental. O desempenho resultante foi de exploração restrita. Esses dados estão diretamente relacionados com o tempo gasto nos quadrantes da câmara experimental.

A análise do tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental, revelou que embora não houvesse diferença estatística entre os grupos, o fato de o quadrante D ter sido o local onde todos os animais despenderam mais tempo durante o teste é bastante interessante. O quadrante D correspondia ao local onde se encontrava o comedouro correto nas condições Pré, Pós e Rev2. Dessa forma, concluiu-se que as várias sessões realizadas durante os treinos já haviam exercido um papel fundamental para a consolidação da memória referente à escolha do quadrante correto. Desse modo, era perfeitamente lógico a preferência dos animais pelo local que continha o comedouro com o alimento.

Apesar da análise estatística não ter acusado diferença entre os grupos, verificou-se que os animais controles despenderam menos tempo no quadrante C do que os animais experimentais. Neste quadrante ficava o comedouro incorreto nas condições Pré, Pós e Rev2, portanto, era considerado um quadrante "sem muita importância", não ocorrendo então, para os animais do grupo controle, a associação aprendizagem espacial/reforçamento positivo.

Em contrapartida, o grupo controle gastou mais tempo no quadrante B quando comparado ao grupo experimental. O quadrante B correspondia ao local onde se encontrava o comedouro correto na condição Rev1. Dessa forma, os resultados apresentados pelo grupo controle corresponderiam ao esperado. O fato de o grupo controle explorar por mais tempo o quadrante B do que o grupo experimental, demonstraria que esses animais foram capazes de comparar as informações arquivadas no sistema (presença do comedouro correto no quadrante B durante a condição Rev1) com as informações atuais do ambiente (ausência dos comedouros durante o teste de omissão).

Entretanto, apesar de não ter sido o quadrante mais explorado, o grupo experimental gastou 27,33% do tempo no quadrante C. Tal resultado demonstraria que, apesar de haver ocorrido o estabelecimento da

aprendizagem da localização espacial do reforçamento positivo, a lesão unilateral do CP pode ter interferido no conteúdo sensoriomotor ou na geração de seqüências de padrões motores necessários para a execução dos objetivos, processos que são realizados pelo *núcleo accumbens* e sistema estriatal em mamíferos (GRAY *et al*, 1991).

Com relação aos comportamentos, no teste de omissão de estímulos, não foram observadas diferenças estatisticamente significativas para nenhum dos comportamentos analisados. Apesar da diferença não ter sido significativa, pode-se tecer algumas considerações sobre esses comportamentos.

A categoria comportamental Manutenção (MAN), engloba os comportamentos relacionados com os cuidados com o corpo e reações vegetativas. Os comportamentos pertencentes a esta categoria que se apresentaram com maior freqüência durante o decorrer do treinamento foram: limpar - se, coçar e defecar. Esses comportamentos poderiam ser considerados comportamentos deslocados, que tendem a surgir quando o animal é exposto a situações novas e que de certa forma acabam gerando um conflito. A novidade aqui é representada pela omissão dos comedouros e o fato de não encontrá-los nos locais onde anteriormente os mesmos estavam presentes, acaba criando uma situação problemática para o animal. Contudo, como o grupo experimental apresentou uma discreta diminuição da freqüência dessa categoria comportamental quando comparado ao grupo controle, há indicação de que esse resultado poderia estar relacionado com diferenças comportamentais geradas pela lesão. Para a categoria comportamental Locomoção (LOC), foi verificado uma maior ocorrência desse comportamento no grupo controle do que no grupo experimental. Tal fato vai ao encontro dos dados obtidos na análise do padrão de exploração, onde foi constatado que o grupo controle explorou e, portanto, se locomoveu por um número maior de quadrantes do que o grupo experimental. Vale ressaltar, que no Teste de Omissão, surgiram comportamentos que até então, não haviam sido emitidos pelos animais de ambos os grupos durante as condições de treinamento. Na

categoria LOC podemos citar o comportamento de esvoaçar e na categoria MOV, o comportamento de bater asas.

Os dados obtidos durante o teste de omissão, também indicaram que todos os animais tiveram um aumento da atividade exploratória frente à novidade (omissão do estímulo).

Dessa forma as informações obtidas no presente estudo vão ao encontro com os argumentos de Xavier (1991), onde se propôs que, para detectar a ausência do estímulo os animais deveriam ter sido capazes de mapear e responder ao local onde este estímulo foi apresentado. Está implícito nesta interpretação que os animais possuem algum tipo de representação neural, tanto para o estímulo quanto para o local onde o estímulo foi apresentado. Esta teria sido obtida durante a atividade exploratória exibida nos testes onde o estímulo foi apresentado e durante o qual o processo de habituação já estava em curso. Esses dados dão ênfase à proposta descrita por Gray (1982), relativa aos mamíferos, sobre a existência de um sistema gerador de previsões de estímulos e conseqüentemente de respostas (Sistema Límbico – Núcleos da Base).

De certa forma, os animais poderiam estar transmitindo as informações sensoriais atuais (alteração do contexto devido à omissão do estímulo) a este sistema gerador, o qual também deveria ter acesso à informação sobre os eventos ambientais passados. A integração e a análise dessas informações, permitiria então, que os animais selecionassem e gerassem comandos e padrões motores.

Desse modo, poderíamos esperar que os animais experimentais exibissem menos atividade exploratória e despendessem menos tempo no quadrante onde o estímulo havia estado presente antes da sua omissão. Partindo desse pressuposto, os animais que receberam infusões de Ácido ibotênico (IBO) no CP não poderiam estar gerando previsões com base nas informações armazenadas e nas informações atuais e, conseqüentemente, não poderiam estabelecer planos ou programas motores, o que denotaria a esses animais uma incapacidade de mapear e responder ao local onde o estímulo havia sido anteriormente apresentado. Porém, os resultados obtidos colocam em questão

os efeitos dos treinos e da lesão com relação à ausência de prejuízo da memória referente à escolha alimentar correta nos animais experimentais.

Com relação aos treinos, vale lembrar que cada uma das condições era composta por quatro sessões, de forma que os animais foram extensivamente testados. Desse modo, a informação adquirida foi consolidada antes mesmo da lesão com o IBO. A consolidação da memória ocorre num período de minutos a horas e os processos bioquímicos e celulares, os quais envolvem uma cascata molecular que corresponde a estágios dissociáveis, e formas, possivelmente, de memória, começam com uma fase lábil de curto prazo, a qual se resistir, pode ser transformada em uma forma mais estável a longo prazo. A memória a curto prazo envolve sinapses transitórias e eventos associados à membrana, incluindo a comunicação retrógrada e anterógrada através da fenda sináptica. Ao longo desse processo começam a ocorrer alterações duradouras que vão provavelmente exigir a modulação da eficácia da circuitaria neural. O fortalecimento de sinapses pré existentes, ou formação de novos contatos requerem a ativação de genes (c-fos e c-jun) e a síntese de proteínas. Estas alterações morfológicas e bioquímicas são acompanhadas por alterações significantes no estado fisiológico dos neurônios e vão garantir a transição da memória a curto prazo para a memória a longo prazo (ROSE & STEWART, 1999).

Não houve, portanto, um prejuízo na comparação entre as informações atuais e as informações que estavam armazenadas no sistema, justamente porque essas informações puderam ser adquiridas, consolidadas e armazenadas no sistema nervoso.

Em resumo, o conjunto de dados indicou que apesar de terem ocorrido alterações comportamentais nos animais com lesão unilateral do CP, tais efeitos tiveram um caráter transitório sobre organização do comportamento.

Dessa forma, colocamos em questão o fato da concentração ou o volume de IBO terem sido insuficientes para provocar alterações comportamentais por um período de tempo mais prolongado. Uma outra hipótese refere-se ao fato de que a infusão local de IBO resulte em áreas mais restritas de degeneração

(KÖHLER & SCHWARCS, 1983 *apud* TOYODA, 1996) causando efeitos tóxicos de menor gravidade (BALLEINE & KILCROSS, 1994).

Por outro lado, devemos também nos atentar quanto ao local da lesão. A injeção de IBO, por sua vez, foi aplicada no *Nucleus Interpeduncularis* (INP), estrutura análoga a parte do *striatum* ou núcleo caudado putâmen em mamíferos e pertencente ao CP. Como já foi descrito anteriormente (GRAY, 1995), lesões no INP interromperiam o circuito inibitório eferente INP-PP-tálamo, promovendo, então, uma desinibição do comportamento motor.

Os resultados demonstraram que os animais com lesão química unilateral no CP apresentaram alterações comportamentais relacionadas com o equilíbrio e a postura, de caráter transitório. No primeiro dia após a lesão neuroquímica foram observadas alterações posturais, tais como encolhimento corporal, base alargada e alterações do equilíbrio. Cerca de 7 dias após a lesão, os sinais observados já não eram mais tão evidentes.

De acordo com a análise histológica, como o complexo paleoestriatal é bastante grande, poderia se supor, que o volume injetado num único ponto não tenha sido suficiente para produzir distúrbios na organização comportamental e nos processos de aprendizagem e de memória envolvidas na situação experimental utilizada.

Apesar do CP ter sofrido alterações degenerativas pela neurotoxina, as mesmas não foram suficientes para interromper o padrão comportamental no decorrer do tempo. O IBO tem a capacidade de interagir com o receptor pós sináptico para o glutamato, despolarizando por um período prolongado todos os neurônios que apresentem estes receptores, resultando em um desequilíbrio iônico decorrente de um influxo de cálcio e sódio na célula e um aumento extracelular de potássio, conseqüentemente levando à morte celular (KÖHLER & SCHWARCZ, 1983) .

Com base nesses dados, poderia-se sugerir que o sistema glutamatérgico de transmissão neuroquímica no complexo paleoestriatal não teria funções essenciais na organização motora, mas possivelmente atuaria como um sistema

modulatório de outros sistemas descritos como fundamentais, tais como o dopaminérgico, colinérgico, gabaérgico e serotoninérgico (KANDELL *et al.*, 2000).

