

# HABITUAÇÃO E SENSIBILIZAÇÃO COMPORTAMENTAL<sup>1</sup>

**Takechi Sato**

*Instituto de Psicologia - USP*

*Este trabalho apresenta uma revisão crítica das principais teorias de habituação e sensibilização comportamental. Habituação se refere ao desvanecimento da resposta ao longo de uma estimulação monótona, e sensibilização se refere a processos de incremento da resposta. A aparente simplicidade desses fenômenos e sua vasta distribuição na escala animal induziram pesquisadores a abrigarem sob um mesmo rótulo fenômenos bastante diferentes quanto à natureza e aos mecanismos causais envolvidos, gerando desacordos quanto a definições comportamentais mais detalhadas. Empiricamente os detalhes desses processos de incremento e decréscimo de resposta são bastante complexos porque os dois processos costumam ocorrer juntos. Os problemas encontrados no estudo desses processos são particularmente agudos nos estudos de animais em situações relativamente livres como no campo aberto ou na natureza, onde a ocorrência de outros fenômenos ainda mais complexos torna a análise.*

*Descritores: Habituação. Sensibilização. Pseudo-condicionamento. Plasticidade comportamental. Comportamento animal.*

## **Habituação**

**O** comportamento de um animal que está sendo submetido a uma estimulação monótona (isto é, a um estímulo que se repete a intervalos regulares ou que é apresentado continuamente) não permanece o mesmo ao

---

1 Parte da dissertação de Mestrado em Psicologia - área de concentração: Psicologia Experimental - IPUSP, 1975. Orientador: Fernando José Leite Ribeiro.

longo da estimulação; em geral, as respostas eliciadas no fim do treino com a estimulação são mais fracas do que aquelas eliciadas no início. Existem diversos fatores ou processos aos quais se poderia atribuir esse decréscimo de responsividade; tais processos poderiam estar localizados a níveis mais periféricos, como os processos de adaptação sensorial e os processos de fadiga muscular, ou ao nível do Sistema Nervoso Central (SNC).

### *Habituação como um processo central*

Diz-se que houve habituação quando os decréscimos da responsividade decorrentes de uma estimulação monótona são atribuídos a processos do SNC. Tais processos poderiam envolver, por exemplo, modificações nas sinapses da via SR, participação ativa de circuitos neurais paralelos à via SR, atuação específica de determinados “centros” neurais ou uma combinação desses fatores. Diante da possibilidade de o decréscimo poder ser atribuído a processos periféricos relativos ao receptor e ao efetor, é preciso tomar certas cautelas a fim de excluí-los como fatores mais importantes do decréscimo. Considera-se que o decréscimo de responsividade não é devido exclusivamente à adaptação sensorial nos seguintes casos:

1. ocorre aumento da responsividade quando a intensidade do estímulo é diminuída. Se a adaptação sensorial fosse o fator mais importante, deveríamos esperar um decremento ainda mais acentuado da resposta. Por exemplo, o reflexo de orientação que está habituado a um estímulo luminoso de 160 unidades relativas recupera a sua força quando se aplica um estímulo de 120 unidades relativas (Sokolov, 1960); a recuperação também ocorre quando o estímulo não é aplicado dentro do intervalo esperado (Sokolov, 1963);
2. ocorre redução da resposta eliciada através de um receptor previamente não estimulado após ter ocorrido habituação da mesma resposta, mas eliciada através de um outro receptor. Desde que a redução da resposta ocorre através de um receptor ainda não estimulado, a adaptação sensorial é excluída como o processo principal do decremento. Por exemplo, a habituação do reflexo de coçar diminui a força desse reflexo quando eliciado através de outros receptores (Sherrington, ver em Hinde, 1970a);

- a estimulação prévia numa entrada aferente diminui as respostas dos motoneurônios eliciados por outra entrada aferente (Wickelgren, 1967b);
3. ocorre alteração quanto à natureza da resposta. Isso indicaria que o receptor ainda reage ao estímulo monótono. Por exemplo, a resposta de retraimento em poliquetas *Nereis* eliciada por um estímulo táctil é substituída por uma resposta de ataque ao objeto usado na estimulação (Evans, 1969a, b);
  4. se, após ter ocorrido a habituação, o mesmo estímulo for efetivo quando apresentado num contexto diferente, a adaptação sensorial não pode ser considerada a causa principal do desvanecimento da resposta. Em bebês, por exemplo, quando certas respostas eliciadas por uma mistura de dois odores diferentes sofrem habituação, elas podem ser recuperadas pela apresentação de apenas um dos odores (Engen e Lipsitt, 1965);
  5. quando são utilizadas preparações neurofisiológicas nas quais o estímulo elétrico é aplicado diretamente na via sensorial (por exemplo, Thompson e Spencer, 1966; Wickelgren, 1967a, b), a adaptação sensorial está totalmente excluída como responsável pelo decremento da responsividade.

Exclui-se a fadiga muscular como o processo mais importante dos fenômenos de decremento da resposta nos seguintes casos:

1. quando, após ter ocorrido habituação a um estímulo, houver recuperação da resposta a esse estímulo mediante a aplicação de um estímulo extra (um estímulo diferente do estímulo monótono). Esse fenômeno é chamado de deshabituação. Se a fadiga do efeto fosse o único processo responsável pelo decremento, a recuperação da resposta não ocorreria. É preciso salientar que nem todos os estímulos extras provocam a recuperação da resposta: em geral, é necessário que esse estímulo seja forte e que provoque uma resposta incondicionada;
2. quando a resposta se recuperar ao se mudar a natureza do estímulo. Por exemplo, as respostas de retraimento em poliquetas *Nereis* que estão habituadas a choques mecânicos se recuperam vigorosamente quando se reduz a iluminação (uma sombra) e vice-versa (Clark, 1960a);
3. quando a resposta se recuperar ao se mudar algumas características do estímulo, tais como intensidade, frequência ou duração;
4. quando os mesmos músculos que sofreram habituação são efetivos em outros tipos de resposta. Por exemplo, a habituação da resposta de hosti-

lização (que envolve a produção de um determinado pio) a um predador em passarinhos da espécie *Fringilla coelebs* não impede que o animal realize outras atividades (por exemplo, cantar, cortejar, comer) que requeiram a utilização do mesmo conjunto de músculos (Hinde, 1954b);

5. quando a resposta que está sendo habituada é medida pela atividade elétrica do neurônio motor (por exemplo, Wickelgren, 1967a, b), exclui-se totalmente a fadiga muscular.

É preciso salientar que estas precauções não excluem totalmente a ocorrência da fadiga muscular e da adaptação sensorial na habituação de animais intactos; no entanto, se algumas dessas precauções forem tomadas, o decremento da responsividade não pode ser devido exclusivamente à adaptação e à fadiga, sendo necessário outro tipo de explicação.

A fadiga muscular e a adaptação sensorial são os dois fatores mais importantes a serem controlados num experimento de habituação. No entanto, outros fatores também podem estar envolvidos nas alterações de responsividade que ocorrem quando o animal é submetido a uma estimulação monótona; tais fatores (invasão do período refratário do neurônio, crescimento, maturação, idade, trauma etc) também devem ser excluídos do fenômeno da habituação:

1. invasão do período refratário do neurônio. Esse fator é excluído pelo fato de as estimulações normalmente utilizadas em experimentos de habituação terem frequências consideravelmente mais baixas do que aquelas que provocam a invasão do período refratário do neurônio;
2. crescimento, maturação e idade. Esses fatores são excluídos tanto pela utilização de grupos controle quanto pelo fato de os experimentos de habituação terem durações relativamente curtas, sendo bastante improvável que ocorra uma atuação marcante desses fatores;
3. trauma. Em geral, os estímulos utilizados nos experimentos de habituação não provocam conseqüências traumáticas para o animal, seja pela sua natureza, seja pela sua intensidade.

Os autores, em geral, não consideram a possibilidade de o decremento ser devido a alterações plásticas da junção neuromuscular. No entanto, os trabalhos de Bruner e colaboradores (Bruner e Kehoe, 1970; Bruner e Kennedy, 1970) com o *pitu (crayfish)* têm mostrado que essas alterações se

assemelham em vários detalhes às alterações plásticas que ocorrem em sinapses do SNC; essas alterações no SNC são consideradas por muitos autores como sendo o processo subjacente básico da habituação (por exemplo, Horn, 1967; Groves e Thompson, 1970).

### *Definições de habituação*

A habituação é um fenômeno generalizado entre as espécies animais, ocorrendo desde os protozoários (Osborn et al, 1973; Wood, 1973) até os seres humanos (Glaser e Whittow, 1957; Sokolov, 1963; Sokolov, 1969). Esse fenômeno é considerado como uma das formas mais elementares de plasticidade comportamental (Humphrey, 1933; Harris, 1943; Thorpe, 1963; Thompson e Spencer, 1966; Groves e Thompson, 1970).

Como em outros fenômenos comportamentais, supõe-se que as semelhanças entre os processos nas diversas espécies animais permitiriam agrupar tais fenômenos de decremento sob o mesmo rótulo geral de habituação; nesse caso, quanto mais detalhadas forem as semelhanças, maior é a probabilidade de estarmos falando do mesmo fenômeno. Da mesma maneira, as semelhanças entre a habituação neural e a habituação comportamental num sistema SR de um determinado animal permitiriam, eventualmente, descobrir um processo comum que estaria subjacente tanto à habituação neural quanto à habituação comportamental; nesse caso, quanto mais detalhadas forem as semelhanças maior é a probabilidade de os mecanismos subjacentes serem os mesmos. Os problemas de definição de habituação referem-se, entre outras coisas, à generalidade do fenômeno, à natureza do processo subjacente e à possibilidade de estarmos tratando de fenômenos diferentes sob um mesmo rótulo.

#### DEFINIÇÃO DE HARRIS

Segundo Thompson e Spencer (1966), a definição mais aceita de habituação é a de Harris (1943, p. 385): "...decremento da resposta que é resultante de uma estimulação repetitiva..."; Hinde (1970b) acrescenta também que a estimulação não precisa ser repetitiva, podendo ser contínua. Essa é, sem dúvida, a definição mais geral de habituação comportamental,

não sendo fundamentalmente questionada por nenhum autor. Ela não deve implicar que todos os sistemas SR exibem habituação, pois em muitos sistemas a habituação não foi encontrada: Lehner (1941) não conseguiu estabelecer a habituação do reflexo patelar do gato, do reflexo do biceps em seres humanos e da resposta pupilar, também em seres humanos; Griffin (1970) cita alguns estudos onde a habituação ocorre muito pouco, ou mesmo não ocorre, após certas lesões do SNC. Hinde (1970b), porém, acredita que a habituação se estabeleceria caso o treino de habituação fosse mais prolongado.

É preciso salientar que o decremento da resposta refere-se ao aspecto geral do processo: uma análise mais detalhada do curso da resposta costuma revelar um incremento logo no início do treino, seguido então do decremento da resposta (ver Hinde, 1954a, b; Hinde, 1970b; Groves e Thompson, 1970). A extensão em que esse fenômeno ocorre dependeria, segundo Groves e Thompson (1970), da intensidade e da frequência da estimulação. Dessa forma, embora seja correta quanto aos aspectos gerais do processo, a definição de Harris, se tomada estritamente, pode ser enganosa se quisermos elucidar o processo de habituação em detalhes. Além disso, os decrementos se dão em diferentes cursos de tempo, nas diferentes espécies; esse cursos de tempo dependem, ainda, do estado do organismo. Por essas razões, a definição de Harris deve ser considerada apenas o ponto de partida num estudo da habituação; seria pouco proveitoso especular sobre os mecanismos de habituação nas diversas espécies se a única coisa em comum fosse o decremento da resposta.

