

PLASTICIDADE E ESTEREOTIPIA NO DESENVOLVIMENTO DE PADRÕES INSTINTIVOS¹

Vera Silvia Raad Bussab

*Departamento de Psicologia Experimental
Instituto de Psicologia - USP*

A exploração progressiva dos limites da plasticidade no desenvolvimento de padrões instintivos, levou-nos a comparar a ontogênese do comportamento de limpeza corporal em moscas, submetidas a condições diferentes a partir da eclosão. Atenção especial foi dada àquelas variações e constâncias que pudessem revelar o grau de complexidade da organização comportamental nestes insetos. Encontramos evidências de que é justamente a plasticidade do sistema que é selecionada, ou seja, a possibilidade de ajustamento a condições variadas, ao longo da ontogênese. A ocorrência de movimentos no “vazio”, o desenvolvimento subsequente de padrões “substitutivos” e as potenciais alternâncias destas categorias, sob certas circunstâncias, sugeriram várias idéias sobre a ontogênese, aparentemente incompatíveis com uma concepção de organização comportamental simples e estereotipada, mesmo para os padrões instintivos de insetos.

Descritores: Comportamento de limpeza animal. Moscas. Insetos. Amputação. Aprendizagem animal. Etologia animal.

S seja qual for o ponto de partida, parece que uma investigação progressiva de fenômenos comportamentais, orientada para a exploração das suas possibilidades de variações, pode, além de aumentar os conhecimentos específicos acerca destes fenômenos, aumentar a compreensão das características mais fundamentais do organismo que se comporta.

1 Parte da tese de doutorado em Psicologia - área de concentração: Psicologia Experimental - IPUSP, 1982. Orientador: Fernando José Leite Ribeiro.

Nosso ponto de partida foi uma mosca doméstica (*Musca domestica*, *Diptera*), com seu vasto repertório de limpeza corporal, que em estudos preliminares revelaram-se mais complexos do que a literatura parecia sugerir. Pareceu-nos instigante investigar o desenvolvimento destes padrões, amplamente concebidos como instintivos, explorando os limites de plasticidade no que poderia ser chamado de reino da estereotípia.

O repertório de limpeza é composto basicamente por esfregamentos recíprocos de algumas patas e por varreduras de patas sobre algumas partes do corpo. Em primeiro lugar chamou a atenção a própria variedade dos padrões e de suas organizações seqüenciais. Além disso, os padrões são realizados em condições posturais adversas, através de uma série de reajustes compensatórios e, em algumas situações experimentais, pode-se verificar o aparecimento de padrões substitutivos (como em Ribeiro & Fernandes, 1976).

Estes fenômenos, entre outros, nos levaram ao estudo do desenvolvimento inicial da limpeza, com ênfase na investigação dos limites da plasticidade do sistema (Bussab, 1980), na suposição de que, desse modo, poderíamos desvendar melhor a natureza da organização do comportamento neste inseto.

Esta “preparação” se revelou bastante conveniente para estudos ontogenéticos, na medida em que permitiu, com algumas horas de observação, acompanhamento longitudinal dos indivíduos desde a eclosão até a exibição dos padrões adultos, e na medida em que se pôde atuar sobre o animal inexperiente, privando-o de algumas experiências ou favorecendo-lhe outras.

Em linhas gerais, foram constatados indicadores de alguma plasticidade no desenvolvimento, seja quanto à forma, à organização seqüencial e à ocasião de aparecimento inicial dos padrões. Também foram verificados aspectos estereotipados em diferentes fases do processo ou em diferentes comportamentos.

Alguns pesquisadores têm encontrado exemplos de maleabilidade e rigidez no comportamento de insetos em geral, ou mesmo no repertório da mesma espécie. Baerends (1976), por exemplo, refere-se ao caso da vespa escavadora *Ammophila pubescens* que, em visitas de inspecção ao ninho, leva em conta o tamanho da cria e a quantidade de alimento ali presente; contudo,

nas visitas de provisionamento, estas informações não são consideradas, podendo este ser encerrado mesmo que o ninho tenha sido esvaziado experimentalmente.

Acreditamos ser possível demonstrar que aspectos plásticos ou estereotipados poderiam ser identificados no mesmo fenômeno comportamental, em diferentes ocasiões. Neste caso, não caberia a classificação do comportamento, ou dos processos subjacentes, em uma ou outra destas categorias. O animal estaria simplesmente utilizando diferentes estratégias em situações diversas; a aplicação do atributo poderia até prejudicar a investigação, na medida em que impedisse uma visão mais geral do fenômeno.