Desse modo as injeções de IBO no CP unilateral dos animais provocariam alterações comportamentais a curto prazo, de maneira que com o decorrer dos treinos, o desempenho motor bem como a aprendizagem de escolha alimentar, voltariam a ser semelhantes ao dos animais que não sofreram lesão neuroquímica. No entanto, o efeito dos treinos teve um papel fundamental, uma vez que os mesmos eram compostos de várias sessões, as quais sem dúvida alguma, foram essenciais para o processo de aquisição e, principalmente, para a consolidação da memória para a aprendizagem de escolha alimentar.

Como já dito anteriormente, deve-se também levar em consideração que o hemisfério contralateral ao hemisfério lesado poderia estar gerando mecanismos compensatórios que viessem reduzir as alterações e/ou prejuízos relacionados com a organização dos comportamentos.

Em conjunto, os dados do presente estudo são interessantes por mostrarem que, frente à omissão dos estímulos, todos os animais reagiram à novidade, aumentando a atividade exploratória.

No teste de omissão de estímulos, os animais foram colocados frente a uma nova situação, porém o objetivo pelo qual buscavam já não mais "existia" (ausência dos comedouros). Apesar de poderem analisar e comparar as informações anteriormente adquiridas com as informações atuais, os animais não conseguiam encontrar os comedouros. Daí o fato de tanto os animais do grupo controle, como do grupo experimental, apresentarem altos índices de comportamentos exploratórios no teste de omissão. Por outro lado, na condição Rev1, quando os animais foram expostos a um novo arranjo do contexto, apenas o grupo experimental apresentou uma maior emissão do comportamento de exploração. Na condição Rev1 os comedouros ainda estavam presentes, de forma que os animais do grupo controle puderam comparar as informações que lhes eram apresentadas com as informações armazenadas, não precisando explorar tanto o ambiente como os animais do grupo experimental.

Os resultados obtidos durante as condições de treinamento, mais especificamente durante a condição Rev1, permitiram concluir que o complexo paleoestriatal (CP) possui um papel importante, juntamente com o sistema límbico, na integração de informações atuais e informações arquivadas que contribuam para a organização de processos comportamentais direcionados para a consecução de objetivos. Por outro lado, como verificado no teste de omissão de estímulos, a lesão do CP não prejudicou a memória para o local onde o estímulo havia sido apresentado, como demonstrado na análise do tempo gasto em cada quadrante da câmara experimental.

Assim, os resultados obtidos durante as condições de treinamento e teste de omissão suscitam discussões sobre o papel do CP na integração de informações para a organização de processos comportamentais direcionados para a consecução de objetivos. Dessa forma, contribuem para a análise comparativa de processamento neural em mamíferos e aves.

BIBLIOGRAFIA

- ALBIN, R. L., YOUNG, A. B., PENNEY, J. B. The functional anatomy of basal ganglia origin. **Trends Neuroscience**, v. 12, pp. 366-375, 1989.
- ALEXANDER, G.E. & CRUTCHER, M. D. Functional architecture of basal ganglia circuits: neural substrates of parallel processing. **Trends Neuroscience**, v. 13, pp. 266-271, 1990.
- ANDREWS, J. S., GRÜTZNER, M., STEPHENS, D. N. The effects of ibotenic acid lesions of the basal forebrain on visual discrimination performance in rats. **Brain Research Bulletin**., v. 34 (4), pp. 407 – 412, 1994.
- BALLEINE, B. & KILCROSS, S. Effects of ibotenic acid lesions of the nucleus accumbens on instrumental action. **Behavioral Brain Research**., v. 65, pp. 181- 193, 1994.
- BIRKE, L. I. A. & ARCHER, J. Some issues and problems in the study of animal exploration. In: **Exploration in animals and humans**, BIRKE, L. I. A. & ARCHER, J. University Press, Cambridge, 279 p., 1983.
- BURES, J. How declarative can be a rat's memory? Proc. IV Europ. Conf.: **Neural Mechanisms of Learning and Memory**, SARA, S. J., DUDAI, Y., Acquafreda di Maratea, p. 5, 1998.
- CAMPOS, A. & SAITO, M. I. P. Aprendizagem e memória no labirinto radial de oito braços. In: **Técnicas para o estudo do Sistema Nervoso**, XAVIER, G. F. (ed.), Plêiade, São Paulo, pp. 155-174, 1999.

- CARLSON, N.P. **Physiology of Behavior**. 7 ed., Ally and Bacon, pp. 1-582, 2001.
- CATANIA, A.C. **Aprendizagem: comportamento, linguagem e cognição**. 4 ed., Artmed, Porto Alegre, pp. 1- 467,1999.
- CHEVALIER, G. & DENIAU, J. M. Desinhibition as a basic process in the expression of striatal functions. **Phys. Ther.**, v. 70(12), pp. 277-280, 1990.
- COHEN, D. H., KARTEN, H. J. The estrutural organization of avian brain: an overview. In: **Birds, Brain and Behavior**, GOODMAN, I. J. & SCHEIN, M. W., Academic Press., NY, 273p.,1974.
- COTMAN, C. W. & LYNCH, G. S. The neurobiology of learning and memory. **Cognition**, v. 33, pp. 201-241, 1989.
- De LONG, M. R. Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. **Trends Neuroscience**, v. 13, pp. 281-285, 1990.
- DEUTSCH, J. A. The estrutural basis of behavior. In: **The Cognitive Neurosciences**, GAZZANIGA, M. S. (ed.), MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 1995.
- DOBROSSY, M. D., SVENDSEN, C. N., DUNNETT, S. B. Bilateral striatal lesions impair retention of an operant test of short - term memory . **Brain Research Bulletin**, v. 41, pp. 159-165, 1996.
- ECCLES, J. C. Calcium in long-term potentiation as a model for memory. **Neuroscience**, v.10, p. 1071, 1987.

- FABICHAK, I. **Pombos: criação e manejo**. Nobel, S.P., 67 p., 1990.
- FERRARI, E. A. M. **Repertório comportamental de pombos em cativeiro**. Simpósio sobre Psicologia em Aves. XXXIV Reunião Anual da SBPC, Campinas, SP: não publicado, 1982.
- FERRARI, E. A. M. Mecanismos neurais de aprendizagem e memória em aves. **Anais do V Congresso Brasileiro de Ornitologia**, Campinas, S.P., pp. 29-38, 1996.
- FIBIGER, H. C. & PHILLIPS, A. G. Mesocorticolimbic dopamine systems and rewards. In: **The mesolimbic dopamine system**, KALIVAS, P. W. & NEMEROFF, C. B. (eds.), Bethesda, Md: New York Academy of Sciences, pp. 206-215, 1988.
- FLORESCO, S. B., BRAAKSMA, D. N., PHILLIPS, A. G. Involvement of the ventral pallidum in working memory tasks with or without a delay. **Annals New York Academy of Sciences**, v. 6, pp. 711-717, 1999.
- FORNEL, A. C. G. **Habituação da exploração a sons em pombos (*Columba livia*): efeitos de ordem de estímulos e de lesões telencefálicas**. Tese (Mestrado em Ciências Biológicas – Fisiologia) Instituto de Biologia, UNICAMP, 1994.
- GRAYBIEL, A. M. Neurotransmitters and neuromodulator in the basal ganglia. **Trends Neuroscience**, v. 13(7), pp. 244-254, 1990.
- GLICKMAN, S. E. & SROGES, R. W. Curiosity in zoo animals. **Behaviour**, v. 26, pp. 151-188, 1966.

- GOODWIN, D. **Pigeons and doves of the world**. British Museum (Nat. Hist.), London, England, 1970.
- GRAY, J. A. A model of the limbic system and basal ganglia: applications to anxiety and schizophrenia. In: **The Cognitive Neurosciences**, GAZZANIGA, M. S. (ed.), MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 1995.
- GRAY, J. A. Elements of a two - process theory of learning. In: **The Cognitive Neurosciences**, GAZZANIGA, M. S. (ed.), MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 1995.
- GRAY, J. A., FELDON, J., RAWLINS, I. N. P., HEMSLEY, D. R. & SMITH, A. D. The neuropsychology of schizophrenia. **Behavior Brain Science**, v. 14, pp. 1-20, 1991.
- GRAY, J. A. **The neuropsychology of anxiety: an inquiry into the function of the hippocampal system**. Oxford University Press, Oxford, 1982.
- GREEN, C. J. Anesthesia and analgesia. In: **Laboratory animals: an introduction for new experimenters**, TUFFERY, A. A., John Wiley & Sons, NY, 342 p., 1987.
- HIROSAKA, O. & WURTZ, R. H. Visual and oculomotor functions of monkey Substantia nigra pars reticulata. III. Memory contingent visual and saccade responses. **Journal of Neurophysiology**, v. 49, pp. 1268-1284, 1983.
- HUNTER, A. & STEWART, M. G. Long term increases in the numerical Density of synapses in the chick lobus paraolfactorius after passive avoidance training. **Brain Research**, v. 605, pp. 251-255, 1993.

HUTT, S. J. & HUTT, C. **Observação direta e medida do comportamento.** EDUSP, S.P, cap.2, 1974.

IZQUIERDO, I., MEDINA, J. H., VIANNA, M. R. M., IZQUIERDO, L. A., BARROS, D. M. Separate mechanisms for short and long -term memory. **Behavioural Brain Research**, v. 103, pp. 1-11, 1999.

IZQUIERDO, I., MEDINA, J. H., L. A., BARROS, D. M., de SOUZA, M. M., MELO e SOUZA, T. Short and long – term memory are differentially regulated by monoaminergic systems in the rat brain. **Neurobiol. Learn. Mem.**, v. 69, pp. 219-224, 1998.

IZAWA, E., YANAGIHARA, S., ATSUMI, T., MATSUSHIMA, T. The role of basal ganglia in reinforcement learning and imprinting in domestic chicks. **Neuroreport**, v. 12, pp. 1743-1747, 2001.