#### **DEFINIÇÃO DE THORPE**

Thorpe (1963) definiu a habituação como sendo “... o desvanecimento relativamente permanente de uma resposta resultante de uma estimulação repetida que não é seguida por qualquer tipo de reforçamento” (p. 54). Hinde (1970a) e Thompson e Spencer (1966) discordam de Thorpe quanto ao termo permanente. Thompson e Spencer argumentam que a recuperação espontânea de uma resposta habituada depende de um grande número de variáveis; assim, o caráter permanente ou temporário da habituação poderia depender das variáveis de procedimento. Hinde lembra também que a definição de

habituação proposta por Thorpe não é de uso comum entre os fisiologistas, que costumam trabalhar com processos de curta duração.

A parte mais importante da definição de Thorpe é a referência à ausência de conseqüências reforçadoras no treino de habituação. Thorpe (1963) e Thompson e Spencer (1966) enfatizam também que, quanto à natureza, as respostas utilizadas no treino de habituação não dependem de um treino de condicionamento anterior, sendo inatas.

É bastante difícil determinar o papel de fatores associativos na habituação. Em estimulações mais fortes (por exemplo, choques elétricos), a propriedade aversiva da estimulação abre a possibilidade de algum condicionamento estar ocorrendo e alterando o resultado comportamental. Nos experimentos em que o estímulo utilizado é apenas potencialmente perigoso (por exemplo, apresentação de uma coruja empalhada a um passarinho), o animal pode realmente aprender que o estímulo não é perigoso, como sugere Hinde (1954b). Groves e Thompson (1970) sugerem que o efeito do estímulo que desaparece (isto é, a resposta habituada se recupera quando se deixa de fornecer o estímulo dentro do intervalo esperado), descoberto por Sokolov (1969) em estudos com seres humanos, poderia ser explicado por condicionamento temporal.

O fato de não estar havendo um pareamento nítido de estímulos imposto pelo experimentador como nos procedimentos de condicionamento mais clássicos não é um argumento suficiente para eliminar os fatores associativos da habituação. O estímulo incondicionado (UCS) e o estímulo condicionado (CS) envolvidos poderiam se referir a características de um mesmo estímulo (ver Wickens e Wickens, 1942).

#### **DEFINIÇÃO DE THOMPSON E SPENCER**

Talvez a definição mais completa e com as implicações mais ambiciosas seja a de Thompson e Spencer (1966). Os autores afirmam que, no que se refere à habituação comportamental, as várias espécies apresentam características comuns; além disso, baseando-se em estudos de sistemas neurais bastante simples, pretendem que a habituação da resposta comportamental e a habituação da resposta neural compartilham características comuns.

Tentaremos demonstrar que a habituação do reflexo de flexão espinhal tem características idênticas às da habituação de respostas mais complexas do organismo intacto e que é, pelo menos parcialmente, acessível à análise em termos de mecanismos neurais (p.17).

Segundo os autores, existiriam nove características da habituação que seriam comuns a todos os fenômenos de habituação comportamental nas diversas espécies:

1. dado que um particular estímulo elicia uma resposta, a aplicação repetida do estímulo resulta numa diminuição de resposta (habituação). A diminuição é, em geral, uma função exponencial negativa do número de apresentações do estímulo;
2. se o estímulo for retirado, a resposta tende a se recuperar com o tempo (recuperação espontânea);
3. se forem fornecidas repetidas séries de treino em habituação e recuperação espontânea, a habituação se torna cada vez mais rápida (potenciação de habituação);
4. mantendo-se outras condições constantes, quanto mais rápida for a frequência do estímulo, mais rápida e/ou mais pronunciada é a habituação. O efeito ocorre em termos do tempo real e, dentro de certos limites, também em termos do número de tentativas;
5. quanto mais fraco for o estímulo, mais rápida e/ou mais acentuada é a habituação. Estímulos fortes podem produzir uma habituação não significativa;
6. os efeitos do treino de habituação podem continuar além do zero ou além do nível assintótico da resposta;
7. a habituação da resposta para um dado estímulo exhibe generalização de estímulos para outros estímulos;
8. a apresentação de um outro estímulo - geralmente forte - resulta numa recuperação da resposta habituada (desabituação). Essa recuperação é vista por Thompson e Spencer como um processo de sensibilização, superposto à habituação, provocado pela apresentação do estímulo extra. A sensibilização seria independente do processo de habituação;
9. sob aplicação repetida do estímulo desabitoador, o total da desabituação produzida se habitua (habituação da desabituação).

Os autores asseguram ter encontrado uma “... concordância praticamente completa das características paramétricas do fenômeno [de habituação] numa variedade ... ampla de animais e de respostas” (op. cit. p. 19); as nove características serviriam como a definição operacional detalhada da habituação. Dessa forma, um fenômeno poderia ser chamado de habituação na medida em que satisfizesse estas características.

Essas características têm sido freqüentemente citadas para definir um fenômeno como sendo de habituação (por exemplo Pinsky et al, 1970), mas a generalidade dessas características foi contestada por Hinde (1970b), que procura mostrar, discutindo cada uma das características propostas, que a habituação nas várias espécies e nos vários sistemas S-R nem sempre está de acordo com a “definição operacional detalhada” de Thompson e Spencer. Hinde aponta para a possibilidade de o decréscimo da responsividade ser produto da interação de diversos processos subjacentes, de curta e de longa duração, decrementais e incrementais, envolvendo diferentes organizações neurais e mecanismos subjacentes nas diferentes espécies; as similaridades na direção da mudança não seriam, em si mesmas, suficientes para implicar similaridades quanto ao mecanismo, embora a implicação se torne cada vez mais forte quanto mais detalhadas forem as similaridades. A complexidade do fenômeno da habituação é insistentemente enfatizada por Hinde: “...mudanças no comportamento dos organismos intactos raramente, e talvez nunca, dependem de mudanças unitárias nos mecanismos subjacentes...” (op. cit. p. 35 e 36)

(...) Dar o mesmo rótulo a mudanças ... no comportamento exploratório de um mamífero superior e a mudanças apenas superficialmente semelhantes em preparações fisiológicas simples de organismos inferiores... parece não ser a melhor estratégia. Parece ser preferível examinar a complexidade das mudanças envolvidas mediante as análises em cada nível de complexidade, usando diversas variáveis dependentes em cada caso, e comparar os dados de cada nível entre si. (op. cit. p. 37).

A posição teórica de Hinde quanto à habituação pode ser exemplificada pelos seus estudos com a habituação da resposta de hostilização do pássaro *Fringilla coelebs* (Hinde, 1954a, b; 1960 e 1970b). A resposta de hostilização (*mobbing*), eliciada normalmente por um predador, envolve a produção de um pio (*chink call*). Este pio se desvanece com a apresentação contínua seja

de uma coruja empalhada, de um modelo grosseiro em madeira ou mesmo de uma coruja viva dentro do aviário. Hinde conseguiu detectar mudanças na responsividade de curta e de longa duração, envolvendo processos decrementais e incrementais. Os decrementos na resposta foram classificados em dois tipos (Hinde, 1954b). Suas características são as seguintes:

1. decrementos de curta duração, avaliados por uma segunda apresentação do estímulo um pouco depois da primeira apresentação:
  - a) a recuperação é relativamente rápida;
  - b) a resposta, após se desvanecer como resultado da exposição prolongada a um estímulo, pode ser evocada apenas em menor grau por um outro estímulo;
  - c) a duração do desvanecimento depende fortemente da duração da exposição inicial;
  - d) o desvanecimento da resposta é mais rápido com um estímulo fraco da mesma classe.

Posteriormente Hinde (1960) constata que o desvanecimento rápido da resposta que ocorre a um estímulo fraco pode ser visto como uma característica da resposta mais fraca eliciada.

2. Decrementos de longa duração, avaliados por uma segunda apresentação do estímulo 24 horas após a primeira apresentação: a recuperação é relativamente lenta;
  - a) a resposta a um dos estímulos implica habituação aos outros estímulos somente se as situações de estímulo apresentarem características comuns;
  - b) a extensão da habituação depende apenas parcialmente da duração da exposição;
  - c) dentro dos limites dos experimentos apresentados pelo autor, a taxa de habituação depende apenas parcialmente da força do estímulo;
  - d) apresentações mais espaçadas do estímulo são mais efetivas do que apresentações menos espaçadas.

Para Hinde esses processos decrementais interagem com os processos incrementais de curta e de longa duração. Incrementos de curta duração podem ser detectados pelo incremento da resposta no início do treino, antes

de haver o desvanecimento; incrementos de longa duração podem ser detectados pelo fato de um estímulo fraco eliciar uma resposta com força acima do normal quando o estímulo é precedido por um estímulo forte 24 horas antes e pelo fato de a resposta à segunda apresentação de um mesmo estímulo, 24 horas após a primeira apresentação, ter uma latência menor (Hinde, 1960). Os efeitos de curta e de longa duração não diferem apenas em grau: em pássaros ingênuos que fornecem um número maior de pios nos seis primeiros minutos de apresentação do estímulo a latência é menor, o minuto em que ocorre o pico aparece mais tarde e a taxa de desvanecimento nos seis últimos minutos é menor do que em pássaros que apresentam um número de pios menor nos 6 primeiros minutos de apresentação do estímulo. Numa segunda apresentação do estímulo, após um curto intervalo de tempo, a taxa de pios é reduzida, a latência é maior, a taxa de desvanecimento é maior, mas o minuto em que ocorre o pico aparece mais cedo do que na primeira apresentação. Numa segunda apresentação, após um longo intervalo de descanso (24 horas), a taxa de pios ainda não atingiu o nível inicial, mas a latência é reduzida, o minuto em que ocorre o pico aparece mais cedo do que em pássaros ingênuos, mas é similar ao encontrado em pássaros testados após um curto intervalo de tempo, e a taxa de desvanecimento retorna ao valor encontrado em pássaros ingênuos (Hinde, 1970b). Portanto, fatores de incremento e de decremento, que podem ser de curta e de longa duração, interagem de maneira bastante complexa.

Quanto à generalidade do fenômeno, a semelhança da habituação em várias espécies se refere aos detalhes mais gerais do fenômeno. Quanto aos estudos que medem simultaneamente fenômenos neurofisiológicos e comportamentais, ainda não está claro como as pesquisas em preparações neurofisiológicas simples podem contribuir diretamente para a compreensão da habituação comportamental do animal intacto. Nas preparações mais simples, as aferências proprioceptivas são eliminadas, bem como são reduzidas ou eliminadas as influências de outros sistemas e “centros” na particular via S-R; as diferenças de complexidade e de funcionamento são evidentes. No animal intacto, intervêm outros sistemas comportamentais que podem inibir ou favorecer o funcionamento do sistema em estudo. No entanto, estudos neurais e comportamentais concomitantes podem dar pistas importantes sobre o fenômeno da habituação num dado animal e para um dado sistema. Além de Thompson e Spencer (1966) e Groves e Thompson

(1970), essa e a linha de pesquisa adotada por Kandel e colaboradores no trabalho com a *Aplysia* (Castellucci et al, 1970, Kandel et al, 1970; Kupferman et al, 1970; Pinsker et al, 1970) e por Krasne e colaboradores no trabalho com o pitu (Krasne e Roberts, 1967; Krasne, 1969; Krasne e Woodsmall, 1969).

### *Sensibilização*

O treino de habituação a um estímulo inicialmente efetivo pode produzir um decremento da resposta até o nível zero ou até um nível assintótico acima de zero. Evidentemente, não é necessário um treino de habituação para que um estímulo provoque uma resposta fraca ou uma resposta mais difusa de orientação: certos estímulos, quando apresentados pela primeira vez, produzem uma resposta fraca ou não detectável devido a sua intensidade baixa ou a sua natureza. Qualquer um desses estímulos-neutro, neutralizado pela habituação ou fraco - passa a produzir uma resposta forte quando precedido por certos tipos de estímulos. Esses estímulos, por serem diferentes dos usados no treino de habituação, são chamados de estímulos extras. O efeito incremental provocado por esses estímulos é estudado sob diferentes rótulos: desabilitação, sensibilização e pseudo-condicionamento; o conceito de nível de ativação também pode estar relacionado com os efeitos incrementadores.