O termo plasticidade vem sendo usado muitas vezes de modo vago, estando aparentemente implícita a idéia de ajustamento às condições nas quais o indivíduo se desenvolve. Linte (1978, p.2) referiu-se à plasticidade dizendo que

uma definição comum e operacional é considerá-la como tendência do sistema nervoso a ajustar-se perante influências ambientais durante o desenvolvimento, e estabelecer ou restaurar funções desorganizadas por condições patológicas ou experimentais,

acrescentando que uma interpretação ampla do termo incluiria aprendizagem e memória.

Entretanto, convém notar que esta possibilidade de ajustamento poderia requerer diferentes níveis de complexidade do sistema, podendo ela mesma ser estereotipada. Assim, poderia existir um mecanismo composto de uma série de programas alternativos filogeneticamente adaptados, que seriam utilizados no caso de falhas do programa principal. Carlson e Bentley (1977), por exemplo, julgaram ser este o caso para explicar os vários padrões que podem ocorrer na muda de grilos. Por outro lado, poderiam existir mecanismos complexos de modulação periférica com diferentes papéis da experiência em geral e das várias formas de aprendizagem em particular.

Aparece também implícita no conceito de plasticidade a idéia de controle periférico colocada em oposição a um controle central, estereotipado, independente das conseqüências sensoriais. Também aqui são necessários cuidados. A susceptibilidade de um sistema às informações periféricas pode

variar em função das fases do desenvolvimento. Além disso, como Fentress (1976) demonstrou (entre outros), um mesmo comportamento pode estar submetido a um menor ou maior controle periférico em função do nível de ativação do sistema: os padrões de limpeza da face em camundongos com a face deaferentizada diferem dos padrões normais; contudo, em ambiente estranho, estes padrões são idênticos aos dos animais intactos.

Em geral, supõe-se plasticidade quando os padrões variam em forma, frequência ou em relação ao contexto em que ocorrem, em função de alterações ambientais ou do organismo. Convém salientar que algumas constâncias comportamentais, apesar de variações nas condições do indivíduo, poderiam, dependendo do caso, representar ajustamento e complexidade e, portanto, maleabilidade do sistema. Nesse sentido, Hoyle (1970) descobriu que combinações bem diferentes de músculos das pata de gafanhotos, em diferentes indivíduos, podem se contrair para a produção do mesmo tipo de movimento da pata.

Desse modo, em todos os casos, é sempre conveniente qualificar o nível e a natureza das aparentes plasticidades ou estereotípias. A presente pesquisa explorou os limites da plasticidade no desenvolvimento da limpeza corporal em moscas, em várias condições. Exatamente onde estaria a proclamada estereotípia da limpeza corporal? Pareceu-nos interessante não só tentar medi-la de modo mais sistemático, como propõe Schleidt (1974), como também criar condições que permitissem verificar se esta estereotípia é necessária ou é característica básica do sistema.

A limpeza corporal em insetos

A apresentação dos principais tipos de estudos sobre a limpeza corporal de insetos parece útil, na medida em que pode caracterizar o fenômeno e os enfoques sob os quais tem sido investigado e, desse modo, situar a presente pesquisa.

Os estudos comparativos

A maioria dos estudos comparativos, especialmente os feitos com espécies próximas (como em Heinz, 1949; Szebenyi, 1971), ou com linhagens

mutantes da mesma espécie (por exemplo, Heinz, 1949; Lipps, 1973), aponta semelhanças qualitativas dos padrões. As diferenças encontradas são consideradas mínimas e correspondentes à omissão ou ao aparecimento de algum componente; são mais comuns as diferenças quantitativas.

Chama-se a atenção para a importância do uso de comportamento para esclarecer as relações filogenéticas entre as espécies; a estereotipia e a frequência das limpezas nas várias espécies são lembradas para justificar sua escolha e sua possível utilidade neste sentido.

Szymansky (1918) comparou a limpeza de oitenta espécies da maioria das ordens. Considerou a quantidade relativa de limpeza dos diferentes órgãos como meio de julgar o valor biológico dos mesmos e dividiu os insetos em seis grupos distintos quanto a este critério. A maior parte dos *Diptera* caiu na classificação “olhos”.