JELJELI, M., STRAZIELLE, C., CASTON, J., LALONDE, R. Effects of electrolytic lesions of the lateral pallidum on motor coordination, spatial learning and regional brain variations of cytochrome oxidase activity in rats. **Behavioural Brain Research**, v. 102, pp. 61-71, 1999.

JIAO, Y., MEDINA, L., VEENMAN, C. L., TOLEDO, C., PUELLES, L., REINER, A. Identification of the anterior nucleus of the Ansa lenticularis in birds as the homolog of the mammalian subthalamic nucleus. **The Journal of Neuroscience**, v.20, pp. 6998-7010, 2000.

KANDELL, E. R. SCHWARTZ, J. H., JESSEL, T. M. **Essentials of Neural Science and Behavior**, Appleton & Lange, 1995.

KANDELL, E. R. SCHWARTZ, J. H., JESSEL, T. M. **Principles of Neural Science**, 4 ed., Appleton & Lange, 2000.

KARTEN, H. J. & HODOS, W. **A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (*Columba livia*)**. Baltimore: John Hopkins UP, 1967.

KÖHLER, C. & SCHWARCZ, R. Comparison of ibotenate and kainate neurotoxicity in rat brain: a histological study. **Neuroscience**, v. 8, pp. 819-835, 1983.

KUPFERMANN, I. Learning and memory. In: **Principles of Neural Science**, KANDELL, R. E., SHWARTZ, H. J. & JESSEL, T. M., 1991.

Le DOUX, J. E. Emotion. In: **Handbook of Physiology**. Sec.1, The Nervous System. Vol. 5, Higher Functions of the Brain, MOUNTCASTLE, V., Bethesda, Md: American Physiological Society, pp. 419-459, 1987.

MACHADO, A. **Neuroanatomia Funcional**, 2 ed., Atheneu, 1993.

Mc ALONAN, G. M., ROBBINS, T. W., EVERITT, B. J. Effects of medial dorsal thalamic and ventral pallidal lesions on the acquisition of a conditioned place preference: further evidence for the involvement of the ventral striatopallidal system in reward – related processes. **Neuroscience**, v. 52, pp. 605-620, 1993.

MEDINA, L., JIAO, Y., REINER, A. The functional anatomy of the basal ganglia in birds. **Eur. J Morphol.**, v. 37, pp. 160-165, 1999.

MEDINA, L. & REINER, A. The efferent projections of the dorsal and ventral pallidal parts of the pigeon basal ganglia, studied with biotinylated dextran amine. **Neuroscience**, v. 81, pp. 773-802, 1997.

- MEDINA, L. & REINER, A. Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: implications for the evolution of basal ganglia. **Brain behavior Evolution**, v. 46, pp. 235-258, 1995.
- MEDINA, L. & SMEETS, W. J. A. J. Comparative aspects of the basal gangliectectral pathways in reptiles. **J. Comp. Neural.**, v. 308, pp. 614-629, 1991.
- MOGENSEN, G. J. & NIELSEN, M. A study of the contribution of hippocampal – accumbens – subpallidal projections to locomotor activity. **Behavior Neural Biology**, v. 42, pp. 52-60, 1984.
- NAHAS, T. R. A aprendizagem da esquiva. In: **Técnicas para o estudo do Sistema Nervoso**, XAVIER, G. F. (ed.), Plêiade, São Paulo, pp.217-238, 1999.
- O'KEEFE, J. & NADEL, L. **The hippocampus as a cognitive map**. Clarendon Press, Oxford, 1978.
- PHILLIPS, A. G. & CARR, G. D. Cognition and the basal ganglia: a possible substrate for procedural knowledge. **Can. J. Neurol. Sci.**, v.14, pp.381-385, 1987.
- REINER, A., MEDINA, L., VEENMAN, C. L. Structural and functional evolution of the basal ganglia in vertebrates. **Brain Res. Rev.**, v. 28, pp. 235-284, 1998.
- RIEDEL, G. & MICHEAU, J. Function of the hippocampus in memory formation: desperately seeking resolution. **Prog. Neuro-Psychopharmacol. & Biol. Psychiat.**, v. 25, pp. 835-853, 2001.

ROOLLS, E. T. & WILLIAMS, G. V. Sensory and movement related neuronal activity in different regions of the primate striatum. In: **Basal Ganglia and Behavior: sensory aspects and motor functioning**, SCHNEIDER, J. S. & KIDSKY, T. I. (eds.), Berne: Hans Huber, pp. 37-59, 1987.

ROLLS, E. T. A theory of emotion and its application to understanding the neural basis of emotion. In: **Psychobiological Aspects of Relationships between Emotion and Cognition**, GRAY, J. A., Hillsdale, N. J.: Erlbaum, pp.161-190, 1990.

ROSENZWEIG, M. R. & LEIMANN, A. L. **Physiol. Psychol.** D. C. Massachusetts: Health & Company, 1982.

SANTOS, A. M. G. Aprendizagem e memória no labirinto aquático de Morris. In: **Técnicas para o estudo do Sistema Nervoso**, XAVIER, G. F. (ed.), Plêiade, São Paulo, pp. 131-154, 1999.

SETLOW, B., Mc GAUGH, J. L. Involvement of the posteroventral caudate-putamen in memory consolidation in the Morris water maze. **Neurobiology of Learning and Memory**, v. 71, pp. 240-247, 1999.

SOUZA, C. M. Z. **Organização temporal de processos de aprendizagem: Variação de concentrações plasmáticas de melatonina e corticosterona, atividade geral e habituação ao som, em pombos sob condições de claro - escuro e de claro constante.** Tese (doutorado em Biologia Funcional e Molecular – Fisiologia) - Instituto de Biologia, UNICAMP, 1999.

STEIN, C., BUENO, O. F. A., XAVIER, G. F. Rats do react to stimulus omission. **Brazilian Journal Med. Biol. Res.**, v. 27, pp. 2423-2430, 1994.

- STEIN, C., KIPERSMIT, S. A., ADES, C., XAVIER, G. F. A displaced object is still the same object: rats explore less the place from where a familiar stimulus was removed if it is presented at another location. **International Symposium " Perception, Memory and Emotion: Frontier in Neuroscience "** Toyama Medical and Pharmacological University, Toyama, Japão, 1995.
- STEWART, M. G., KABAI, P., HARRISON, E., STEELE, R. J., KOSSUT, M., GIERDALSKI, M., CSILLAG, A. The involvement of dopamine in the striatum in passive avoidance training in the chick. **Neuroscience**, v. 70, pp. 7-14, 1996.
- TOLEDO, C. A. B. & FERRARI, E. A. M. Habituation to sound stimulation in Detelencephalated pigeons (*Columba livia*). **Brazilian Journal of Medical of Biological Research**, v. 24, pp.187-190, 1991.
- TOYODA, M. S. S. **Efeitos de lesões neuroquímicas unilaterais no Complexo Paleoestriatal em pombos (*Columba livia*): correlatos Comportamentais e morfológicos.** Tese (Mestrado em Ciências Biológicas – Fisiologia) – Instituto de Biologia, UNICAMP, 1996.
- VALENTINUZZI, V. S. **Variação circadiana da habituação da resposta exploratória a estímulos sonoros em pombos (*Columba livia*), submetidos à condição claro - escuro e claro constante.** Tese (Mestrado em Ciências Biológicas – Fisiologia) – Instituto de Biologia, UNICAMP, 1993.
- VINOGRADOVA, O. S. Functional organization of the limbic system in the process of registration of information: facts and hypotheses. In: **The Hippocampus**. ISAACSON, R. L. & PRIBRAM, K. H. (eds.) 2. Neurophysiology and Behavior, Plenum Press, New York, pp.1-70, 1975

XAVIER, G. F., SAITO, M. I. P., STEIN, C. Habituation of exploratory activity to new stimuli, to the absence of a previously presented stimulus and to new contexts, in rats. **The Quarterly Journal of Experimental Psychology**, v. 43, pp. 157-175, 1991.

WAYNFORTH, H. B. caps 11 e 15. In: **Laboratory animals: an introduction for new experimenters**, TUFFERY, A. A., John Wiley & Sons, NY, 342 p., 1987.

WALKER, J. A. & OLTON, S. D. Fimbria – fornix lesions impair spatial Working memory but not cognitive mapping. **Behavioral Neuroscience**, v. 98, pp. 226-242, 1984.

YOUNG, A. M. J., JOSEPH, M. H., GRAY, J. A. Increased dopamine release *in vivo* in nucleus accumbens and caudate nucleus of the rat during drinking: a microdialysis study. **Neuroscience**, v. 48, pp. 871-876, 1992.

ANEXO 1

Catálogo de comportamentos de pombos *Columba livia* em cativeiro

Categoria I – Movimentos discretos de partes do corpo ou de todo o corpo.

Incluem-se nesta categoria deslocamentos discretos e independentes de partes do corpo em relação ao próprio corpo, ou de todo o corpo, sem que o animal se desloque no espaço.