### *Desabilitação*

O termo desabilitação é usado tanto descritivamente, indicando a recuperação da resposta que se encontrava habituada, quanto teoricamente, implicando que o estímulo extra provoca uma ruptura do processo de habituação, restabelecendo assim as condições preexistentes antes do treino. A desabilitação vista como um processo de ruptura de habituação não se sustenta diante de alguns fenômenos que normalmente ocorrem com a introdução do estímulo extra:

- a) desvanecimento espontâneo dos processos responsáveis pela recuperação da responsividade: quando se deixa passar um determinado tempo de descanso entre o estímulo extra e o estímulo neutro, o efeito incremental

desaparece; de modo geral, o montante da recuperação está inversamente relacionado com esse tempo de descanso. Isso acontece desde que os processos de recuperação espontânea da resposta ainda estejam no início. A relação inversa entre o montante da recuperação e o tempo de descanso indicaria que o processo de habituação não sofreu rupturas, uma vez que não é necessário um treino de habituação após o estímulo extra para que a resposta volte ao nível assintótico;

- b) dependendo do treino de habituação e do estímulo extra, a resposta recuperada pode atingir níveis superiores aos encontrados no início do treino de habituação, sugerindo que a desabituação não é um processo de ruptura e retorno ao nível inicial, mas um processo superposto à habituação.

Esses dois fenômenos são melhor explicados pela sensibilização.

### *Sensibilização*

A sensibilização pode ser definida como um incremento transitório da excitabilidade que decorre da apresentação repetida de um estímulo ou da introdução de um estímulo diferente na série de estímulos. A sensibilização não deve ser confundida com a excitabilidade que ocorre a intensidades relativamente baixas e de alta frequência; segundo Groves e Thompson (1970), tal excitabilidade estaria relacionada com os fenômenos cíclicos de recuperação. Para vários autores (por ex.: Groves e Thompson, 1970; Thompson e Spencer, 1966), a desabituação é considerada como um processo de sensibilização. A sensibilização pode durar alguns segundos, como no reflexo de flexão de gatos espinhais (ver em Groves e Thompson, 1970), ou até semanas, como no caso do reflexo de retraimento em *Aplysia* (Pinsker et al, 1973). A duração do fenômeno depende, em parte, da intensidade do estímulo extra (ver Pinsker et al, 1973).

### *Pseudo-Condicionamento*

O termo pseudo-condicionamento implica que o efeito incremental produzido pelo estímulo extra dura por muito tempo e representa uma forma de aprendizagem. Os procedimentos utilizados em estudos de pseudo-condicionamento envolvem aplicações repetidas de um estímulo

incondicionado e a apresentação de um estímulo neutro no final da série. O aparecimento da resposta pseudo-condicionada ao estímulo neutro é explicada por Wickens e Wickens (1942) como um processo de condicionamento clássico, onde os estímulos condicionados seriam certas características do estímulo incondicionado (no caso, o fato de o estímulo incondicionado ser apresentado abruptamente ou gradualmente). Nos seus experimentos, estímulos incondicionados abruptos apresentados um certo número de vezes fazem com que um número grande de animais respondam à luz abrupta aplicada logo após a série com os estímulos incondicionados; poucos desses animais respondem a uma luz gradual. Por outro lado, um número maior de animais respondem à luz gradual se o estímulo incondicionado for também gradual.

### *Diferenças entre sensibilização e pseudo-condicionamento*

Supõe-se geralmente que a diferença básica entre os dois fenômenos seja a de que o pseudo-condicionamento representaria uma forma de aprendizagem, ao passo que a sensibilização representaria apenas uma mudança transitória na excitabilidade que afeta os reflexos previamente existentes (ver p. ex.: Kimble, 1968; Kling e Stevenson, 1970). O experimento que mais apoia a pressuposição de que o efeito incremental no pseudo-condicionamento se deve a um processo de aprendizagem é o de Wickens e Wickens (1942), já descrito parcialmente acima. As diferenças entre os dois fenômenos seriam as seguintes:

#### ***Sensibilização***

1. Alterações relativamente transitórias da excitabilidade que influenciam reflexos preexistentes.
2. Os procedimentos não envolvem necessariamente apresentações repetidas do estímulo extra (incondicionado) antes da aplicação do estímulo neutro.

#### ***Pseudo condicionamento***

1. Alterações mais duradouras no comportamento que refletem aprendizagem.
2. Os procedimentos geralmente envolvem apresentações repetidas do estímulo incondicionado antes da aplicação do estímulo neutro.

3. O estímulo neutro, quando aplicado isoladamente, provoca uma resposta fraca semelhante ao estímulo extra. A resposta fraca eliciada é devida à habituação ou à intensidade fraca do estímulo; quanto à intensidade, o estímulo pode ser subliminar.
4. Ocorre um fortalecimento da resposta ao estímulo neutro.
5. Como decorrência de 4, o fortalecimento da resposta nova ocorre apenas a determinados estímulos neutros (a sensibilização é específica quanto ao estímulo neutro).
6. A latência da resposta sensibilizada é igual à latência da resposta incondicionada (resposta apresentada ao estímulo extra).
3. O estímulo neutro, quando aplicado isoladamente, não se assemelha, em qualquer grau, à resposta ao estímulo incondicionado.
4. Ocorre uma resposta nova ao estímulo neutro.
5. O estabelecimento da resposta se dá a qualquer estímulo neutro (o pseudo-condicionamento é não-específico quanto ao estímulo neutro).
6. A latência da resposta pseudo-condicionada é maior do que a latência da resposta incondicionada.

As diferenças quanto ao procedimento foram estabelecidas com base na literatura existente sobre os fenômenos; as outras diferenças foram baseadas em Kandel e Spencer (1968, diferença 4), Kimble (1968, diferenças 1 e 6) Kling e Stevenson (1970, diferenças 1, 3, 4, 5 e 6) e Prosser e Hunter (1936, diferença 6).

As diferenças entre sensibilização e pseudo-condicionamento apresentadas acima são mais abstratas do que aparentam ser: na prática, é difícil estabelecer tais diferenças. Outros fatores que contribuem para tornar ambígua essa separação entre sensibilização e pseudo-condicionamento são os seguintes: (1) raridade dos estudos sobre os fenômenos de incremento tal como descritos aqui; (2) detalhamento insuficiente para estabelecer tais diferenças nos poucos estudos existentes; (3) relativa permissividade com que os autores rotulam os seus fenômenos; (4) exclusão, às vezes precipitada, da sensibilização como processo de aprendizagem, em contraposição ao

pseudo-condicionamento, e 5) utilização de espécies muito diferentes. Um exame das diferenças propostas ilustrará alguns desses pontos.

## 1) TRANSITORIEDADE

Kimble (1968) e Kling e Stenvenson (1970) acentuam que o pseudo-condicionamento produz alterações de longa duração, baseando-se em grande parte nos estudos de Grether (1938) e de Harlow e associados (ver em Kimble, 1968). Grether descobriu que, em macacos, a resposta pseudo-condicionada de medo pode perdurar por 96 horas. No entanto, Pinsker et al (1973) conseguiram uma sensibilização em *Aplysia* que podia durar 3 semanas. A julgar pelo estudo de Pinsker et al, a permanência não é uma característica exclusiva do pseudo-condicionamento.

A duração desse tipo de fenômeno incremental, bem como de outros fenômenos comportamentais, raramente é um critério aceitável para classificá-lo; já em 1933, Humphrey escrevia que

(...) Muitas mudanças de comportamento que deveriam ser indubitavelmente consideradas como devidas à aprendizagem são de uma natureza muito temporária... Se as diferenças de tempo das várias formas de vida fossem levadas em consideração... o critério de duradouro ou o seu oposto não parecem distintos o suficiente para estabelecer uma linha demarcatória... [Estes critérios] dificilmente seriam uma linha demarcatória entre as atividades aprendidas e as não-aprendidas (op. cit. p. 121).

## 2) DIFERENÇAS DE PROCEDIMENTO

No experimento clássico de Grether (1938), os estímulos incondicionados eram repetidos a intervalos irregulares (2 a 5 min) por 10 vezes; o 11º estímulo é o estímulo neutro que provoca a resposta pseudo-condicionada; nos estudos de Groves e Thompson (1970), o estímulo sensibilizador era um surto de choques elétricos. Essa diferença de procedimento (o pseudo-condicionamento envolve repetidas aplicações do estímulo incondicionado; a sensibilização envolve a apresentação de um único estímulo extra) parece ser devida mais à tradição do que a um objetivo claro de separar os dois fenômenos. A sensibilização seguramente ocorre a

estímulos repetidos e não é improvável que algum pseudo-condicionamento ocorra mesmo com uma única apresentação do estímulo incondicionado.

### 3) ESPECIFICIDADE

Zilber-Gachelin (1966a), estudando a barata *Blabera fusca*, afirma que o aumento da resposta de fuga a um jato de ar quando o jato é precedido por choques mecânicos é devido à sensibilização e não ao pseudo-condicionamento. Essa sensibilização é não-específica, podendo desencadear respostas de fuga a um estímulo acústico, tátil ou mesmo visual; Wickens e Wickens (1942) mostram que o pseudo-condicionamento pode ser específico a uma determinada característica do estímulo, dependendo diretamente de certa característica do estímulo incondicionado. A julgar pelos rótulos dados aos fenômenos, a sensibilização pode ser não-específica e o pseudo-condicionamento pode ser específico a certas características do estímulo, contrariamente ao que propõem Kling e Stevenson (1970).

### 4) FORTALECIMENTO OU ELICIAÇÃO DE UMA RESPOSTA NOVA

Nos experimentos de Grether o estímulo neutro (som de campainha) provoca apenas uma pequena resposta de orientação ou mesmo nenhuma resposta observável; após o pseudo-condicionamento, a resposta (de medo) ao som é bastante vigorosa. Isso não deve implicar que o som (neutro) e um lampejo de luz (incondicionado) não tenham qualquer semelhança entre si: a apresentação de uma luz de intensidade bem fraca poderia não eliciar qualquer resposta ou eliciar apenas uma resposta de orientação; sons bem fortes, por outro lado, poderiam provocar uma resposta forte de medo. Por outro lado, ocorre sensibilização da resposta alimentar no poliqueta *Nereis diversicolor* a um súbito aumento de iluminação quando a luz, neutralizada por um procedimento de habituação, é precedida pela apresentação de comida (Evans, 1966b); Evans descarta os fatores associativos do fenômeno. Como a resposta à luz (retraimento) é bastante diferente da resposta à comida (aproximação) quando os estímulos são aplicados pela primeira vez, o fato de o animal apresentar uma resposta de aproximação eliciada pela luz após ter ocorrido a sensibilização pode ser considerada uma resposta nova. Na sensibilização da resposta alimentar do poliqueta *Nereis* é improvável que o

condicionamento esteja ocorrendo como no experimento de Wickens e Wickens (1942): além das precauções tomadas por Evans, deve-se salientar que o estímulo sensibilizador (comida) é apresentado uma única vez, o que atenua bastante a probabilidade de estar havendo um condicionamento às características do estímulo incondicionado. Assim, a julgar pelos rótulos empregados pelos autores, a sensibilização pode envolver a produção de uma resposta nova ao estímulo neutro, ao passo que o pseudo-condicionamento pode envolver o fortalecimento de uma resposta já existente.

#### 5) ESPECIFICIDADE QUANTO AO ESTÍMULO NEUTRO

Quanto a especificidade, ver (4).