Em 1949, Heinz observou limpeza em 70 espécies de *Diptera*, inclusive linhagens mutantes, não encontrando diferenças qualitativas. Concluiu que as coordenações são totalmente herdadas e independentes da estrutura do corpo.

Jander (1966) reviu grande parte dos dados sobre limpeza em insetos e investigou-os diretamente em várias espécies, apresentando então uma descrição da evolução deste comportamento em várias ordens e famílias. Ela encontrou diferenças quantitativas: as formas mais ativas exibem frequências mais altas. Em termos qualitativos, registrou a tendência de as limpezas, nas formas mais primitivas, serem realizadas através das peças bucais; nas formas derivadas, este método foi sendo parcial ou totalmente substituído pelo de esfregamento de patas.

Em 1971, Szebenyi comparou a limpeza de várias espécies de *Drosophila* e de outros gêneros: concluiu que os movimentos são bastante estereotipados e constatou variações sistemáticas nas frequências de limpeza nas diferentes espécies.

Valentine (1973) comparou a limpeza de 38 famílias de *Coleoptera* e Farish (1972), 115 espécies de 33 famílias de *Hymenoptera*: concluíram que a adição ou omissão de um padrão fixo de limpeza parece corresponder à filogênese conhecida ao nível de super-famílias.

De modo semelhante ao realizado por Szebenyi (1971), Lipps (1973) comparou a limpeza em 10 espécies de *Drosophila*. A estereotipia foi confirmada no padrão básico, com variações na presença ou ausência de determinados movimentos. Considerou que os estudos de limpeza podem ajudar na localização filogenética de algumas espécies problemáticas.

Existem dois pontos a serem considerados em relação aos estudos comparativos, seus principais achados e suas implicações:

1. O raciocínio das diferenças, desenvolvido por Hinde (1970, p.431), subjacente a estes estudos, é adequado. Assim, se duas espécies mantidas em condições padronizadas apresentam algumas *diferenças* no comportamento, a *origem* destas diferenças é genética. Todavia, esta constatação é só um primeiro passo para a compreensão do desenvolvimento e esta diferença poderia advir dos mais variados aspectos do organismo e de sua interação com o ambiente. Além disso, como Baerends (1976) colocou, dependendo da complexidade das interações entre os sistemas de comportamento, uma pequena diferença genética poderia produzir grande alteração comportamental. Isto nos leva ao ponto seguinte.
2. Parece que estudos causais e ontogenéticos poderiam ajudar se associados aos estudos comparativos, mesmo se o objetivo for apenas estabelecer relações taxonômicas, porque estes estudos poderiam esclarecer a natureza destas diferenças.

Os estudos causais

Muitos dos estudos sobre limpeza de insetos investigaram os efeitos da ausência ou de alterações de estruturas corporais envolvidas na limpeza, decorrentes de amputações ou mutações, sobre a forma, frequência e organização destes padrões.

Em termos qualitativos são possíveis, basicamente, dois tipos de efeitos, correspondentes ao aparecimento do que temos denominado limpezas no vazio e/ou limpezas substitutivas, que, à primeira vista, poderiam ser associadas respectivamente com estereotipia e plasticidade.

Nas limpezas no vazio os insetos realizam, com as partes restantes, deslocamentos semelhantes aos realizados pelos animais intactos, no desempenho das categorias de limpeza que envolvem a estrutura do corpo

agora ausente ou modificada, não sendo mais produzidas, em termos de contato, as conseqüências funcionais normais.

Este fenômeno tem sido extremamente salientado na literatura e usado como evidência da estereotipia dos padrões e da independência de informações periféricas.

Designamos como substitutivos aqueles padrões que, de algum modo, produzem conseqüências semelhantes às do padrão impedido pela alteração. Estas limpezas podem contar com a participação de apêndices de limpeza que não são normalmente utilizados em outras circunstâncias ou podem ser constituídas por alterações de padrões que já têm correspondentes no repertório do animal intacto.

Em geral, os estudos mais extensos tenderam a revelar os dois tipos de fenômeno no mesmo animal, mas com relação a partes distintas do corpo ou a diferentes fases do processo (Ribeiro & Fernandes, 1976; Bussab, 1980). A ênfase das conclusões, contudo, na maioria das vezes, é sobre a estereotipia (Heinz, 1949; Laudien, 1970; Seibt, 1972; Zack, 1978).