I.1 Movimentos discretos de partes do corpo

I. 1.1 Movimentos da(s) asa(a)

a) Abaixar asa (ASA)

C – asa levantada ou encostada no corpo

R – deslocar a asa no sentido cabeça-pé e ântero-posterior ou pósterio-anterior;

P – aumentar a superfície de contato da asa com a lateral do corpo diminuindo a distância entre ela e a superfície de apoio.

b) Abduzir asa (ABA)

C – asa em contato com a superfície lateral do corpo;

R – deslocar lateralmente a asa em direção à cabeça;

P – asa fora de contato com a superfície lateral do corpo aumentando a distância (ou ângulo) entre ela e o corpo.

c) Aduzir asa (ADA)

C – asa abduzida;

R – deslocar lateralmente a asa em direção aos pés;

P – asa em contato com a superfície lateral do corpo diminuindo a distância (ou ângulo) entre ela e o corpo.

d) Bater asa (BAS)

C – asa abduzida ou aduzida;

R – estender as asas, abduzindo-as e aduzindo-as alternada e sucessivamente;

e) Balançar asa (BLA)

C – asa em contato com a superfície lateral do corpo;

R – movimentos repetidos de levantar e abaixar uma das asas, deslocando-a sucessivamente de cima para baixo, num mesmo ponto;

f) Estender asa (ESA)

C – asa abduzida ou aduzida;

R – mover lateralmente a asa de modo a aumentar o ângulo entre suas partes, abrir a plumagem;

P – aumentar a extensão da asa.

g) Rotar asa(s) (ROA)

C – asa(s) aduzida(s) ou abduzida(s);

R – deslocar a parte axial da(s) asa(s) em torno de seu eixo ântero-posterior;

h) Levantar asa (LEA)

C – asa em contato com a superfície lateral do corpo;

R – deslocar a asa no sentido pé – cabeça e ântero-posterior;

P – reduzir a superfície de contato da asa com a lateral do corpo aumentando a distância entre ela e a superfície de apoio.

I.1.2 Movimentos com o bico

a) Abrir bico (ABB)

C – partes superior e inferior do bico unidas;

R – deslocar mandíbula inferior e mandíbula superior no sentido pé-cabeça respectivamente;

P – mandíbulas superior e inferior separadas, aumentando o ângulo entre si.

b) Bicar (BIC)

C – bico fora de contato de objeto próximo;

R – aproximar o bico do objeto, encostá-lo fechado ou aberto no objeto, deslizar o bico sobre a região de contato e afastá-lo;

c) Fechar bico (FEB)

C – bico aberto;

R – deslocar a mandíbula e o maxilar superior no sentido cabeça-pé, respectivamente;

P – parte superior e inferior do bico unidas.

I.1.3 Movimentos do pescoço, papo e cabeça

a) Abrir olhos (ABO)

C – pálpebras em contato uma com a outra;

R – movê-las em sentido contrário;

P – íris, pupila e córnea ficam visíveis.

b) Balançar cabeça (BAC)

C – cabeça e tronco alinhados, formando ângulo aproximado de 90°;

R – inclinar ventral e dorsalmente a cabeça, alternada e sucessivamente;

P- alterar a posição da cabeça no espaço, em relação ao eixo longitudinal.

c) Encolher pescoço (ENO)

C – pescoço estendido ou afastado da parte superior do tronco;

R – mover pescoço no sentido cabeça-pés e na direção do papo;

P – diminuir o comprimento do pescoço e a distância cabeça-papo.

d) Endireitar a cabeça (END)

C – pescoço inclinado;

R – estender o pescoço, alinhando cabeça e tronco;

P – eixos longitudinais da cabeça e do tronco formando ângulo de aproximadamente 90°.

e) Fechar olhos (FEO)

C – pálpebras afastadas uma da outra;

R – movê-las em sentido contrário;

P – pálpebras em contato uma com a outra.

f) Inclinar ventralmente a cabeça (INV)

C – cabeça e troncos alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – estender o pescoço e flexioná-lo no sentido cabeça-pé e para a frente;

P – diminuir a distância entre a cabeça e a parte superior ventral do tronco.

g) Inclinar dorsalmente a cabeça (IND)

C – cabeça e tronco alinhados, formando ângulo aproximadamente de 90°;

R – estender o pescoço e flexioná-lo;

P – diminuir a distância entre a cabeça e a parte superior dorsal do tronco.

h) Inclinar a cabeça lateralmente (INL)

C – cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – flexionar lateralmente o pescoço;

P – diminuir a distância entre a cabeça e a parte lateral superior do tronco.

i) Inflar o papo (INP)

C – cabeça enolhida;

R – mover a musculatura e eriçar penas do papo;

P – papo torna-se proeminente em relação ao tronco.

j) Oscilar cabeça (OSC)

C – pescoço encolhido ou vabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – movimentar a cabeça no plano horizontal em relação ao eixo longitudinal com deslocamento restrito da direita para a esquerda e vice-versa;

k) Piscar (PIS)

C – olhos abertos

R – fechar e abrir os olhos alternada e sucessivamente;

l) Sacudir cabeça (SAC)

C – cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°

R – oscilar a cabeça e balançá-la rápida e sucessivamente;

P – alterar bruscamente a posição da cabeça.

I.1.4 Movimentos com a cauda

a) Abaixar cauda (ABC)

C – cauda levantada ou alinhada com o eixo longitudinal do tronco;

R – deslocar a cauda no sentido cabeça-pé;

P – diminuir a distância entre a cauda e a superfície de apoio.

b) Abrir cauda (ABR)

C – cauda alinhada ao eixo longitudinal do tronco;

R – deslocar lateralmente as penas da cauda separando-as;

P – aumento da largura da cauda.

c) Levantar cauda (LEC)

C – cauda abaixada ou alinhada com o eixo longitudinal do tronco;

R – deslocar a cauda no sentido pé-cabeça;

P – aumentar a distância entre a cauda e a superfície de apoio.

d) Sacudir cauda

R – deslocar a cauda de um lado para o outro, rápida, sucessiva e repetidamente;

P – movimentos bruscos da cauda.

I.1.5 Movimentos com a perna

a) Agachar (AGA)

C – em pé;

R – flexionar as duas pernas, deslocando o corpo em direção à superfície de apoio;

P – encostar a parte ventral inferior do tronco na superfície de apoio.

b) Apoiar-se numa perna (APA)

C – em pé;

R – flexionar uma das pernas

P – pé da perna flexionada fora de contato com superfície de apoio e encostado na parte ventral inferior do tronco.

c) Bater pé (BAP)

C – em pé;

R – deslocar de modo súbito, alternada e sucessivamente as pernas no sentido pé-cabeça e vice-versa;

P – ora um ora outro pé em contato com superfície de apoio e acima da mesma, alternada e sucessivamente.

d) Estender perna (ESP)

C – perna flexionada;

R – mover a perna aumentando o ângulo entre suas partes;

P – afastar o pé da região ventral do tronco.

e) Flexionar perna (FLP)

C – em pé;

R – deslocar a perna em direção ao tronco;

P – aproximar o pé da região ventral do tronco, colocando-o sob a plumagem.

f) Levantar-se (LEV)

C – agachado;

R – estender as pernas;

P – aumento da distância entre a parte ventral do corpo e a superfície de apoio.

g) Pisotear (PST)

C – em pé;

R – flexionar uma das pernas e estendê-la, flexionar a outra perna e estendê-la, alternada e sucessivamente;

P – ora um, ora outro pé em contato com o ponto de apoio inicial, sem que ocorra deslocamento espacial.

h) Sacudir perna (SAP)

C – em pé;

R – flexionar a perna, semi-rotar e estendê-la, rápida e sucessivamente;

P – alterar posição da perna no espaço.

I.1.6 Movimentos das penas

a) Eriçar penas (ERI)

C – penas em contato com a superfície do corpo;

R – levantar as penas;

P – extremidades das penas afastadas da superfície do corpo.

b) Eriçar penas do papo (EPP)

C - penas em contato com a superfície do corpo;

R – levantar as penas da região do papo;

P – extremidades das penas afastadas da superfície do papo.

c) Separar penas (SEP)

C - penas em contato com a superfície do corpo;

R – deslocar as penas em sentido contrário;

P – penas fora de contato entre si.

I.2 Movimentos de todo o corpo

a) Balançar corpo (BAL)

C – em pé;

R – inclinar o corpo para frente e para trás alternada e sucessivamente;

P – alterações do tronco no espaço no eixo ântero-posterior.

b) Desencostar (DET)

C – pombo encostado a um objeto ou a outro pombo;

R – deslocamento do corpo em direção oposta ao objeto ou ao outro pombo;

P – ausência de contato com o objeto ou outro pombo.

c) Empinar-se (EPO)

C – em pé;

R – estender o pescoço, inclinar dorsalmente a cabeça e ântero-posteriormente o tronco;

P – maior distância entre a cabeça e pé e menor distância entre a cauda e a superfície de apoio.

d) Encolher-se (ENC)

C – em pé, cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – semi-flexionar as pernas, encolher pescoço;

P – menor distância entre o corpo e superfície de apoio.

e) Encostar (ECO)

C – corpo ou parte do corpo fora de contato com objeto ou com outro pombo;

R – deslocar parte do corpo em direção ao onjeto ou outro pombo;

P – contato com objeto ou outro pombo.

f) Equilibrar-se (EQU)

C – pés no poleiro ou em contato com a borda da cuba de alimento e/ou água;

R – pisotear e balançar o corpo;

P – permanecer na mesma superfície de apoio inicial.

g) Inclinar-se (INC)

R – estender o pescoço, deslocar o corpo no sentido pósterio-anterior, semiflexionar as pernas;

P – aumentar a distância entre a cauda e a superfície de apoio.

h) Oscilar corpo

C – em pé;

R – semi-rotar o corpo da direita para a esquerda e vice-versa, alternada e sucessivamente, pode ocorrer pisotear;

Categoria II – Exploratória

Incluem-se nesta categoria reações relacionadas à orientação e à investigação de parte ou do ambiente como um todo.

a) Alerta (ALE)

C – pescoço encolhido ou cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – extensão total do pescoço no sentido pé-cabeça, com fixação e/ou inclinação lateral ou oscilação da cabeça, os olhos permanecem totalmente abertos;

b) Ciscar (CIS)

C – em pé;

R – deslizar um pé sobre a superfície de apoio, ou ambos, alternada e repetidamente, podendo aproximar o bico da mesma;

c) Estender pescoço (ESO)

C- pescoço encolhido ou cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – mover pescoço no sentido pés-cabeça;

P – aumentar o comprimento do pescoço e a distância cabeça-papo.

d) Explorar

C – pescoço encolhido ou cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – manutenção da cabeça e do olhar direcionados a um ponto fixo do ambiente, extensão restrita do pescoço, imobilidade tensa, com ou sem inclinação da cabeça;

e) Semi-rotação da cabeça (ROC)

C – pescoço encolhido ou cabeça e tronco alinhados, formando ângulo de aproximadamente 90°;

R – deslocar a cabeça no plano horizontal em torno de seu eixo longitudinal, descrevendo um movimento lateral contínuo em torno de 90°, ou descrevendo um movimento de 180° de um lado para o outro;

P – alterar a posição da cabeça no espaço para um lado ou para outro.