#### 6) LATÊNCIA

É sabido que a latência das respostas condicionadas é maior do que a latência das respostas incondicionadas. Praticamente não existem estudos sobre a latência da resposta sensibilizada. Uma exceção é o estudo de Prosser e Hunter (1936) que mostra latências iguais às das respostas incondicionadas. Por falta de estudos detalhados, é difícil separar os dois fenômenos com base na latência, a não ser teoricamente pela implicação de que o pseudo-condicionamento é uma forma de aprendizagem e portanto exibiria uma latência maior e a sensibilização é uma excitação provocada pelo estímulo extra. No entanto, assim como para a habituação, a sensibilização produz uma mudança no comportamento que se encaixa na maioria das definições de aprendizagem. Uma posição mais cautelosa é a de verificar as diferenças em cada caso e tentar descobrir quais são os processos incrementadores da resposta e como reagem a cada variação de procedimento.

#### *Nível de ativação*

Nos exemplos de desabituação estudados acima, o estímulo desabitador elicia a mesma resposta que está sendo habituada. No entanto, o estímulo desabitador pode provocar um efeito mais geral no organismo (por exemplo, 'ativação', 'despertar', 'vigilância', 'atenção' etc.). Nesses casos, o estímulo desabitador, embora não provoque a mesma resposta que

está sendo habituada, pode recuperar a resposta habituada. Estes conceitos de ativação etc., foram desenvolvidos no contexto dos estudos de atividades altamente complexas dos organismos superiores (ver, por exemplo, Lindsley, 1960; Mackworth, 1969; Hinde, 1970a), mas também podem estar envolvidos, de alguma forma, nos processos de desabituação e habituação em geral. Por exemplo, Sharpless e Jasper (1956) descobriram que a desabituação ocorre somente quando o nível de alerta (*arousal*) está alto; Hinde (1970b) cita alguns estudos que mostram uma habituação mais acentuada quando se reduz a entrada sensorial geral. No entanto, as relações entre esses vários tipos de desabituação são ainda obscuras; nesses fenômenos talvez estejam envolvidos processos subjacentes muito diferentes, de modo a não permitir, no momento, comparações mais detalhadas entre eles.

### ***Relevância biológica da Habituação e da Sensibilização***

O fato de um animal diminuir a sua responsividade ao longo de uma estimulação monótona tem levado inúmeros autores a enfatizarem a importância biológica da habituação. Humphrey (1933), por exemplo, observa que os fenômenos de habituação “... ilustram uma propriedade característica e marcante do equilíbrio biológico. O processo tende, em geral, a conservar o padrão biológico existente antes do aparecimento do distúrbio ...[;]... a eliminação de movimentos ‘inúteis’ é econômica em termos das reservas de energia ...” (op. cit. 133). Na mesma direção, Thorpe (1963) escreve que “... em seu sentido mais amplo, a habituação é a simples aprendizagem de não responder a estímulos que tendem a se tornar insignificantes na vida do animal...[;]... esses estímulos obviamente não servem para liberar atos consumatórios” (op. cit. p. 53 e 54).

Clark (1960b) nota que três aspectos biologicamente importantes emergem dos estudos de habituação em poliquetas: (1) a taxa da habituação é relacionada com a força ou com a relevância do estímulo; (2) a taxa da habituação é relacionada com a estimulação normal que o animal experiencia no meio natural; (3) os animais são particularmente sensíveis a mudanças no padrão prevalente da estimulação de fundo. Segundo Clark, os estímulos usados nesses estudos são relacionados à presença de predadores (choque

mecânico, sombras em movimento, diminuição da intensidade luminosa) ou à proteção dos raios solares (aumento da intensidade luminosa). Os estudos realizados por Clark levaram-no a concluir que o poliqueta *Nereis pelagica* não reconhece a aproximação de um predador por um simples estímulo-sinal como o fazem algumas espécies de vermes, mas por um padrão complexo de estímulos que provoca efeitos tanto incrementais quanto decrementais (Clark, 1960a, b).

Segundo Humphrey (1933), uma mudança externa pronunciada requer uma ação compensatória mais pronunciada por parte do organismo, produzindo também uma alteração maior no equilíbrio biológico do animal. É curioso notar, no entanto, que eventualmente ocorre habituação (ou algum outro processo de adaptação) a uma estimulação perigosa para o organismo. Hinde (1954b) descobriu que a resposta de hostilização do passarinho *Fringilla coelebs* se habitua na presença de um predador vivo dentro do seu viveiro; Brown e Wagner (1964) e Miller (1960), trabalhando com ratos, e Church et al (1966), trabalhando com cães, mostraram que o aumento gradual dos choques elétricos nas sucessivas tentativas aumenta a resistência do animal ao estímulo doloroso e diminui as respostas autonômicas (ver também Davis e Wagner, 1969). Humphrey (1933) por sua vez, descreveu um experimento em que rãs conseguiram sobreviver a temperaturas letais quando a temperatura foi aumentada gradualmente. Humphrey (1933) afirma que, a despeito das exceções, a

(...) hipótese mais conservadora é a de que, sob certas condições, a adaptação ocorre a certos estímulos mas não a outros; em geral, e possivelmente por um processo de seleção, o primeiro grupo contém os estímulos não perigosos e o segundo grupo contém os estímulos perigosos. Além disso, pelo menos uma parcela importante dos estímulos perigosos é de intensidade bastante alta (op. cit. p. 150).

Isto, segundo Humphrey, evitaria o critério teleológico de 'periculosidade'.

A sensibilização também é vista como uma forma de plasticidade comportamental não-associativa de grande importância biológica para o animal: Evans (1966a, b) mostra que em *Nereis diversicolor* estímulos perigosos sensibilizam a resposta habituada de retraimento a um estímulo luminoso e que comida sensibiliza a resposta de aproximação. Sob condições naturais, esses fenômenos se constituiriam em mecanismos biológicos altamente adaptativos, aumentando a probabilidade de fugir de possíveis

predadores, num caso, e de ter maior acesso à alimentação, no outro. Wells e Wells (1971) notam que a ausência de aprendizagens associativas e a predominância da sensibilização não se constitui numa desvantagem adaptativa para gastrópodos do gênero *Physa*:

Uma tendência a realizar movimentos que resultem em segurança ... em resposta a qualquer estímulo súbito deve ser vantajosa e é claramente adaptativo que esta resposta ocorra mais prontamente quando a experiência passada recente mostrou que o ambiente, pelo menos no momento, é hostil (op. cit. p. 311).

Os mecanismos não-associativos envolvidos na sensibilização seriam cada vez mais importantes quanto mais se desce na escala filogenética, em detrimento do condicionamento (Wells e Wells, 1971). Isto não exclui, no entanto, a generalidade do fenômeno em todos os níveis filogenéticos.

Evans (1966a, b) e Wells e Wells (1971) consideram que processos associativos não estão envolvidos na sensibilização; no entanto, embora possa ser verdadeiro que a sensibilização represente uma forma de modificação plástica não-associativa do comportamento, é possível que fatores associativos também possam estar envolvidos em certos casos. Evans (1966a, b) julga ter descartado essa possibilidade, pois não detectou nenhuma associação da resposta incondicionada com os lugares do viveiro; 'lugar' pode não ser o estímulo condicionado mais importante. Wickens e Wickens (1942) mostraram que certas características do estímulo incondicionado podem servir como estímulos condicionados. De qualquer forma, apesar de poder existir algum fator associativo na sensibilização, é pouco provável que seja o fator crucial, sendo, quando muito, um subproduto do procedimento.

### ***Teorias da Habituação e da Sensibilização***

Existem poucas teorias construídas especialmente para a habituação. A maior parte delas foi formulada em termos neurais, seja no contexto das respostas complexas de orientação (por exemplo Sokolov, 1963), seja no contexto de preparações neurofisiológicas simples de animais espinhais (por exemplo Thompson e Spencer, 1966) ou de invertebrados (por exemplo Kandel et al. 1970); tais teorias são geralmente formuladas em termos de

mecanismos sinápticos e/ou de mecanismos que envolvem sistemas de circuitos neurais paralelos. A teoria estritamente comportamental mais conhecida é a de Hull (1943), que utiliza o conceito de inibição reativa para explicar os fenômenos de decremento da resposta; no entanto, esse conceito não foi desenvolvido especialmente para a habituação.

Algumas teorias foram formuladas em termos tanto neurais quanto comportamentais, mas se desenvolveram a partir da análise neurofisiológica de sistemas reflexos bastante simples. Embora este trabalho trate apenas da habituação comportamental, é muito difícil, num trabalho sobre habituação, deixar de falar dos recentes avanços neurofisiológicos nesse campo, seja devido à sua importância, seja devido ao volume de publicações. A enumeração que se segue apresenta algumas das teorias mais conhecidas, mas não pretende ser nem exaustiva, nem exclusiva.

### *Teoria do processo duplo*

Recentemente foi formulada por Groves e Thompson (1970; ver também Groves, Lee e Thompson, 1969; Groves e Lynch, 1972), a teoria dos dois processos que, segundo os autores, é adequada para explicar tanto os dados comportamentais quanto os neurofisiológicos. A teoria pressupõe dois processos hipotéticos, um decremental (habituação) e o outro incremental (sensibilização), que se desenvolvem independentemente no SNC; o resultado comportamental seria o resultado final da interação desses dois processos. Os autores inferem dois sistemas, a *Via S-R*, o caminho mais direto no SNC entre o estímulo e a resposta, e o sistema *Estado*, o conjunto de vias, sistemas e regiões que determinam o nível geral de responsividade do animal. A habituação se desenvolveria na via S-R e a sensibilização no sistema Estado. Os autores apresentam diversas evidências para a sua teoria.

### EVIDÊNCIAS COMPORTAMENTAIS

Uma das evidências apresentadas pelos autores da existência de mais de um processo subjacente ao treino de habituação é o fato, largamente conhecido, de as curvas de habituação apresentarem uma *corcova* no início do treino de habituação, isto é, um aumento inicial na força de resposta. O

aparecimento dessa corcova dependeria de certas características da estimulação (intensidade e frequência) e da excitabilidade da preparação neurofisiológica ou do organismo; uma teoria que apenas supõe processos decrementais torna-se insustentável, pois não consegue explicar esse aumento inicial na força de resposta.

Há um outro fenômeno comportamental que mostraria, segundo os autores, que a sensibilização é independente da habituação. Como já vimos anteriormente, a desabituação, isto é, a introdução de um estímulo extra na série de estimulações repetitivas, faz com que o estímulo usado no treino de habituação recupere momentaneamente a sua efetividade inicial. A re-habituação posterior costuma ser mais pronunciada, e com poucas estimulações as respostas do animal já estão novamente no seu nível assintótico. No entanto, para que ocorra a diminuição da responsividade após a introdução do estímulo desabitador não é necessário que o treino de habituação prossiga, indicando que o estímulo desabitador provoca uma excitabilidade momentânea, superposta ao processo de habituação, que decai espontaneamente com o tempo; assim, a sensibilização não afetaria o processo de habituação.