É interessante notar que foram encontrados mais casos de limpeza no vazio na ausência de uma estrutura que é limpa por outra, do que na falta de um apêndice de limpeza. Ficou clara a tendência para maior plasticidade nas partes anteriores.

Na fase inicial da presente pesquisa também encontramos limpezas no vazio e substitutivas e maior estereotipia nas partes posteriores.

A questão que se coloca é se realmente estes aspectos caracterizam sistemas diferentes de limpeza anterior e posterior, e em que se baseia esta diferença. Este problema foi investigado no presente trabalho segundo dois procedimentos, voltados para criar, por um lado, dificuldades para a realização de limpezas substitutivas anteriores ou facilidades para o aparecimento das substituições posteriores.

As alterações possíveis nas freqüências das limpezas no vazio podem sugerir mecanismos bastante diferentes uns dos outros. Em algumas ocasiões, verificou-se *aumento* na freqüência das limpezas no vazio (Seibt, 1972; Zack, 1978), em comparação com a freqüência da categoria correspondente nos animais intactos.

Algumas outras alterações estruturais, que não amputação total, produziram efeitos sugestivos na frequência de limpezas. Laudien (1970), cruzando as antenas da barata *Blaberus craniifer*, trocando-as de lado, constatou repetições sucessivas de limpezas da mesma antena, repetições estas que não ocorrem normalmente. Interpretou-as com base no princípio da reaférence (Holst & Mittelstaedt, 1950): um movimento erradamente executado corresponde a um não executado, na medida em que a cópia de eferência não é apagada.

De modo semelhante, Thelen e Farish (1977) verificaram que alterações para *mais* ou para *menos* no tamanho de algumas estruturas (por mutação genética) provocam *aumento* na limpeza destas estruturas. Atribuíram isto ao fato de “expectativas das conseqüências sensoriais” não serem correspondidas.

Explicações deste tipo também poderiam se aplicar, entre outras, às limpezas no vazio.

Curioso, neste ponto, é notar que o suposto erro (diferença entre a expectativa e o resultado) parece ser interpretado diferentemente quando se trata da falta de um apêndice de limpeza. Neste caso, ao invés de aumento da limpeza no vazio, pode haver aparecimento da limpeza substitutiva.

Na pesquisa de Ribeiro e Fernandes (1976), e na fase inicial do presente trabalho (Bussab, 1980), verificou-se que moscas sem uma pata anterior apresentam, com o tempo, uma diminuição específica das limpezas da anterior restante no vazio e um aumento das categorias substitutivas pela mediana correspondente. Esta substituição se instaura gradativamente. Na falta de uma pata posterior não há substituição tão completa, embora ocorram mudanças com as mesmas tendências. Todavia, neste caso, a pata mediana não é levada à asa ou ao abdômen, em substituição a estes padrões efetuados pela pata posterior.

As amputações feitas na mosca logo depois da eclosão mostraram que:

- há o desenvolvimento da limpeza no vazio, mesmo sem nunca a mosca ter tido oportunidade de realizar o padrão completo. Esta em geral é constituída por movimentos iniciais dos padrões.
- pode ocorrer substituição gradual. Parece existir certa expectativa de resultado que não é imediatamente substituída por uma conseqüência semelhante.

A comparação do que aconteceu na falta de uma pata anterior e de uma posterior sugeriu que quando a mosca não apresenta os padrões substitutivos, ou tem dificuldade para fazê-lo, há perseverança das limpezas no vazio.

Esta suposição foi posta à prova, no presente trabalho, procurando-se demonstrar a possibilidade de ocorrência de reversão para a limpeza no vazio, ou para a substitutiva, em função de dificuldades adicionadas, ou subtraídas, com relação ao mesmo fenômeno comportamental.

Outro aspecto da limpeza corporal estudado do ponto de vista causal é o relativo à organização das seqüências.

Quem observa seqüências de limpeza em insetos fica com a nítida impressão de que há maior probabilidade de transição entre as limpezas que envolvem as patas anteriores e, por sua vez, entre as que envolvem as posteriores. Além disso, algumas destas transições parecem mais prováveis que outras.