Categoria III – Manutenção

Incluem-se nesta categoria os comportamentos relacionados com os cuidados com o corpo e reações vegetativas.

a) Beber (BEB)

R – inclinar ventralmente a cabeça, introduzir bico aberto na água, inclinar dorsalmente a cabeça e deglutir sucessivamente;

P – ingestão de água.

b) Bocejar (BOC)

R – inclinar dorsalmente a cabeça, abrir totalmente o bico, oscilar a cabeça, fechar os olhos e fechar o bico, sucessivamente;

c) Coçar (COC)

R – aproximar o pé do corpo, encostar o pé em algum ponto de sua superfície, estender e flexionar a perna alternada e sucessivamente sobre a região de contato.

d) Comer

R – inclinar ventralmente a cabeça, introduzir bico aberto no alimento e prender o alimento com o bico, inclinar dorsalmente a cabeça e deglutir sucessivamente;

P – ingestão de alimento.

e) Defecar (DEF)

R – mover o corpo no sentido pósterio-ânterior, inclinar ventralmente a cabeça, levantar a cauda e xpelir excrementos pelo orifício da cloaca, sucessivamente;

f) Deglutir (DEG)

R – inclinar dorsalmente a cabeça, contrair repetidamente a musculatura do papo e pescoço impelindo a substância para dentro;

g) Espirrar (ESI)

R – balançar bruscamente a cabeça, espirrar ar através do bico (e narinas) de modo súbito e explosivo;

h) Espreguiçar (ESG)

R – inclinar ventralmente o corpo, estender uma das pernas e asa ipsilateral, simultaneamente abaixar a asa contralateral lentamente, respectivamente;

i) Estremecer cabeça (EMC)

R – movimentar brusca e rapidamente a cabeça em várias direções;

j) Limpar (LIP)

R – aproximar o bico da superfície do corpo, encostar bico em algum ponto de sua superfície, prender e soltar, com o bico, sucessivamente uma ou duas pernas, ou ainda, bicar rápida e sucessivamente uma região do corpo.

k) Sacudir-se (SAS)

C – em pé;

R – oscilar corpo e balançá-lo, rápida e sucessivamente, eriçar as penas;

P – alterações bruscas e rápidas do corpo no espaço.

l) Tremer (TRE)

R – contrações rápidas e repetidas da musculatura e movimentos das penas do corpo;

m) Vomitar (VOM)

R – inclinar ventralmente a cabeça e o corpo, abduzir as asas, estremecer o corpo, fechar os olhos, abrir o bico e expelir material pelo mesmo, respectivamente;

Categoria IV – Locomoção

Incluem-se nesta categoria os comportamentos relacionados com deslocamento do corpo no espaço.

a) Andar (AND)

C – em pé ou agachado;

R – deslocar membros inferiores alternada e sucessivamente, encostando ora um, ora outro pé em diferentes pontos da superfície de apoio;

P – mudança de posição do corpo para frente ou para o lado em relação à posição inicial.

b) Andar em ré (ANR)

C – em pé ou agachado;

R – deslocar membros inferiores alternada e sucessivamente, encostando ora um, ora outro pé em diferentes pontos da superfície de apoio;

P – mudança de posição do corpo para trás em relação à posição inicial.

c) Cair (CAI)

C – pés no poleiro ou parede;

R – balançar corpo, pisotear e bater asas;

P – pés fora da superfície de apoio inicial e deslocamento do corpo para superfície de apoio inferior.

d) Circular (CIR)

C – em pé ou agachado;

R – andar em torno de um eixo longitudinal descrevendo um círculo;

e) Descer (DES)

C – pés em contato com uma superfície no plano superior do piso;

R – estender uma das pernas, apoiando o pé no piso ou plano inferior e em seguida repetir o movimento com a outra perna;

P – deslocamento do corpo para a superfície de apoio inferior.

f) Esvoaçar (ESV)

R – bater as asas simultânea e repetidamente e flexionar as pernas e deslocar verticalmente o corpo no ar.

g) Pular (PUL)

C – em pé;

R – flexionar pernas e estendê-las simultânea e abruptamente;

P – pés instantaneamente fora da superfície de contato.

g) Subir (SUB)

C – em pé;

R – pular em direção a um plano de apoio acima da superfície ou flexionar uma das pernas e colocá-la em contato com a superfície acima da superfície de apoio, flexionar a outra perna e colocá-la em contato com a nova superfície de apoio;

P – pés em contato com superfície de apoio acima da inicial.

h) Virar-se (VIR)

R – semi-rotar o corpo todo;

P – alteração da posição do corpo, descrevendo um ângulo inferior a 360°.

Definições auxiliares

a) Deslizar

C – estrutura A em contato com estrutura B;

R – deslocar A, mantendo o contato durante o deslocamento;

P – mudança de posição de A no espaço.

b) Deslocar

C – estrutura A numa posição no espaço;

R – mover A;

P – mudança de posição em relação à posição inicial.

c) Estender

C – estrutura A articulada com estrutura B;

R – mover A no sentido do eixo longitudinal de articulação com B;

P – aumento do ângulo formado pelas faces dos eixos longitudinais de A e

B.

d) Empurrar

C – estrutura A do P1, em contato com objeto (B) ou parte do corpo do P2

(C);

R – exercer pressão e deslocar B ou C, mantendo contato;

P – mudança de posição de B ou C no espaço.

e) Flexionar

C – estrutura A alongada e articulada com estrutura B;

R – mover A em direção ao seu ponto de articulação com B;

P – diminuição do ângulo formado pelas faces ventrais, dorsais ou laterais nos diferentes planos dos eixos longitudinais de A e B.

f) Introduzir

C – estrutura A próxima de estrutura B;

R – deslocar ou deslizar ou transportar A em direção às faces internas de B;

P – A parcial ou totalmente envolvido pelas faces internas de B.

g) Mover

C – estrutura A em contato com estrutura B;

R – estender o(s) músculo(s) ou contrai-lo(s), num padrão organizado;

P – mudança na posição de uma ou mais estruturas em relação a outras e em relação ao ambiente.

h) Prender

C – objeto em contato com estrutura do corpo;

R – manter objeto imóvel e em contato com as faces internas da estrutura do corpo;

P – manutenção do contato.

i) Rotar

C – estrutura A articulada ou posicionada à estrutura B;

R – mover estrutura A em torno de seu eixo longitudinal, descrevendo um ângulo de 360°;

P – giros da estrutura em torno desse eixo.

j) Semi – rotar

C - estrutura A articulada ou posicionada à estrutura B;

R - – mover estrutura A em torno de seu eixo longitudinal, descrevendo um ângulo igual ou inferior a 180°;

P - giros da estrutura em torno desse eixo.

k) Soltar

C – objeto (estrutura B) preso por parte do corpo (estrutura A);

R – deslocar A em direção oposta à B;

P – B fora de contato com A (cai quando não está sobre uma superfície de apoio).

l) Tirar de dentro

C – estrutura A dentro da estrutura B;

R – deslocar, atritar, deslizar ou transportar A em direção a abertura de B;

P – saída de A através da abertura de B e ausência de contato entre A e B.

m) Transportar

C – objeto preso ou em contato com uma estrutura do corpo;

R – deslocamento coordenado da estrutura do corpo e do objeto;

P – mudança na posição do objeto no espaço, sem atrito com outros objetos.

Termos auxiliares às definições

Face ventral: a face de uma estrutura, ou parte do corpo voltada para a região anterior do corpo

Face dorsal: a face de uma estrutura, ou parte do corpo voltada para a região posterior do corpo

Proximal: diz-se da estrutura ou parte da estrutura mais próxima do tronco do que outra estrutura ou parte desta

Distal: diz-se da estrutura ou parte da estrutura mais afastada do tronco do que outra estrutura ou parte desta

Eixo longitudinal: linha reta imaginária que passa pela maior dimensão de uma estrutura.

ANEXO 2

Tabela 1 – Média e freqüência de comportamentos de acordo com as categorias comportamentais (MOV, EXP, LOC e MAN) emitidos durante os 10 minutos do teste de omissão de estímulos.

TESTE DE OMISSÃO	Grupo	Sujeitos	Mov	Exp	Loc	Man	
	Controle	991	16	120	51	14	
992		14	115	9	10		
995		23	12	20	8		
1020		52	97	62	36		
1030		47	120	106	10		
1050		33	120	56	37		
993		56	120	70	8		
994		2	120	9	10		
1021		82	85	51	9		
1024		10	118	24	12		
1025		29	120	74	4		
1051		65	120	27	3		
1052		30	120	22	3		
Média		35	115	45,1	13,1		
Freqüência		0,28	0,96	0,37	0,11		
epm		0,05	0,07	0,06	0,02		
Experimental		1028	94	120	85	12	
		1032	21	120	15	11	
	1053	50	120	55	11		
	1054	55	120	11	15		
	1055	11	120	10	2		
	1056	9	120	48	1		
	1057	41	120	22	3		
	Média	40,19	120	35,14	7,85		
	Freqüência	0,33	1	0,29	0,06		
	epm	0,09	0	0,09	0,01		

Tabela II – Média da porcentagem do tempo gasto nos quadrantes A, B, C e D durante 5 minutos do teste de omissão de estímulos.