#### EVIDÊNCIAS NEUROFISIOLÓGICAS

Os autores realizaram uma série de experimentos em gatos espinhais onde registravam simultaneamente a amplitude da contração muscular e a atividade de vários interneurônios. Os autores encontraram três tipos de interneurônios: interneurônios não-plásticos, que não apresentavam mudanças na responsividade com as repetidas aplicações do estímulo, interneurônios plásticos do tipo H, que apresentavam apenas diminuição da responsividade e interneurônios plásticos do tipo S, que apresentavam um incremento no começo do treino com a estimulação repetitiva (o incremento cessava após um certo número de estímulos aplicados e o neurônio voltava a sua responsividade inicial, podendo atingir valores até mais baixos do que no início). Os autores não conseguiram desabituar o interneurônio H, ao passo que o interneurônio S exibia desabituação; consideram que o interneurônio H faz parte da via SR e o interneurônio S faz parte do sistema Estado, dado que o interneurônio H exibe uma latência bem pequena e o interneurônio S

exibe uma latência muito grande, sendo improvável que participe da via SR. No contexto da teoria, o equilíbrio relativo entre a sensibilização e a habituação depende, em parte, da intensidade da estimulação: estímulos fracos ativariam principalmente o sistema SR, enquanto que estímulos fortes ativariam principalmente o sistema Estado. Como consequência, o treino de habituação com um estímulo fraco produziria um decremento mais acentuado da resposta, ao passo que o treino com um estímulo forte produziria uma habituação menos acentuada. Estes processos, incremental e decremental, seriam intrínsecos à sinapse; segundo os autores, não há necessidade de se postular ligações ativas entre circuitos paralelos que envolvam inibições sinápticas. A habituação seria compreendida através de mecanismos de depressão sináptica a estímulos de baixa frequência e a sensibilização poderia envolver um mecanismo de potenciação pós-tetânica. A teoria do processo duplo é formalizada como se segue:

1. todo estímulo que evoca alguma resposta comportamental tem duas propriedades: elicia uma resposta e influencia o estado do organismo. A resposta é eliciada através da via SR;
2. a repetição de um estímulo efetivo resulta num processo decremental inferido na via SR chamado de habituação;
  - a) durante o treino de habituação, a habituação se desenvolve exponencialmente e atinge um nível assintótico;
  - b) a taxa do desenvolvimento e o grau da habituação relativa estão diretamente relacionados com a frequência do estímulo e inversamente relacionados com a intensidade do estímulo. A frequência tem um efeito forte sobre a habituação e a intensidade um efeito fraco;
  - c) a habituação decai espontaneamente com a retirada do estímulo habitador (recuperação espontânea);
  - d) séries repetidas de treino de habituação e de recuperação espontânea resultam numa habituação cada vez mais acentuada;
  - e) ocorre generalização da habituação ao estímulo de teste;
3. a apresentação de um estímulo efetivo resulta num processo incremental inferido, presente num estado de excitação ou tendência a responder do organismo, chamado de sensibilização;

- a) o processo de sensibilização ocorre no sistema Estado, mas não na via SR;
  - b) durante o treino de habituação, a sensibilização inicialmente cresce, decaindo posteriormente;
  - c) a quantidade e a duração da sensibilização estão diretamente relacionadas com a intensidade do estímulo. Em intensidades altas, a sensibilização é diretamente relacionada com a frequência do estímulo. Em intensidades baixas, ocorre pouca ou nenhuma sensibilização;
  - d) a sensibilização decai espontaneamente com a retirada do estímulo que a provocou;
  - e) apresentações repetidas do estímulo sensibilizador resultam numa sensibilização cada vez menos acentuada, isto é, a sensibilização decresce ou se habitua;
  - f) ocorre generalização da sensibilização ao estímulo de teste;
  - g) a desabituação é um exemplo de sensibilização;
  - h) sob certas circunstâncias, pode ocorrer condicionamento temporal da sensibilização;
4. os dois processos (habituação e sensibilização) ocorrem independentemente um do outro, mas interagem a fim de fornecer o resultado comportamental.

Os autores supõem que, devido às características encontradas nos interneurônios estudados (S ou H), esses interneurônios seriam parte do substrato neural dos processos teóricos propostos; quanto ao interneurônio não-plástico, os autores apenas citam a sua existência, não lhe dedicando maiores atenções.

A diminuição da responsividade do interneurônio H e a diminuição do efeito incremental do interneurônio S seriam devidos a processos de depressão sináptica, não envolvendo inibição pré ou pós-sináptica através de cadeias paralelas de neurônios; a inibição é supostamente eliminada pelos autores como o processo principal pelos seguintes dados: (1) substâncias que bloqueiam a inibição (picrotoxina no caso de inibição pré-sináptica e estricnina no caso da inibição pós-sináptica) não afetam o processo de habituação; (2) quando a habituação já está acentuada, não se registra aumento

de atividade em interneurônios que eventualmente poderiam ser responsáveis pela maior inibição através de atividade tônica cumulativa; essa atividade tônica cumulativa, segundo os autores, deve ser postulada, pois o curso de tempo da inibição é muito curto.

A despeito das evidências que apoiam a teoria de Groves e Thompson, é preciso notar que os efeitos incrementais e decrementais não se diferenciam apenas entre si quanto aos mecanismos; esses efeitos, quando tomados isoladamente, também apresentam muitas diferenças quanto ao curso de tempo e quanto à rapidez com que são eliciados. Assim, incrementos de longa duração apresentam características que são diferentes dos incrementos de curta duração. Hinde (1960) detecta pelo menos quatro processos que poderiam estar afetando a habituação: processos incrementais e decrementais, de curta e de longa duração; a interação desses processos pode produzir resultados comportamentais bastante complexos, como já foi visto anteriormente.

Adotando com muita ênfase a hipótese de depressão sináptica, Groves e Thompson eliminam a inibição pré ou pós-sináptica com base tanto na ineficácia dos bloqueadores químicos da inibição quanto no curso de tempo do fenômeno da inibição. No entanto, algumas restrições, embora não cruciais, podem ser feitas:

- a) quanto ao bloqueio químico. As substâncias químicas citadas não bloqueiam todo tipo de inibição (Wall, 1970 e Horn 1970); além disso, Kozak et al (1962) mostram que certas drogas que neutralizam ou que acentuam a inibição têm um profundo efeito na habituação;
- b) quanto ao decurso de tempo. O decurso de tempo muito baixo da inibição não pode ser considerado uma crítica crucial às hipóteses de inibição: Wall (1970) nota que “A existência da potenciação pós-tetânica numa cadeia inibitória paralela, associada com a via do reflexo de flexão, é a hipótese mais plausível para explicar a habituação do reflexo” (op. cit. p. 206). Além disso, a depressão sináptica também exibe um decurso de tempo muito curto, embora bem maior do que o decurso da inibição; a depressão sináptica não explicaria, portanto, a habituação de longa duração. Thompson e Spencer (1966) sugerem um outro processo que também envolve depressão sináptica para explicar a habituação de longa duração. Este processo seria a dessensibilização da membrana pós-sináptica (ver Shar-

pless e Jasper, 1956; Sharpless, 1964), que pode durar dias. No entanto, Castellucci et al (1970) sugerem que a rapidez e a eficiência com que um procedimento desabituaador (no caso, facilitação heterossináptica) recupera a resposta habituada de retraimento em *Aplysia* implica que a alteração da receptividade da membrana pós-sináptica não pode ser o fator envolvido.

Quanto ao fato de os autores não encontrarem interneurônios que apresentassem respostas cada vez mais fortes, quanto mais acentuada fosse a habituação, é preciso notar que

(...) a hipótese de uma ligação ativa não pode ser rejeitada com base na evidência negativa, na medida em que os eventos críticos podem acontecer em neurônios ou partes do neurônios que não são acessíveis às técnicas atuais de registro com microeletrodos (Bures e Buresova, 1970, p. 371).

### *Teorias neurais da habituação*

A habituação é um dos poucos fenômenos que podem ser analisados simultaneamente em termos comportamentais e neurais. A acessibilidade faz da habituação um dos fenômenos mais promissores para a análise detalhada dos mecanismos neurais subjacentes ao comportamento. Quando se trabalha com preparações simplificadas (por exemplo, Thompson e Spencer, 1966; Groves e Thompson, 1970; Kandel, et al 1970), é comum o estudo simultâneo da resposta neural e da resposta comportamental. Vários fenômenos podem ser responsáveis pelas modificações da resposta neural. Esses fenômenos podem ser agrupados em duas categorias, como o fazem Groves e Thompson (1970): (1) Mecanismos intrínsecos à sinapse e (2) Mecanismos extrínsecos à sinapse.

#### MECANISMOS INTRÍNSECOS À SINAPSE

Muitos autores defendem a hipótese de que a habituação seria devida à depressão sináptica e/ou à dessensibilização da membrana pós-sináptica. O termo depressão sináptica engloba vários fenômenos que afetam a eficiência da sinapse (desequilíbrio entre a mobilização e a utilização do neurotransmissor, acúmulo de potássio extracelular etc.). A dessensibilização da membrana também afeta a eficiência da sinapse, mas ao invés de afetar a

liberação e a mobilização de neurotransmissores, afeta a receptividade da membrana pós-sináptica. Horn (1967) denominou esses mecanismos de SGD. (*self-generated depression*). A depressão sináptica e a dessensibilização da membrana ocorrem sem que haja necessidade de postular a formação de inibição em circuitos paralelos de neurônios. Dentre os autores que sustentam a hipótese da depressão sináptica e/ou da dessensibilização da membrana para explicar a habituação podemos citar Sharpless (1964), Thompson e Spencer (1966), Horn (1967; 1970), Groves e Thompson (1970) e Kandel et al (1970).

Kandel e colaboradores (Castellucci et al, 1970; Kandel et al, 1970; Kupfermann et al, 1970; Pinsker et al, 1970) realizaram um extenso trabalho sobre a habituação em moluscos do gênero *Aplysia*; envolvendo desde o comportamento de retraimento da guelra (*gill*) a estímulos naturais que eliciam o reflexo de defesa, até a resposta de certos motoneurônios a estímulos aplicados no nervo aferente. Os autores concluem que a habituação é explicada pela depressão sináptica e que a deshabituação envolve o mecanismo de facilitação heterossináptica (Castellucci et al., 1970; Kandel et al., 1970), mas notam que, embora não tenha um papel importante nos fenômenos estudados, ocorre inibição pré-sináptica no gânglio estudado.

Thompson e Spencer (1966) acreditam que a depressão sináptica e a dessensibilização da membrana são fatores importantes no conhecido efeito de retardamento da habituação produzido pelas lesões de centros superiores:

(...) respostas complexas tendem a se habituar mais rapidamente que as mais simples. Se o grau de complexidade da resposta é refletido no aumento do número de interneurônios interpostos entre o estímulo e a resposta e no aumento da duração de seus disparos repetidos, estes fatores, por si sós, podem explicar a habituação mais rápida. O efeito de lesões no SNC sobre a habituação da resposta comportamental pode ser reconsiderada desta maneira; lesões efetivas removem muitos interneurônios normalmente envolvidos em respostas complexas e, portanto, podem acarretar um maior atraso na habituação (op. cit. p. 38).

Assim, a redução da habituação em animais lesionados seria explicado pela redução do número de sinapses que apresentam depressão sináptica, diminuindo assim o total da depressão sináptica no sistema.

A hipótese de Thompson e Spencer foi recentemente criticada por Griffin (1970), cujos estudos mostram uma especificidade da área frontal do córtex sobre a habituação. Embora enfatize que essa área não é a responsável pelo processo de habituação, Griffin mostra que, em ratos, lesões bilaterais na área frontal enfraquecem o efeito habitador de resfriamentos localizados e de choques elétricos na taxa de batimento cardíaco. O fato de a estimulação das mesmas áreas ter um efeito contrário à lesão, isto é, o de acelerar a habituação, fortalece a hipótese do autor de que a área frontal acelera as mudanças plásticas que ocorrem em outros lugares do SNC. Esses efeitos não aparecem quando a lesão e a estimulação são feitas em outras áreas do córtex. As influências do córtex frontal parecem ser permanentes, uma vez que os efeitos do treino de habituação com os animais intactos permanecem mesmo com uma lesão ou uma transecção espinhal posterior. Isso indicaria que a área frontal é importante para a ocorrência da habituação e que, uma vez que o processo de habituação já tenha se estabelecido nos centros inferiores, a área frontal não é mais necessária. Griffin nota uma semelhança entre esses dados e os encontrados por Di Giorgio (ver Thompson, 1973): a assimetria postural provocada pela lesão unilateral dos hemisférios cerebelares permanece estável após uma transecção medular quando o intervalo entre a lesão e a transecção é maior do que 45 min. Esses fenômenos não são exclusivos de vertebrados: baratas decapitadas retêm por mais tempo a aprendizagem instrumental quando o treino é fornecido antes da decapitação (Chen, Aranda e Luco 1970). Portanto, estabelecem-se modificações permanentes da ação reflexa em níveis mais inferiores do SNC quando as influências dos centros superiores permanecem por um certo tempo.