Foram feitos alguns estudos sobre as seqüências, que tenderam a confirmar estas observações. Seibt (1972) sugeriu que as limpezas anteriores e posteriores são controladas por mecanismos diferentes. Para explicar o conglomerado anterior e o posterior, Szebenyi (1971) apontou “problemas de postura e equilíbrio” e Cheke (1977) chamou a atenção para a alta probabilidade das ações de uma pata serem seguidas por ações iniciadas pela própria pata ou por sua contralateral. Dawkins e Dawkins (1976) analisaram o número e os tipos de mudanças na posição relativa de partes do corpo, necessárias para transição de uma limpeza para outra, e verificaram que a probabilidade de transição é maior quanto menor o número de mudanças requeridas. Favoreceram, então, uma hipótese de facilitação postural para explicar a organização das seqüências.

Diversas observações da limpeza corporal em moscas domésticas parecem desafiar a noção de facilitação postural, pelo menos na medida em que algumas limpezas podem ser desempenhadas em circunstâncias bastante adversas do ponto de vista da postura. Também nos casos de mutilações pode haver reorganização das seqüências, nem sempre sendo respeitados os princípios de facilitação.

No presente trabalho, para esclarecer a importância das facilitações posturais, submetemos os animais a amputações variadas e a diversas

condições de equilíbrio (por exemplo, suspenso dorsalmente ou em ambiente de substrato irregular).

Dentre os estudos causais, a relação entre algum tipo de estimulação periférica, tal como a presença de sujeira, e a limpeza tem merecido alguma atenção. Muitas vezes os padrões parecem espontâneos, ou seja, aparecem sem que tenham sido verificadas mudanças no organismo ou no ambiente, mesmo que os animais estejam em local rigorosamente limpo. Todavia, tem sido demonstrado o efeito da presença de substâncias ou de outros estímulos. (Hoffman, 1936; Pflumm, 1970; Szebenyi, 1971; Ribeiro & Fernandes, 1976).

É interessante notar que as interações da limpeza com outros sistemas de comportamento podem ser complexas. Por exemplo, Eaton e Farley (1969) demonstraram que estimulação cercal produz corrida na barata (*Periplaneta americana*) intacta, mas limpeza, se o gânglio torácico anterior tiver sido removido.

Ainda neste contexto de interação com outros comportamentos, um dos tópicos que tem sido tratado é o da limpeza como atividade deslocada, ou seja, aparecendo quando duas outras atividades, então dominantes, estão em conflito motivacional. Bastock e Manning (1955) verificaram que ocorre limpeza no cortejamento de *Drosophila*, quando este é simultaneamente ativado e inibido. Consideraram, inclusive, que o vibrar de asas que faz parte do cortejamento pode ser uma forma altamente ritualizada de limpeza. Pflumm (1978, 1979), variando temperatura e concentração de sacarose, também obteve limpeza como atividade deslocada em vespas *Paravespula vulgaris*.

Os estudos do desenvolvimento

Foram feitos muito poucos estudos sobre o desenvolvimento da limpeza corporal em invertebrados. A maior parte deles se restringiu à descrição dos padrões em algumas fases da ontogênese (Hay, 1972a, 1972b; Lipps, 1973).

Em nossa investigação inicial com moscas domésticas observadas a partir da eclosão e com 24 horas ou mais, pudemos constatar diversas características do desenvolvimento, tais como: ocasiões típicas de

aparecimento das categorias; possíveis interações com outros aspectos do desenvolvimento; algumas diferenças qualitativas e quantitativas em função da idade. Os dados das moscas mutiladas logo depois da eclosão mostraram possibilidade de algumas alterações no curso da ontogênese, assim como adiantamentos da ocasião de primeira ocorrência, e a realização de limpezas no vazio e de limpezas substitutivas (Bussab, 1980).

Estudos da ontogênese da limpeza em vertebrados também são raros. Interessa-nos mencionar o trabalho feito por Fentress (1973) com camundongos, dada a sua semelhança com alguns aspectos do presente procedimento e também por causa de algumas semelhanças nos resultados. Fentress amputou uma ou as duas patas anteriores dos animais no primeiro dia e verificou que o desenvolvimento pós-natal da limpeza da face não depende do contato normal entre patas, face e língua: a integração dos movimentos, inclusive o fechamento do olho ipsilateral, é semelhante nos animais intactos e nos mutilados, que fazem a limpeza no “vazio”. Isto sugere predominância de controle endógeno (ou central) sobre o periférico. Apenas duas diferenças sugeriram alguma interação com mecanismos periféricos: (1) a seqüência de limpeza se alterna com lambar a caixa ou objetos, como se o animal estivesse geneticamente predisposto a “expectativa de certa consequência emocional”; (2) houve um dobrar exagerado de ombros durante a limpeza no vazio.