TESTE DE OMISSÃO	Grupo	Sujeitos	Tempo (seg.)				Tempo (%)				Média (%) - grupo			
			A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Controle	991	42	216	1	41	14	72	0,33	13,66	5,80	21,5	14,16	58,53
992		0	0	0	300	0	0	0	100					
995		16	90	11	183	5,33	30	3,66	61					
1020		38	58	32	172	12,66	19,33	10,66	57,33					
1030		34	65	36	165	11,33	21,66	12	55					
1050		0	87	0	213	0	29	0	71					
993		32	0	45	233	10,66	0	15	74,33					
1021		28	30	173	69	9,33	10	57,66	23					
1024		19	69	120	92	6,33	23	40	30,66					
1025		0	56	66	178	0	18,66	22	59,33					
1051		0	103	26	171	0	34,33	8,66	57					
1052		0	0	0	300	0	0	0	100					
										eprn	eprn	eprn	eprn	
										1,63	6,21	5,2	7,75	
Experimental	1028	0	23	99	178	0	7,66	33	59,33	6,33	9,61	27,33	56,71	
	1032	0	19	116	165	0	6,33	38,66	55					
	1053	0	57	65	178	0	19	21,66	59,33					
	1054	0	29	0	271	0	9,66	0	90,33					
	1055	0	0	210	90	0	0	70	30					
	1056	133	19	84	64	44,33	6,33	28	21,33					
	1057	0	55	0	245	0	18,33	0	81,66					
										eprn	eprn	eprn	eprn	
										6,33	2,74	10,46	11,45	

Tabela III – Porcentagem de sujeitos dos grupos Controle e Experimental que exploraram os quadrantes da câmara experimental de acordo com a classificação do padrão de exploração.

N° de Quadrantes	G. Controle		G. Experimental	
	% sujeitos	n° sujeitos	% sujeitos	n° sujeitos
1	15,38	2	0	0
2	15,38	2	42,86	3
3	15,38	2	42,86	3
4	53,85	7	14,28	1

Tabela IV – Porcentagem de sujeitos dos grupos Controle e Experimental de acordo com a classificação do padrão de orientação.

Padrão de Orientação	G. Controle		G. Experimental	
	% sujeitos	n° sujeitos	% sujeitos	n° sujeitos
I	46,15	6	42,86	3
II	46,15	6	57,14	4
III	7,69	1	0	0

Tabela V – Frequência do comportamento Exp nas 4 sessões das condições Pós e Rev1

Grupo	Sujeitos	Σ das 4 sessões EXP Cond. Pós	Média do tempo total	Σ das 4 sessões EXP Cond. Rev1	Média do tempo total
Controle	991	18	41,65	22	42,55
	992	23		41	
	995	24		37	
	1020	23		43	
	1030	40		48	
	1050	36		40	
	993	23		20	
	994	25		27	
	1021	27		42	
	1024	37		43	
	1025	23		43	
	1051	45		43	
	1052	35		41	
	Média	29,15		37,69	
Frequência	0,7	0,88			
epm	0,05	0,06			
Experimental	1028	44	51,81	44	51,84
	1032	70		48	
	1053	33		52	
	1054	40		66	
	1055	43		65	
	1056	38		41	
	1057	41		41	
	Média	44,13		50,79	
	Frequência	0,85		0,97	
	epm	0,03		0,04	

Tabela VI – Frequência do comportamento EXP na 4º sessão da condição Pós, 1º sessão da condição Rev1, 4º sessão da condição Rev2 e teste de omissão.

Grupo	Sujeitos	4º sessão Pós/ T.T= 10,3	1º sessão Rev1/T.T= 10,8	4º sessão Rev2/T.T= 10,2	Teste de omissão/ T.T= 120
Controle	991	6	6	6	120
	992	8	11	1	115
	995	7	9	9	120
	1020	10	10	10	97
	1030	10	16	10	120
	1050	10	10	6	120
	993	7	6	2	120
	994	9	9	5	120
	1021	10	10	10	85
	1024	10	10	10	118
	1025	10	12	10	120
	1051	10	13	3	120
	1052	9	11	10	120
	Média	8,92	10,23	7,08	115
	Frequência	0,87	0,95	0,69	0,96
	epm	0,04	0,06	0,09	0,07
	Experimental	1028	10	12	10
1032		10	16	10	120
1053		10	11	7	120
1054		11	11	7	120
1055		10	16	10	120
1056		10	10	1	120
1057		10	11	10	120
Média		10,14	12,42	7,86	120
Frequência		0,98	1,15	0,77	1
epm		0,01	0,09	0,13	0

Tabela VII – Comportamentos em cada categoria nas condições Pré-lesão, Pós-lesão, Rev1 e Rev2 para os grupos controle, sham e experimental (pp.100-111). Mov = movimentos gerais, Exp = movimentos exploratórios, Loc = locomoção, Man= manutenção, TT = tempo total.

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PRÉ	C	991	12	12	17	6	13,4
			992	7	16	25	4	15,66
			995	13	8	6	5	12,73
			1020	1	4	5	2	12
			1030	3	19	17	2	19,4
			1050	2	11	3	0	11,66
		O	média sessão	6,33	11,66	12,16	3,16	14,15
			média freq.	0,44	0,79	0,81	0,22	
			epm	0,17	0,12	0,23	0,07	
		2ª	N	991	9	11	13	5
992				7	7	17	6	12
995				4	8	7	1	10,3
1020				0	5	3	1	10,3
1030				1	12	3	1	10,1
1050				2	10	1	1	10,5
T			média sessão	3,83	8,83	7,33	2,5	10,83
			média freq.	0,35	0,81	0,67	0,23	
			epm	0,13	0,11	0,23	0,13	
3ª			R	991	0	3	4	0
		992		14	12	14	5	12,7
		995		2	7	4	1	10,2
		1020		3	9	1	0	10,7
		1030		2	11	2	0	11
		1050		1	10	1	1	10,9
		O	média sessão	3,66	8,66	4,33	1,16	11
			média freq.	0,33	0,78	0,39	0,1	
			epm	0,15	0,11	0,17	0,06	
		4ª	L	991	0	1	2	1
992				8	9	12	6	11
995				5	7	6	0	10,2
1020	3			5	3	1	10,7	
1030	1			10	1	2	11	
1050	2			10	1	1	10,9	
E	média sessão		3,16	7	4,16	1,83	10,7	
	média freq.		0,29	0,65	0,38	0,17		
	epm		0,12	0,15	0,17	0,08		
	média condição		16,98	36,15	27,98	8,65	46,68	
	média freq.	0,36	0,77	0,59	0,18			
	epm	0,06	0,05	0,09	0,03			

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PRÉ	S	993	4	2	4	1	11
			994	3	9	8	1	24,7
			1021	6	3	4	1	11,2
			1024	5	4	12	2	12,8
			1025	3	4	8	0	12,5
			1051	2	24	3	2	24,5
			1052	0	12	2	0	11,44
			média sessão	3,28	8,28	5,85	1	15,4
			média freq.	0,21	0,53	0,37	0,06	
			epm	0,07	0,14	0,12	0,02	
2ª		H	993	0	1	1	0	10,3
			994	1	6	2	1	10,3
			1021	5	13	10	2	20,4
			1024	1	5	2	0	10,4
			1025	7	9	5	0	14,1
			1051	0	16	8	1	15,9
			1052	1	11	2	1	12,1
			média sessão	2,28	8,71	4,28	0,71	13,3
			média freq.	0,17	0,65	0,32	0,05	
			epm	0,08	0,13	0,06	0,06	
3ª		A	993	0	2	2	0	10,2
			994	4	8	8	2	11
			1021	6	10	1	0	20
			1024	0	8	1	2	10,6
			1025	7	9	3	0	12,9
			1051	1	10	1	3	10,8
			1052	2	10	1	0	10,8
			média sessão	2,57	8,14	2,57	0,71	12,3
			média freq.	0,2	0,66	0,2	0,05	
			epm	0,08	0,1	0,09	0,04	
4ª		M	993	0	5	2	0	10,3
			994	6	11	7	3	11,2
			1021	2	11	6	2	10,3
			1024	6	11	4	1	12,2
			1025	6	4	2	0	11,46
			1051	0	10	2	2	10,5
			1052	1	10	1	1	10,1
			média sessão	3	8,85	3,42	1	10,8
			média freq.	0,27	0,81	0,31	0,09	
			epm	0,1	0,15	0,09	0,04	
média condição	11,13	33,88	16,12	3,42	51,8			
média freq.	0,21	0,65	0,31	0,06				
epm	0,03	0,05	0,04	0,02				

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PRÉ	E	1028	6	20	10	8	20
			1032	10	20	8	8	20
			1053	2	11	2	2	11,4
			1054	0	10	3	0	10,6
			1055	11	13	1	0	20
			1056	2	10	1	1	10,7
			1057	0	10	3	1	10,4
			média sessão	4,42	13,42	4	2,85	14,72
			média freq.	0,3	0,91	0,27	0,19	
			epm	0,09	0,05	0,06	0,07	
2ª		R	1028	3	20	12	10	20
			1032	13	20	9	11	20
			1053	1	10	1	1	10,6
			1054	1	10	1	0	10,4
			1055	1	20	3	2	10
			1056	0	10	1	0	10,2
			1057	1	10	1	1	10,3
			média sessão	2,85	14,28	4	3,57	13,07
			média freq.	0,21	1,09	0,3	0,27	
			epm	0,08	0,15	0,08	0,09	
3ª		M	1028	5	20	8	2	20
			1032	11	18	5	4	19
			1053	2	10	1	1	10,7
			1054	1	10	1	1	10,2
			1055	1	10	1	1	10,5
			1056	1	10	1	1	10,4
			1057	2	10	1	0	10,4
			média sessão	3,28	12,57	2,57	1,42	13
			média freq.	0,25	0,96	0,19	0,1	
			epm	0,07	0,009	0,05	0,02	
4ª		L	1028	4	20	11	0	20
			1032	2	14	4	1	14,5
			1053	1	10	1	1	10,4
			1054	0	10	1	0	10,2
			1055	1	10	2	1	10,2
			1056	0	10	1	1	10,3
			1057	1	10	1	0	10,2
			média sessão	1,28	12	3	0,57	12,25
			média freq.	0,1	0,98	0,24	0,046	
			epm	0,02	0,006	0,07	0,05	
média condição			11,83	52,27	12,57	8,41	51,42	
média freq.			0,23	1,01	0,34	0,16		
epm			0,03	0,06	0,04	0,2		