Griffin contesta as teorias que enfatizam o papel da SGD na habituação, mostrando que, ao contrário do que se poderia prever com a hipótese da SGD, o decremento da resposta é diretamente proporcional ao intervalo entre os estímulos; esses resultados, até certo ponto surpreendentes tendo em vista os parâmetros de Thompson e Spencer (1966), foram obtidos medindo-se a tensão isométrica de um determinado músculo em resposta a uma estimulação elétrica na pata traseira ipsilateral. Concluindo, Griffin considera que a habituação do reflexo de flexão em ratos é um mecanismo que ocorreria a nível segmentar; esse mecanismo, em consequência de uma encefalização progressiva, tornou-se subordinado à atividade dos centros superiores, que podem acelerar ou retardar a habituação.

## MECANISMOS EXTRÍNSECOS À SINAPSE

Muitos autores sustentam que a habituação é produto de uma ligação ativa entre circuitos neurais paralelos e a via SR; esses circuitos paralelos desenvolveriam uma atuação inibitória sobre a via SR à medida que os estímulos são repetidos. Dois tipos de mecanismos principais poderiam estar envolvidos na hipótese da inibição: (1) inibição pré-sináptica, proveniente da despolarização parcial do terminal pré-sináptico e (2) inibição pós-sináptica, proveniente da hiperpolarização da célula pós-sináptica. Em linhas gerais, o primeiro mecanismo tem como conseqüência a redução da liberação de neurotransmissores na sinapse e o segundo tem como conseqüência o aumento do limiar de disparo do neurônio pós-sináptico. Dentre os autores que sustentam uma hipótese de inibição para os fenômenos de habituação pode-se citar Holmgren e Frenk (1961), Kozak et al (1962), Wickelgren (1967a, b), Wall (1970), e todos os autores influenciados por Pavlov.

Wickelgren (1967b) criticou a teoria de depressão sináptica com base na assimetria da generalização da habituação de reflexos espinhais. Nesse fenômeno, a resposta de um motoneurônio exibe habituação a uma estimulação no aferente A e no aferente B; no entanto, pode acontecer de a habituação à estimulação em A não afetar a responsividade à estimulação em B, mas a habituação em B afetar a responsividade em A. Segundo a autora, essa assimetria não seria explicada pelas teorias de depressão sináptica, pois é improvável que as vias comuns às duas estimulações exibam generalização unidirecional, dado que a depressão nas vias comuns não é afetada unidirecionalmente. Horn (1970), no entanto mostra alguns arranjos neurais hipotéticos onde é possível ocorrer transferência unidirecional da habituação apenas supondo mecanismos de depressão sináptica. Wickelgren (1967a) salienta ainda que as características da habituação que ela encontrou registrando as respostas dos motoneurônios são muito mais semelhantes à potenciação pós-tetânica do que à depressão a baixa freqüência. Assim, a habituação seria entendida como um processo de inibição que se formaria em cadeias paralelas de neurônios onde um dos elementos exibiria potenciação pós-tetânica.

No presente, não há nenhuma indicação clara de que exista apenas um único mecanismo neural comum a todo tipo de habituação. Os estudos

realizados em diferentes espécies e em diferentes estruturas do SNC sugerem que existem diferentes mecanismos de habituação que variam em complexidade e duração; a maneira como esses mecanismos interagem para produzir o resultado comportamental ainda é obscura. Em geral, os estudos neurofisiológicos não apresentam conclusões mais seguras. Uma das exceções é o estudo de Kandel e colaboradores (ver em Kandel et al, 1970) que mostram que a depressão sináptica é o fator envolvido na habituação de *Aplysia*; esse estudo envolveu o conhecimento de toda circuitaria do sistema nervoso do animal. O conhecimento aprofundado da anatomia e do funcionamento do SNC é fundamental nesses estudos, o que não se consegue com muita facilidade no SNC de vertebrados. Apesar do sucesso no estudo de *Aplysia*, os autores afirmam que

(...) Seria ingênuo acreditar, com base nas evidências limitadas atualmente disponíveis, que todas as formas de habituação podem ser explicadas por um mesmo mecanismo comum (Kandel et al, 1970, p. 318).

### *Teorias de origem pavloviana*

A grande semelhança entre a habituação e a extinção experimental do reflexo condicionado tem levado vários autores a explicar a habituação com os mesmos processos envolvidos na extinção. As semelhanças são tão grandes que é difícil não ser cativado por essa hipótese: quase todas as características da habituação formuladas por Thompson e Spencer (1966) se aplicam também à extinção, se considerarmos os dados fornecidos por Pavlov (1927):

1. ocorre diminuição da secreção salivar ao estímulo condicionado quando este é apresentado repetidamente sem o estímulo incondicionado (p. 49 em diante);
2. a rapidez da extinção é diretamente relacionada com a frequência (p. 52 e 53);
3. o número de treinos com o estímulo condicionado apresentado isoladamente potencia a extinção, de tal forma que a extinção se torna cada vez mais rápida (p. 54);
4. ocorre generalização da extinção (p. 54);
5. a extinção continua além do zero (p. 57);

6. a extinção se desvanece espontaneamente com o passar do tempo (p. 58);
7. ocorre recuperação da resposta extinta através da introdução de um estímulo extra (p. 62 a 65), que Pavlov denominou desinibição. A desinibição ocorre a vários estímulos, desde a colocação de ácido na boca do animal até a entrada do Dr. Pavlov na sala de experimentação;
8. ocorre extinção da desinibição (p. 67).

Thompson e Spencer (1966) adicionam apenas um parâmetro: a relação inversa entre a intensidade do estímulo e a taxa de decremento.

A extinção é explicada por Pavlov como sendo o estabelecimento de um estado inibitório que aparece com o estímulo condicionado não-reforçado; essa inibição se somaria ao longo da repetição do estímulo. O fato de a extinção ser mais rápida quando o estímulo condicionado é apresentado em frequências mais altas poderia ser explicado pela existência de uma taxa de desvanecimento espontâneo da inibição que ocorre entre os estímulos: dado que os estímulos são fornecidos em intervalos curtos, a inibição se desvaneceria muito pouco. O conceito de inibição proposto por Pavlov implica num estado ativo de inibição; esse estado tem que ser mais forte (por exemplo, através de acumulação) do que o processo excitatório para que a extinção ocorra (ver op. cit. p. 61).

Hull (1943) dá um tratamento mais formalizado e estabelece o princípio de que

Quando uma reação é evocada num organismo, permanece uma condição ou estado que atua como motivação primária negativa e que possui a capacidade inata de produzir a cessação da atividade que produziu o estado.

A esse estado Hull denominou de Inibição Reativa (Ir); esse estado poderia vir a ser condicionado. A diferença fundamental entre Hull e Pavlov é que, para Pavlov, a inibição é provocada pelo estímulo, enquanto que para Hull a inibição é provocada pela emissão da resposta. Embora a emissão da resposta possa afetar a habituação (ver em Hinde, 1970a, b), ela não é crucial no estabelecimento da habituação, como mostram os estudos neurofisiológicos (ver, por exemplo, Wickelgren, 1967a, b). É preciso notar, no entanto, que o conceito de Ir foi desenvolvido por Hull dentro de um contexto onde o desempenho da resposta é um fator importante: as críticas

que poderiam surgir a partir de estudos de habituação devem ser vistas com algumas reservas, pois não invalidam necessariamente o conceito.

Embora objeto de controvérsias, alguns autores acreditam que a extinção e a habituação compartilham mecanismos semelhantes. Por exemplo, Thompson e Spencer (1966; ver também Sharpless, 1964) afirmam que

Embora muitos fragmentos diferentes do SNC estejam claramente envolvidos na extinção e na habituação de várias respostas, gostaríamos de sugerir... que existem mecanismos neurais comuns a ambos os fenômenos. O decremento da resposta seria, então, devido a uma propriedade geral da atividade neural, comum a todos os sistemas. (op cit. p. 30).

Essa opinião não é compartilhada por Kling e Stevenson (1970). Comparando os seus dados sobre a extinção de uma resposta operante com a habituação a um predador em passarinhos, os autores acreditam que, guiando-se apenas pelos dados comportamentais, é prematuro supor que a habituação e a extinção compartilham dos mesmos substratos neurais. Nesse sentido, saliente-se que existem muitas diferenças importantes entre a habituação e a extinção: Thompson e Spencer (1966) e Thorpe (1963) notam que a extinção envolve um treino de condicionamento anterior, ao passo que a habituação envolve sempre uma resposta não-aprendida; as variáveis de treino afetam consideravelmente a extinção, de tal forma que se tornam difíceis generalizações e comparações com a habituação (Kling e Stevenson, 1970).

As características da extinção encontradas por Pavlov (1927) são ainda objeto de disputa. Kling e Stevenson (1970) citam vários experimentos em que os fenômenos citados por Pavlov não ocorrem muito facilmente:

1. vários experimentos fracassaram em produzir a desinibição; pelo menos no contexto algo diferente do comportamento operante, os resultados levaram Yamaguchi e Ladoray (1962) a concluir que a desinibição nessas condições, embora real, é um fenômeno imprevisível;
2. os experimentos sobre o efeito da frequência da aplicação do CS sobre a extinção mostram resultados equívocos. Essa falta de concordância seria explicada, em parte, pelas diferenças de procedimento (maior resistência a extinção quando se utiliza a frequência do condicionamento original, Teichner, 1952) e pela mensuração de respostas que não são comparáveis (medindo-se a velocidade, a extinção é inversamente relacionada a fre-

qüência; medindo-se a porcentagem das respostas corretas, a extinção é diretamente relacionada à freqüência, Stanley, 1952).

Sokolov (1960, 1963) desenvolveu um modelo neuronal de comparação de estímulos onde a inibição pavloviana tem um papel fundamental. Essa é, sem dúvida, uma das teorias de habituação mais conhecidas e discutidas, embora não tenha sido desenvolvida exclusivamente para a habituação. Sokolov propõe que uma entrada aferente alcança um sistema formador do modelo, um modelo comparador de estímulos e um sistema amplificador; o sistema comparador pode exercer uma influência inibitória sobre o sistema amplificador. Quando o estímulo novo é apresentado pela primeira vez, a reação de orientação aparece, pois ainda não existe um modelo neural do estímulo que permita ao sistema de formação do modelo exercer a sua influência inibitória sobre o sistema amplificador via sistema comparador. À medida que o estímulo é repetido, o modelo começa a se formar e o sistema de formação do modelo começa a exercer a sua influência inibitória. Assim, o grau de discordância entre o modelo neural e a entrada aferente determinará a força da resposta: quanto maior a discordância, maior a resposta. Sokolov (1960) supõe ainda que o prolongamento da estimulação produz um processo inibitório incondicionado; com as repetidas apresentações do estímulo, o início do estímulo torna-se um CS para o estado inibitório que bloqueará a entrada aferente para o sistema amplificador. Portanto, essa inibição é conseguida através de um mecanismo de condicionamento clássico. Sokolov sugere ainda que o sistema para a formação do modelo esteja localizado no córtex e que o sistema amplificador esteja localizado no sistema reticular.

O modelo de Sokolov foi criticado por vários autores, principalmente aqueles que sustentam uma teoria de habituação baseado na depressão sináptica. Thompson e Spencer (1966) consideram que a ocorrência de habituação em animais descorticados não apóia a teoria de Sokolov, embora se possa hipotetizar mecanismos duplos em níveis mais inferiores (abaixo dos níveis tálamo-corticais) e mesmo em interneurônios da espinha dorsal. Segundo Thompson e Spencer, não é necessário supor a existência de um modelo comparador complexo para explicar o efeito desabitoador da redução da entrada aferente (um dos fenômenos encontrados por Sokolov), pois isso implicaria a existência de uma relação simples entre a intensidade do estímulo

e a atividade neural, o que nem sempre ocorre. Horn (1967), por exemplo, apresenta alguns arranjos neurais onde é possível o aumento da atividade neural mediante uma redução na intensidade do estímulo. Uma outra crítica é a de Stein (1966), que acha que o modelo necessita de um mecanismo adicional que classifique e que ordene os sinais guardados.