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PÓS	C	991	0	2	4	0	10,1
			992	7	9	19	7	10,6
			995	0	5	4	0	10,1
			1020	4	3	1	1	10,1
			1030	0	10	1	1	10,2
			1050	1	10	3	1	10,4
			média sessão	2	6,5	5,33	1,66	10,25
O		média freq.	0,19	0,63	0,52	0,16		
		epm	0,12	0,17	0,28	0,11		
2ª		N	991	1	5	5	1	10,2
			992	2	3	4	1	11,2
			995	0	5	5	0	10,1
			1020	5	4	3	0	10,1
			1030	1	10	1	1	10,2
			1050	0	6	1	1	10,3
			média sessão	1,5	5,5	3,16	0,66	10,3
T		média freq.	0,14	0,53	0,3	0,06		
		epm	0,08	0,1	0,08	0,02		
3ª		R	991	3	5	6	0	10,2
			992	0	3	2	0	10,3
			995	2	7	3	0	10,1
			1020	2	6	1	0	10,2
			1030	1	10	3	0	10,4
			1050	0	10	2	0	10,2
			média sessão	1,35	6,43	2,83	0	10,2
O		média freq.	0,13	0,66	0,27	0		
	epm	0,05	0,12	0,07	0			
4ª	L	991	8	6	3	2	10,3	
		992	2	8	3	0	10,3	
		995	2	7	5	1	10,1	
		1020	0	10	2	1	10,1	
		1030	1	10	2	1	10,2	
		1050	0	10	1	0	10,7	
	média sessão	2,16	6,5	2,66	0,83	10,2		
	E	epm	0,12	0,07	0,06	0,03		
		média freq.	0,21	0,63	0,26	0,08		
		média condição	6,99	25,33	14	3,16	39,2	
		média freq.	0,17	0,64	0,35	0,08		
		epm	0,04	0,06	0,07	0,02		

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PÓS	S	993	0	5	1	0	10,13
			994	0	3	6	0	10,2
			1021	4	5	1	0	10,2
			1024	0	9	1	1	10,5
			1025	12	1	1	0	13,7
			1051	3	16	3	2	16,1
			1052	0	10	2	0	10,1
			média sessão	2,71	7	2,14	0,42	11,5
			média freq.	0,23	0,6	0,18	0,03	
			epm	0,13	0,14	0,07	0,02	
2ª		H	993	1	5	2	0	10,4
			994	1	7	11	1	10,1
			1021	22	4	2	2	20
			1024	0	8	1	1	10,9
			1025	5	6	2	0	10,6
			1051	3	9	6	0	11,5
			1052	1	6	3	3	10,1
			média sessão	4,71	6,42	3,85	1	11,9
			média freq.	0,39	0,53	0,32	0,08	
			epm	0,15	0,08	0,14	0,04	
3ª		A	993	0	6	3	0	10,2
			994	4	6	4	0	10,8
			1021	4	8	1	0	10,3
			1024	1	10	1	0	10,3
			1025	7	6	1	0	10,2
			1051	2	10	3	0	10,7
			1052	0	10	1	0	10,1
			média sessão	2,57	8	2	0	10,3
			média freq.	0,24	0,77	0,19	0	
			epm	0,1	0,08	0,05	0	
4ª		M	993	0	7	2	1	10,4
			994	4	9	5	1	10,3
			1021	1	10	1	1	10,2
			1024	0	10	4	1	10,9
			1025	0	10	2	1	10,4
			1051	2	10	1	1	10,8
			1052	1	9	1	0	10,2
			média sessão	1,14	9,28	2,28	0,85	10,4
			média freq.	0,1	0,89	0,21	0,08	
			epm	0,05	0,04	0,06	0,01	
média condição	11,13	30,7	10,27	2,27	44,1			
média freq.	0,25	0,69	0,23	0,05				
epm	0,05	0,04	0,04	0,01				

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	PÓS	E	1028	11	11	4	0	20
			1032	7	16	2	1	20
			1053	0	6	3	0	11,2
			1054	1	10	1	1	10,5
			1055	4	14	2	1	15,6
			1056	0	8	2	0	10,7
			1057	2	11	2	1	11,2
		X	média sessão	3,57	10,85	2,28	0,57	14,1
			média freq.	0,25	0,76	0,16	0,04	
			epm	0,08	0,07	0,02	0,01	
2ª		P	1028	9	13	2	0	20
			1032	1	20	4	5	20
			1053	0	7	1	0	11,4
		E	1054	2	9	1	0	10,3
			1055	0	9	2	0	10,2
			1056	1	10	1	1	10,3
		R	1057	1	10	1	1	10,5
			média sessão	2	11,14	1,71	1	13,2
			média freq.	0,15	0,84	0,12	0,07	
		3ª	I	epm	0,06	0,06	0,02	0,03
1028				1	10	1	1	10,4
1032				1	24	2	0	24,7
M			1053	0	10	1	0	10,3
			1054	1	10	1	0	10,3
			1055	0	10	1	0	10,2
E			1056	0	10	1	0	10,1
			1057	1	10	1	1	10,2
			média sessão	0,57	12	1,14	0,28	12,31
N			média freq.	0,04	0,97	0,09	0,02	
		epm	0,01	0,04	0,01	0,01		
		1028	2	10	1	1	10,3	
4ª		T	1032	2	10	1	1	22,3
			1053	0	10	1	0	10,5
			1054	1	11	2	0	11,6
		A	1055	0	10	1	0	10,1
			1056	0	10	1	0	10,1
			1057	0	10	1	0	10,5
		L	média sessão	0,71	10,14	1,14	0,28	12,2
			média freq.	0,05	0,83	0,09	0,02	
			epm	0,01	0,08	0,01	0,01	
	média condição		6,85	44,13	6,28	2,12	51,81	
média freq.	0,13		0,85	0,12	0,04			
epm	0,02	0,03	0,09	0,01				

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	REV1	C	991	4	6	5	3	10,3
			992	2	11	2	2	10,5
			995	3	9	4	1	10,4
			1020	1	10	1	2	10,2
			1030	4	16	4	2	10,6
			1050	0	10	2	1	10,3
			média sessão	2,33	10,33	3	1,83	10,3
			média freq.	0,22	1	0,29	0,17	
			epm	0,05	0,13	0,06	0,03	
2ª		O	991	6	6	6	1	10,5
			992	6	9	3	5	10,3
			995	2	10	4	1	10,3
			1020	2	10	1	1	10,4
			1030	2	12	2	0	10,7
			1050	1	10	2	2	11
			média sessão	3,16	9,5	3	1,66	10,5
			média freq.	0,3	0,9	0,28	0,15	
			epm	0,09	0,08	0,07	0,07	
3ª		N	991	4	4	3	1	10,3
			992	2	9	6	4	10,5
			995	3	8	2	0	10,2
			1020	2	10	1	1	10,4
			1030	0	10	1	1	10,6
			1050	1	10	1	2	10,5
			média sessão	2	8,5	2,33	1,5	10,4
			média freq.	0,19	0,81	0,22	0,14	
			epm	0,06	0,09	0,16	0,05	
4ª		R	991	7	6	4	3	10,4
			992	1	12	3	2	10,3
			995	2	10	1	3	10,3
			1020	1	13	4	2	13
			1030	2	10	1	0	10,7
			1050	0	10	1	0	10,3
			média sessão	2,16	10,16	2,33	1,66	10,8
			média freq.	0,2	0,94	0,21	0,15	
			epm	0,1	0,19	0,05	0,05	
	O	média condição	9,65	38,59	10,64	6,64	42	
		média freq.	0,22	0,91	0,25	0,15		
		epm	0,03	0,04	0,03	0,02		
		E	991	4	4	3	1	10,3
			992	2	9	6	4	10,5
995	3		8	2	0	10,2		
1020	2		10	1	1	10,4		
1030	0		10	1	1	10,6		
1050	1	10	1	2	10,5			
média sessão	2	8,5	2,33	1,5	10,4			
média freq.	0,19	0,81	0,22	0,14				
epm	0,06	0,09	0,16	0,05				

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	REV1	S	993	5	6	4	1	10,5
			994	4	9	5	2	10,6
			1021	1	10	2	1	10,2
			1024	1	10	2	1	11,1
			1025	1	12	2	3	12,5
			1051	1	13	3	0	13,6
			1052	1	11	3	1	11
			média sessão	2	10,14	3	1,28	11,3
			média freq.	0,17	0,89	0,26	0,11	
			epm	0,06	0,06	0,04	0,02	
2ª		H	993	5	6	2	0	10,3
			994	5	6	4	1	10,2
			1021	2	11	1	1	11,5
			1024	2	13	2	2	10,2
			1025	1	11	1	1	11,8
			1051	4	10	2	1	10,9
			1052	2	10	1	1	10,2
			média sessão	3	9,57	1,85	1	10,7
			média freq.	0,28	0,89	0,17	0,09	
			epm	0,06	0,09	0,04	0,02	
3ª		A	993	4	4	2	2	10,3
			994	10	6	5	0	10,2
			1021	2	11	1	2	11,4
			1024	1	10	1	1	10,5
			1025	2	10	1	1	10,9
			1051	2	10	1	0	10,8
			1052	2	10	1	0	10,2
			média sessão	3,28	8,71	1,71	0,85	10,6
			média freq.	0,3	0,82	0,16	0,08	
			epm	0,12	0,15	0,06	0,03	
4ª		M	993	5	6	1	0	10,2
			994	6	6	4	0	10,1
			1021	1	10	2	0	10,3
			1024	2	10	1	1	10,7
			1025	1	10	2	3	11,6
			1051	2	10	1	0	10,6
			1052	0	10	1	1	10,4
			média sessão	2,42	8,85	1,71	0,71	10,5
			média freq.	0,23	0,84	0,16	0,06	
			epm	0,09	0,07	0,04	0,03	
média condição	7,7	37,28	8,28	3,84	43,1			
média freq.	0,17	0,86	0,19	0,08				
epm	0,04	0,03	0,07	0,01				

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	REV1	E	1028	3	12	3	2	12,5
			1032	4	16	1	1	16,2
			1053	0	11	3	0	11,2
			1054	0	11	3	1	11,5
			1055	7	16	3	3	20
			1056	1	10	1	1	10,7
			1057	1	11	2	0	11,3
			média sessão	2,28	12,42	2,28	1,14	13,34
			média freq.	0,17	0,93	0,17	0,08	
			epm	0,05	0,02	0,03	0,02	
2ª		P	1028	1	11	2	2	11,1
			1032	0	11	1	1	11,2
			1053	3	12	2	2	12,1
			1054	3	16	3	5	16,9
			1055	10	16	1	4	20
			1056	0	10	1	1	10,2
			1057	1	10	1	1	10,3
			média sessão	2,57	12	1,57	2,28	13,1
			média freq.	0,19	0,91	0,11	0,17	
			epm	0,07	0,02	0,02	0,03	
3ª		E	1028	3	10	4	2	10,2
			1032	0	10	1	1	10,4
			1053	1	12	2	0	12,3
			1054	2	23	5	2	10,9
			1055	1	19	2	1	19,5
			1056	2	10	1	2	10,3
			1057	1	10	1	1	10,8
			média sessão	1,42	13,42	2,28	1,28	12
			média freq.	0,11	1,11	0,19	0,1	
			epm	0,04	0,17	0,06	0,03	
4ª		I	1028	3	11	1	1	11,1
			1032	2	11	2	0	11,3
			1053	6	17	2	2	18,5
			1054	8	16	2	3	20
			1055	0	14	2	2	10,8
			1056	1	11	1	0	11,5
			1057	0	10	1	2	11
			média sessão	2,85	12,85	1,57	1,4	13,4
			média freq.	0,21	0,95	0,11	0,1	
			epm	0,06	0,06	0,01	0,03	
	M	média condição	9,12	50,79	7,68	6,12	51,84	
		média freq.	0,17	0,97	0,14	0,11		
		epm	0,02	0,04	0,01	0,01		

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	REV2	C	991	1	10	3	1	10,2
			992	0	10	1	2	10,3
			995	2	17	7	5	24,8
			1020	3	10	1	0	10,8
			1030	1	10	1	0	10,2
			1050	2	10	2	0	10,4
			média sessão	1,5	11,16	2,5	1,33	12,7
			média freq.	0,11	0,87	0,19	0,1	
			epm	0,04	0,05	0,04	0,04	
2ª		O	991	5	3	3	2	10,5
			992	4	11	1	5	10,3
			995	6	10	5	6	10,2
			1020	3	10	1	2	10,1
			1030	1	10	2	1	10,4
			1050	0	11	2	1	11,4
			média sessão	3,16	9,16	2,33	2,83	10,48
			média freq.	0,3	0,88	0,22	0,27	
			epm	0,09	0,19	0,06	0,09	
3ª		N	991	5	5	7	2	10,8
			992	1	8	1	1	10,2
			995	1	9	4	0	10,1
			1020	1	10	1	2	10,1
			1030	3	10	2	2	10,2
			1050	0	10	1	1	10,2
			média sessão	1,83	8,66	2,66	1,33	10,2
			média freq.	0,17	0,84	0,26	0,13	
			epm	0,07	0,09	0,1	0,03	
4ª		T	991	0	6	8	0	10,2
			992	4	1	4	0	10,1
			995	1	9	6	0	10,4
			1020	0	10	1	1	10,1
			1030	4	10	1	2	10,3
			1050	1	6	1	0	10,1
			média sessão	1,66	7	3,5	0,5	10,2
			média freq.	0,16	0,68	0,34	0,04	
			epm	0,08	0,15	0,13	0,03	
	R	média condição	8,15	35,98	11	6	43,58	
		média freq.	0,18	0,82	0,25	0,13		
		epm	0,03	0,06	0,07	0,03		
		O	991	5	5	7	2	10,8
			992	1	8	1	1	10,2
995	1		9	4	0	10,1		
1020	1		10	1	2	10,1		
1030	3		10	2	2	10,2		
L	1050	0	10	1	1	10,2		
	média sessão	1,83	8,66	2,66	1,33	10,2		
	média freq.	0,17	0,84	0,26	0,13			
	epm	0,07	0,09	0,1	0,03			
	E	991	0	6	8	0	10,2	
992		4	1	4	0	10,1		
995		1	9	6	0	10,4		
1020		0	10	1	1	10,1		
1030		4	10	1	2	10,3		
	1050	1	6	1	0	10,1		
	média sessão	1,66	7	3,5	0,5	10,2		
	média freq.	0,16	0,68	0,34	0,04			
	epm	0,08	0,15	0,13	0,03			
	média condição	8,15	35,98	11	6	43,58		
	média freq.	0,18	0,82	0,25	0,13			
	epm	0,03	0,06	0,07	0,03			

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg
1ª	REV2	S	993	8	8	4	4	10,2
			994	6	12	7	3	10,5
			1021	1	10	1	1	10,1
			1024	2	10	1	1	10,3
			1025	2	10	2	1	10,2
			1051	1	8	1	1	10,4
			1052	0	9	3	0	10,2
			média sessão	2,85	9,57	2,71	1,57	10,2
			média freq.	0,27	0,93	0,26	0,15	
			epm	0,11	0,05	0,08	0,05	
2ª		H	993	4	8	2	1	12,1
			994	15	6	4	1	10,2
			1021	1	10	1	1	10,2
			1024	3	10	1	2	10,3
			1025	1	10	1	2	10,1
			1051	5	8	2	0	11,4
			1052	1	8	2	0	10,1
			média sessão	4,28	8,57	1,85	1	10,6
			média freq.	0,4	0,8	0,17	0,09	
			epm	0,2	0,06	0,04	0,03	
3ª		A	993	4	8	4	1	10,1
			994	2	6	6	0	10,1
			1021	1	10	2	0	10,1
			1024	1	10	1	0	10,5
			1025	2	10	1	1	10,2
			1051	4	7	1	0	10,8
			1052	1	10	2	2	10,2
			média sessão	2,14	8,71	2,42	0,57	10,2
			média freq.	0,2	0,85	0,23	0,05	
			epm	0,05	0,06	0,07	0,03	
4ª		M	993	0	2	2	0	10,2
			994	0	5	6	2	10,3
			1021	1	10	1	0	10,1
			1024	1	10	1	0	10,4
			1025	0	10	1	0	10
			1051	0	3	1	0	10,5
			1052	8	10	4	3	10,2
			média sessão	1,42	7,14	2,28	0,71	10,2
			média freq.	0,13	0,7	0,22	0,06	
			epm	0,11	0,15	0,07	0,04	
média condição			10,69	33,99	9,28	3,84	41,2	
média freq.			0,25	0,82	0,22	0,09		
epm			0,06	0,04	0,03	0,02		

Sessão	Condição	Grupo	Sujeitos	MOV	EXP	LOC	MAN	TT/30seg	
1ª	REV2	E	1028	0	10	1	0	10,2	
			1032	2	10	1	1	10,3	
			1053	0	9	4	0	10,8	
			1054	2	7	1	0	10,6	
			1055	0	8	1	1	10,3	
			1056	0	6	5	0	10,2	
			1057	0	8	5	0	10,5	
			média sessão	0,57	8,28	2,57	0,28	10,4	
			X	média freq.	0,05	0,79	0,24	0,02	
				epm	0,03	0,06	0,07	0,01	
1028		2		10	1	1	10,5		
2ª		P	1032	0	10	1	0	10,7	
			1053	0	8	1	0	11,2	
			1054	2	9	2	3	11	
			1055	2	12	1	0	12,2	
			1056	0	8	3	1	10,1	
			1057	0	8	3	0	10,8	
			média sessão	0,85	9,28	1,71	0,71	10,9	
			média freq.	0,07	0,85	0,15	0,06		
			epm	0,03	0,04	0,03	0,04		
			3ª	I	1028	0	10	1	0
1032		0			10	2	1	10,8	
1053		0			8	6	0	11,1	
1054		2			9	5	4	11,1	
1055		0			9	1	1	10,9	
1056		0			7	4	0	10,2	
1057		2			10	1	1	10,8	
média sessão		0,28			9	2,85	1	10,7	
média freq.		0,02			0,84	0,26	0,09		
epm		0,03			0,04	0,07	0,07		
4ª		M	1028	0	10	1	1	10,2	
			1032	1	10	1	0	10,5	
			1053	0	7	3	0	10,5	
			1054	2	7	1	0	10,3	
			1055	1	10	4	2	10,4	
			1056	0	1	5	0	10,8	
			1057	0	10	3	1	10,5	
			média sessão	0,57	7,85	2,57	0,57	10,4	
			média freq.	0,05	0,75	0,24	0,05		
			epm	0,03	0,13	0,06	0,03		
A	média condição	2,27	34,71	9,68	2,56	42,4			
	média freq.	0,05	0,81	0,18	0,06				
	epm	0,01	0,03	0,03	0,01				
	L	1028	0	10	1	1	10,2		
		1032	1	10	1	0	10,5		
1053		0	7	3	0	10,5			
1054		2	7	1	0	10,3			
1055		1	10	4	2	10,4			
1056	0	1	5	0	10,8				
1057	0	10	3	1	10,5				
média sessão	0,57	7,85	2,57	0,57	10,4				
média freq.	0,05	0,75	0,24	0,05					
epm	0,03	0,13	0,06	0,03					
média condição	2,27	34,71	9,68	2,56	42,4				
média freq.	0,05	0,81	0,18	0,06					
epm	0,01	0,03	0,03	0,01					