Em geral, os críticos deixam aberta a possibilidade de o modelo de Sokolov ser útil para algumas propriedades da habituação, mas insistem que ele não pode ser considerado um modelo geral de habituação. Groves e Thompson (1970) acreditam que as diferenças entre a sua teoria e a de Sokolov sejam, principalmente, semânticas, embora as implicações quanto aos mecanismos neurais sejam diferentes. Por exemplo, o sistema de formação do modelo pode ser representado pela via SR e o sistema comparador é análogo ao sistema Estado.

Konorski (1967) propõe um mecanismo hipotético de habituação bastante semelhante ao de Sokolov: o impulso aferente, após passar por vários níveis hierarquicamente estruturados de um dado 'analisador', atinge o 'campo gnóstico'. Se o estímulo ainda não tem a sua 'unidade gnóstica', o reflexo da orientação é eliciado; com a repetição do estímulo, a unidade gnóstica potencial se torna real; para isso colaboram também as influências do sistema de alerta que excitam as unidades gnósticas em potencial. Para Konorski esses processos produzem a percepção do estímulo. Uma vez ocorrida a percepção, as unidades gnósticas enviam mensagens a uma parte de um sistema inibitório não-específico que bloqueia uma parte do sistema de alerta e, dessa maneira, a percepção do estímulo é momentaneamente interrompida; como consequência, termina o fluxo de impulsos das unidades gnósticas ao sistema inibitório e outra percepção, instigada pelo 'impulso de curiosidade', toma o seu lugar. Groves e Thompson (1970) colocam a possibilidade de que se o campo gnóstico parar de receber as influências do sistema de alerta, ele não mais ativará o sistema inibitório; como consequência, a habituação tende a se dissipar mesmo na presença de estimulação repetitiva, o que representa uma contradição com o fenômeno da habituação. Essa parece ser uma crítica bastante forte ao modelo de Konorski.

Stein (1966) propõe que a habituação seja vista à luz do condicionamento clássico. Nesse modelo, presume-se que a atividade do sistema inibitório seja possível de ser condicionada à apresentação do sinal

no início da série de apresentações repetidas do sinal. O sistema excitatório seria ativado mais vigorosamente e mais cedo do que o sistema inibitório; com a continuação do treino, o sinal seria condicionado ao sistema inibitório e este, antecipatoriamente, passaria a ser eliciado simultaneamente ao sistema excitatório. O treino pode chegar ao ponto de o sistema inibitório suplantar o sistema excitatório, provocando assim o desaparecimento da reação de alerta. Para Stein, o sistema excitatório depende exclusivamente das características do estímulo, sendo ativado com a mesma força, qualquer que seja o grau de habituação da reação de alerta. O decremento que ocorre na habituação seria devido ao processo de condicionamento clássico do CS à inibição provocada após a excitação. Essa teoria da habituação baseada no condicionamento clássico foi criticada por Groves e Thompson (1970) porque prevê resultados opostos aos encontrados na habituação quanto à frequência e à intensidade do estímulo. Os resultados dos experimentos de condicionamento sobre a frequência e a intensidade do CS não são claros; até onde é possível saber, os estudos mostram que:

1. quanto à frequência, a aquisição é inversamente relacionada com a frequência das tentativas (Prokasy, 1965; Gomerzano e Moore, 1972);
2. quanto à intensidade, existe uma relação direta entre intensidade do CS e a força da resposta condicionada (Kamin, 1965; Gomerzano e Moore, 1972); isso ocorre dentro de certos limites de intensidade: Pavlov (ver Kamin, 1965) propõe que, além desse limite, a reação protetora da inibição reduz a força da resposta condicionada. Reforçando os dados sobre a relação direta entre intensidade do CS e a força da resposta condicionada, Hull (1943) postula que os fatores dinâmogênicos do CS aumentariam a força da resposta condicionada à medida que se aumentasse a intensidade do CS.

Caso a habituação envolvesse um condicionamento clássico, os dados acima levariam à conclusão de que as relações de habituação com a intensidade do estímulo seriam diretas e com a frequência as relações seriam inversas; isso seria exatamente o oposto das características de habituação como proposta por Thompson e Spencer (1966). Essas críticas, no entanto, dependem da aceitação das características da habituação propostas por Thompson e Spencer; tais características nem sempre se ajustam aos dados empíricos.

O problema de todas as teorias de habituação baseadas no condicionamento clássico é que elas explicam apenas os decrementos de resposta, nada tendo a dizer a respeito dos fenômenos incrementais; a corcova

inicial, que geralmente aparece nas curvas de habituação, não se encaixa em nenhuma teoria de habituação baseada no condicionamento clássico.

*Habituação como um processo disparado pela estimulação repetitiva*

Lethlean (1965), estudando o reflexo de flexão em gatos e ratos, propõe que a habituação seja um processo disparado pela estimulação. Nos seus estudos, dois surtos de estímulos foram fornecidos ao animal; um intervalo de descanso de 15 min separava os dois surtos. Não ocorreu decremento ao primeiro surto, mas o decremento ao segundo surto foi da ordem de 28-66%. O autor conclui que a habituação prossegue depois que a atividade que a iniciou tenha terminado. Assim, a habituação continuaria crescendo após a retirada da estimulação até que os mecanismos de dissipação da habituação (recuperação espontânea) começassem a sobrepujar. Griffin (1970) encontra uma relação direta entre a taxa de decremento e o intervalo entre os estímulos, e a existência de uma frequência ótima para a habituação (ao redor de 1:20 seg); tais dados apóiam as conclusões de Lethlean.

Pearson e Robinson (1973) contestam a conclusão de Lethlean, considerando que o fato de o segundo surto ter produzido um decremento (e o primeiro não) é devido simplesmente à ocorrência de habituação ao segundo surto e à ausência de habituação ao primeiro surto; como consequência, o segundo surto apresenta um decremento e o primeiro surto não apresenta. Os autores acreditam ter testado diretamente a hipótese de Lethlean da seguinte maneira: replicaram o experimento de Lethlean variando, em cada grupo experimental, o número de estímulos na primeira série. Os animais do grupo controle recebiam 300 estímulos numa única série e na mesma frequência do grupo experimental (1:10 seg). No geral, os seus experimentos mostram que: (1) nos grupos experimentais, a resposta ao primeiro estímulo da segunda série se recupera, sendo maior do que a resposta ao último estímulo da primeira série; (2) os decrementos nos animais do grupo controle são maiores do que os decrementos nos animais do grupo experimental. Pearson e Robinson concluem que os resultados não apóiam a hipótese de Lethlean.

Não é perfeitamente claro que o experimento de Pearson e Robinson tenha produzido resultados incompatíveis com a hipótese de Lethlean. Poder-se-ia argumentar que os efeitos da recuperação espontânea no grupo

experimental mascararam o efeito proposto por Lethlean; além disso, os animais do grupo controle sofreram uma habituação adicional pela falta do intervalo de descanso. De qualquer maneira, o procedimento usado por Lethlean não parece ser adequado para testar a sua própria teoria. Os únicos dados que apóiam firmemente a teoria da habituação como um processo disparado pela estimulação repetitiva são os de Griffin (1970); no entanto, os dados de Griffin poderiam ser explicados pelas diferenças na taxa de desvanecimento dos processos incrementais e decrementais, como sugere Horn (1970), não havendo necessidade de postular um processo básico com as características propostas por Lethlean.

### *Teoria da inibição neuronal aferente*

Esta teoria foi formulada por Hernández-Peón (ver, por exemplo, Hernández-Peón et al, 1956) e supõe que fibras centrífugas oriundas no sistema reticular e em estruturas relacionadas dirigem-se aos núcleos sensoriais periféricos inibindo ou reduzindo a atividade dos sistemas sensoriais primários. Embora muitos estudos tenham mostrado a existência de mecanismos centrais que regulam a transmissão aferente (ver em Thompson e Spencer, 1966), a participação de tais mecanismos na habituação da resposta de alerta é obscura. Certamente eles não são essenciais para a ocorrência da habituação: Sharpless e Jasper (1956) descobriram que, em gatos, o córtex sensorial auditivo continua a responder ao estímulo ao qual as reações de alerta já se encontram habituadas e que a destruição bilateral do córtex auditivo não afeta a habituação; Thompson e Spencer (1966) citam estudos em que a reação de alerta (EEG) se habitua a estimulações elétricas no sistema reticular, onde as ligações periféricas não têm qualquer papel. Além disso, nem todos os sistemas de controle aferente envolvem a formação reticular (Thompson e Spencer, 1966).

### *Comentários finais*

Vários mecanismos de diferentes graus de complexidade podem estar envolvidos na habituação. Afora os detalhes mais específicos, parece que duas amplas posições dominam as teorias correntes de habituação. Uma das

posições sustenta a existência de processos passivos de depressão sináptica; a outra posição sustenta a existência de processos ativos de inibição. Pelos estudos apresentados, pode-se notar que não existe um acordo quanto aos mecanismos de habituação. Considerando apenas essas duas posições é possível que (1) os dois processos possam estar interferindo num determinado caso; (2) em outros, é possível que apenas um deles seja o fator principal envolvido; (3) os dois processos podem estar interferindo diferencialmente, dependendo de o animal se encontrar lesionado (como numa preparação fisiológica simples) ou intacto; (4) os sistemas podem apresentar diferenças quanto aos processos; (5) as espécies podem apresentar diferenças quanto aos processos; (6) num animal intacto, as aferências proprioceptivas podem ter algum papel; (7) os processos de inibição e de depressão sináptica podem apresentar diferentes cursos de tempo. A confirmação dessas teorias dependerá de comprovações tanto anatômicas quanto funcionais; para a habituação do animal intacto, estas hipóteses só poderão ser usadas se forem feitas comparações bem mais detalhadas entre a habituação do animal intacto e a do animal lesionado, o que é feito muito raramente. Um outro problema de difícil solução é que, dado que costumeiramente apenas a resposta ao estímulo é medida, não é possível, no nível comportamental, avaliar separadamente os vários processos subjacentes. O uso de medidas multivariadas do comportamento (mensuração de vários tipos de comportamento, ou de vários aspectos de um comportamento), de uso corrente em outras áreas da psicologia e da etologia, pode ser uma inovação metodológica promissora nos estudos de habituação comportamental.

### *Agradecimentos*

Agradeço ao Dr. Fernando José Leite Ribeiro e ao Dr. Walter H.A. Cunha pela orientação da Dissertação de Mestrado.

SATO, T. Behavioral Habituation and Sensitization. *Psicologia USP*, São Paulo, v. 6, n.1, p. 231-276, 1995.

**Abstract:** This work presents a critical review of behavioral habituation and sensitization. Habituation is defined as the waning of the response as a result of monotonous stimulation. The consistent occurrence of the increments led researchers to hypothesize an incremental subjacent process, called sensitization. Given that usually the only behavior measured is the response to the stimulus, it is not possible, at the behavioral level, to evaluate each process separately. To add to the difficulties, in experiments with intact animals, which are usual in animal behavior studies, other changes make analysis even more complex.

*Index terms:* Habituation. Sensitization. Pseudo-conditionning. Behavioral plasticity.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BROWN, R.T.; WAGNER, A.R. Resistance to punishment and extinction following training with shock or nonreinforcement. *Journal of Experimental Psychology*, v.68, n.5, p.503-7, 1964.
- BRUNER, J.; KEHOE, J. Long-term decrements in the efficacy of synaptic transmission in molluscs and crustaceans. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- BRUNER, J.; KENNEDY, D. Habituation: occurrence at a neuromuscular junction. *Science*, v.169, p.92-4, 1970.
- BRUNER, J.; TAUC, L. Habituation at the synaptic level in *Aplysia*. *Nature*, v.210, n.5031, p.37-9, 1966.
- BURES, J.; BURESOVA, O. Plasticity in single neurones and neural populations. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- CASTELLUCCI, V.; PINSKER, H.; KUPFERMANN, I.; KANDEL, E. Neuronal mechanisms of habituation and dishabituation of the gill-withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, v.167, p.1745-8, 1970.
- CHEN, W.Y.; ARANDA, L.C.; LUCO, J.V. Learning and long-and-short-term memory in cockroaches. *Animal Behaviour*, v.18, p.725-32, 1970.

- CLARK, R.B. Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 1. General properties of the habituation process. *Animal Behaviour*, v.8, p.82-91, 1960a.
- CLARK, R.B. Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 2. Biological significance of habituation. *Animal Behaviour*, v.8, p.92-103, 1960b.
- COLE, M.; MALTZMAN, J. *A handbook of contemporary soviet psychology*. New York, Basic Books, 1969.
- DAVIS, M.; WAGNER, A.R. Habituation of startle response under incremental sequence of stimulus intensities. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, v.67, n.4, p.486-92, 1969.
- DAVIS, M.; WAGNER, A.R. Startle responsiveness after habituation to different intensities of tone. *Psychonomic Science*, v.12, p.337-8, 1968.
- ENGEN, T.; LIPSITT, L. P. Decrement and recovery of responses to olfactory stimuli in the human neonate. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, v.59, p.312-6, 1965.
- EVANS, S.M., Habituation of the withdrawal response in nereid polychaetes: 1. The habituation process in *Nereis diversicolor*. *Biological Bulletin*, v.137, p.95-104, 1969a.
- EVANS, S.M., Habituation of the withdrawal response in nereid polychaetes: 2. Rates of habituation in intact and decerebrate worms. *Biological Bulletin*, v.137, p.105-17, 1969b.
- EVANS, S.M. Non-associative avoidance learning in nereid polychaetes. *Animal Behaviour*, v.14, p.102-6, 1966a.
- EVANS, S.M., Non-associative behavioural modifications in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Animal Behaviour*, v.14, p.107-19, 1966b.
- GLASER, E.M.; WHITTOW, G.C. Retention in a warm environment of adaptation to localized cooling. *Journal of Physiology*, v.136, p.98-111, 1957.
- GORMEZANO, J.; MOORE, J. W. (1969). Classical conditioning. In: MARX, M., ed. *Learning process*. London, MacMillan, 1972.
- GRETHER, W.F. Pseudo-conditioning without paired stimulation encountered in attempted backward conditioning. *Journal of Comparative Psychology*, v.25, p.91-6, 1938.
- GRIFFIN, J. P. Neurophysiological studies into habituation. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.

- GROVES, P.M.; LEE, D.; THOMPSON, R.F. Effects of stimulus frequency and intensity on habituation and sensitization in acute spinal cat. *Physiology and Behavior*, v.4, p.383-8, 1969.
- GROVES, P.M.; LYNCH, G.S. Mechanisms of habituation in the brain stem. *Psychological Review*, v.79, n.3, p.237-44, 1972.
- GROVES, P.M.; THOMPSON, R.F. Habituation: a dual-process theory. *Psychological Review*, v.77, n.5, p.419-50, 1970.
- GUTHRIE, D.M. Sound production and reception in a cockroach. *Journal of Experimental Biology*, v.45, p.321-8, 1966.
- HARRIS, J.D. Habitatory response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*, v.40, p.385-422, 1943.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R.; SCHERRER, H.; VELASCO, M. Central influences on afferent conduction in the somatic and visual pathways. *Acta Neurologica Latinoamericana*, n.2, p.8-22, 1956. /Transcrito em Pribram, 1969/
- HINDE, R.A. *Animal behaviour*. 2.ed. New York, McGraw-Hill, 1970a.
- HINDE, R.A. Behavioural habituation. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970b.
- HINDE, R.A. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). I: the nature of the response, and an examination of its course. *Proceedings of the Royal Society of London: Serie B*, v.142, p.306-31, 1954a.
- HINDE, R.A. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). II: the waning of the response. *Proceedings of the Royal Society of London: Serie B*, v.142, p.331-58, 1954b.
- HINDE, R.A. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). III: the interaction of short-term and long-term incremental and decremental effects. *Proceedings of Royal Society of London: Serie B*, v.153, p.398-420, 1960.
- HOLMGREN, B.; FRENK, S. Inhibitory phenomena and habituation at the neuronal level. *Nature*, v.192, p.1294-5, 1961.
- HORN, G. Changes in neuronal activity and their relationship to behaviour. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.

- HORN, G. Neuronal mechanisms of habituation. *Nature*, v.215, p.707-11, 1967.
- HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- HULL, C.L. *Principles of behavior*. New York, Appleton-Century-Crofts, 1943.
- HUMPHREY, G. *The nature of learning*. New York, Harcourt Brace, 1933.
- KAMIN, L.J. Temporal and intensity characteristics of the conditioned stimulus. In: PROKASY, W.F., ed. *Classical conditioning*. New York, Appleton-Century-Crofts, 1965. p.118-47.
- KANDEL, E.R.; CASTELLUCCI, V.; PINSKER, H.; KUPFERMANN, I. The role of synaptic plasticity in the short-term modification of behaviour. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- KANDEL, E.R.; SPENCER, W.A. Cellular neurophysiological approaches in the study of learning. *Physiological Review*, v.48, p.65-134, 1968.
- KIMBLE, G.A. (1961). *Hilgard and marquis conditioning and learning*. 2.ed. New York, Appleton-Century-Crofts, 1968.
- KLING, J.W.; STEVENSON, J.G. Habituation and extinction. In HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- KONORSKI, J. *Integrative activity of the brain*. Chicago, University of Chicago Press, 1967.
- KOZAK, W.; MAC FARLANE, W.W.; WESTERMAN, R. Long-lasting reversible changes in the reflex responses of chronic spinal cats to touch, heat and cold. *Nature*, v.193, p.171-3, 1962.
- KRASNE, F.B. Excitation and habituation of the crayfish escape response: the depolarizing response in lateral giant fibers of the isolated abdomen. *Journal of Experimental Biology*, v.50, p.29-46, 1969.
- KRASNE, F.B.; ROBERTS, A. Habituation of the crayfish escape response during release from inhibition induced by picrotoxin. *Nature*, v.215, p.769-70, 1967.
- KRASNE, F.B.; WOODSMALL, K.S. Waning of the crayfish escape response as a result of repeated stimulation. *Animal Behaviour*, v.17, p.396-404, 1969.

- KUPFERMANN, I.; CASTELLUCCI, V.; PINSKER, H.; KANDEL, E.R. Neuronal correlates of habituation and dishabituation of the gill-withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, v.167, p.1743-5, 1970.
- LEHNER, G.F.J. A study of the extinction of unconditioned reflexes. *Journal of Experimental Psychology*, v.29, p.435-56, 1941.
- LETHLEAN, A.K. Habituation in the rat spinal cord—a triggered process. *Federations Proceedings*, v.24, p.517, 1965.
- LINDSLEY, D.B. Attention, consciousness, sleep and wakefulness. In: FIELD, J., ed. In: *Handbook of Physiology*. Washington, American Physiological Society, 1960. v.3, p.1553-94
- MACKWORTH, J.F. *Vigilance and habituation*. Harmondsworth, Penguin Books, 1969.
- MILLER, N.E. Learning resistance to pain and fear: effects of overlearning, exposure, and reward exposure in context. *Journal of Experimental Psychology*, v.60, n.3, p.137-45, 1960.
- MILLER, P.L. Studies of learning in the insect central nervous system. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- OSBORN, D.; BLAIR, H.J.; THOMAS, J.; EISENTEIN, E.M. The effects of vibratory and electrical stimulation on habituation in the ciliated protozoan. *Spirostomum ambigum*. *Behavioral Biology*, v.8, p.655-64, 1973.
- PAVLOV, I.P. *Conditioned reflexes*. Oxford, Oxford University Press, 1927.
- PEARSON, J.A.; ROBINSON, R.G. Triggering of habituation: reconsidered. *Physiology and Behavior*, v.10, p.253-6, 1973.
- PINSKER, H.M.; HENING, W.A.; CAREW, T.J.; KANDEL, E.R. Long-term sensitization of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, v.182, p.1039-42, 1973.
- PINSKER, H.M.; KUPFERMANN, I.; CASTELLUCCI, V.; KANDEL, E.R. Habituation and dishabituation of the gill-withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, v.167, p.1740-2, 1970.
- PRIBAM, K.M. *Perception and action*. Harmondsworth, Penguin Books, 1969.
- PROKASY, W.F., ed. *Classical conditioning*. New York, Appleton-Century-Crofts, 1965.
- PROKASY, W.F. Classical eyelid conditioning: experimenter operations, task demands, and response shaping. In: PROKASY, W.F., ed. *Classical conditioning*. New York, Appleton-Century-Crofts, 1965. p.208-25.

- PROSSER, C.L.; HUNTER, W.S. The extinction of startle responses and spinal reflexes in the white rat. *American Journal of Physiology*, v.117, p.609-18, 1936.
- SHARPLESS, S.K. Reorganization of function in the nervous system-use and disuse. *Annual Review of Physiology*, v.26, p.357-88, 1964.
- SHARPLESS, S.K.; JASPER, H. Habituation of the arousal reaction. *Brain*, v.79, p.655-80, 1956.
- SOKOLOV, E.N. The modeling properties of the nervous system. In: COLE, M.; MALTZMAN, J. *A handbook of contemporary soviet psychology*. New York, Basic Books, 1969.
- SOKOLOV, E.N. Neuronal models and the orienting reflex. In: BRAZIER, M.A.B., ed. *The CNS Behaviour*. New York, Josiah Macy Jr. Foundation, 1960. /Transcrito parcialmente em Pribram, 1969/
- SOKOLOV, E.N. *Perception and the conditioned reflex*. New York, Pergamon, 1963.
- STANLEY, W.C. Extinction as a function of the spacing of extinction trials. *Journal of Experimental Psychology*, v.43, n.4, p.249-60, 1952.
- STEIN, L. Habituation and stimulus novelty: a model based on classical conditioning. *Psychological Review*, v.73, p.352-6, 1966.
- TEICHNER, W.H. Experimental extinction as a function of the intertrial intervals during conditioning and extinction. *Journal of Experimental Psychology*, v.44, n.3, p.170-8, 1952.
- THOMPSON, R.F. *Fundamentos de psicologia fisiológica*. México, Trillas, 1973.
- THOMPSON, R.F.; SPENCER, W.A. Habituation. *Psychological Review*, v.73, n.1, p.16-43, 1966.
- THORPE, W. H. (1956). *Learning and instinct in animals*. 2.ed. London, Methuen, 1963.
- WALL, P.D. Habituation and post-tetanic potentiation in the spinal cord. In: HORN, G.; HINDE, R.A. *Short-term changes in neural activity & behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press, 1970.
- WELLS, M.J.; WELLS, J. Conditioning and sensitization in snails. *Animal Behaviour*, v.19, p.305-12, 1971.
- WICKELGREN, B.G. Habituation of spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, v.30, p.1404-23, 1967a.

- WICKELGREN, B.G. Habituation of spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, v.30, p.1424-38, 1967b.
- WICKENS, D.D.; WICKENS, C.D. Some factors related to pseudo-conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, v.31, p.518-26, 1942.
- WOOD, D.C. Stimulus specific habituation in a protozoan. *Physiology and Behavior*, v.11, p.349-54, 1973.
- YAMAGUCHI, H.G.; LADIORAY, G.L. Disinhibition as a function of extinction trials and stimulus intensity. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, v.55, p.572-7, 1962.
- ZILBER-GACHELIN, N.F. Expériences de sensibilization chez la Blatte. *Journal de Neurophysiologie*, v.58, n.2, p.276-7, 1966a.
- ZILBER-GACHELIN, N.F. Habituation au niveau dun ganglion abdominal chez la Blatte, *Blabera fusca*. *Journal de Neurophysiologie*, v.58, n.5, p.643, 1966b.