Algumas considerações sobre o gênero Diptera

Muitas das idéias sobre *Diptera* têm sido revistas à luz de resultados decorrentes de novos procedimentos e novas ênfases de pesquisas.

Até recentemente, acreditava-se que este gênero apresentasse uma pequena capacidade de aprendizado, em comparação, por exemplo, com o gênero *Hymenoptera* (como em Ewing & Manning, 1967 e em Fukushi, 1976).

Entretanto, acumulam-se agora evidências de aprendizado associativo nesta ordem. É curioso notar que houve, então, uma preocupação com os procedimentos, no sentido de selecionar estímulos e respostas biologicamente significativos para os animais, e também no sentido de retirar “ruídos” da

situação experimental. Assim, Leeming e Little (1977) criticaram alguns estudos que falharam na demonstração de condicionamento instrumental no gênero *Diptera*, com base na “artificialidade” dos estímulos. Demonstraram, por sua vez, condicionamento de fuga a temperaturas altas, associadas à luz, em grupos de moscas domésticas. Da mesma forma, Platt, Holliday e Drudge (1980) conseguiram demonstrar aprendizado de discriminação de uma resposta instrumental reforçada pela possibilidade de ascensão vertical (animais com geotaxia negativa) em *Drosophila melanogaster*, individualmente. Atribuíram o sucesso do paradigma à redução de estímulos competidores e perturbadores.

Em *Musca domestica*, existem também as demonstrações de condicionamento clássico de estímulos visuais e olfativos associados à sacarose, que produz, por estimulação labelar, extensão de probóscide (Fukushi, 1976, 1979). Foram também investigadas as propriedades deste condicionamento, verificando-se: queda da aquisição com aumento do intervalo entre o estímulo condicionado e o incondicionado; discriminação diferencial de odores; transferência de treino de uma antena para outra e condições que aumentam ou diminuem a capacidade de condicionamento.

Aceves-Piña e Quinn (1979) demonstraram condicionamento de esquiva (associação de odores a choques), em *Drosophila* normais e mutantes, já na fase larval. Curiosamente, as mutações produzem nas larvas os mesmos tipos de alteração na aprendizagem e na memória que produzem na fase adulta. Parece que a aprendizagem e a retenção via memória breve são mediadas por estruturas neurais já presentes na larva, e que devem ser preservadas durante a metamorfose.

Acumulam-se também evidências de efeitos interessantes da experiência, alguns deles atribuíveis a processos de aprendizagem definidos, em contextos biologicamente significativos para as moscas, tais como os da escolha de locais para oviposição e de parceiros sexuais.

Alguns destes efeitos decorrem de experiência da fase larval, persistindo na fase adulta e resistindo, portanto, à metamorfose. Um caso clássico é o da alteração de preferência por locais de oviposição ou o da alteração de preferências por substâncias, na fase adulta. Crombie (1944) constatou aumento de tolerância ao mentol em varejeiras adultas criadas em

meio contendo esta substância, seja durante ou depois da fase de alimentação larval; explicou o fenômeno em termos de aprendizado latente. Cushing (1944) verificou que a preferência natural de *Drosophila guttifera* para colocar ovos num meio que contenha fungos pode ser reduzida se as larvas forem criadas num meio livre de fungos. Mais recentemente, Manning (1967) obteve, do mesmo modo, redução de aversão ao geraniol em *Drosophila*: comparando as proporções de escolha de substâncias em testes sucessivos encontrou evidências do processo de habituação para explicar o fenômeno. Laudien e Iken (1977) estudaram o mesmo fenômeno em *Drosophila* e consideraram-no análogo ao de estampagem em aves nidífugas (Veja, por exemplo, Hinde, 1970, p. 513). Por fim, del Solar e Ruiz (1979) demonstraram associação visual neste contexto: fêmeas de *Drosophila* criadas em meio colorido preferem por ovos em meio desta mesma cor.

Fato semelhante parece ocorrer na escolha do parceiro sexual, seja por efeitos de experiências anteriores à fase adulta, seja como resultado da primeira experiência de acasalamento. Rubini, Redi e Franco (1978) verificaram que machos (*Musca domestica*) escolhem fêmeas da mesma linhagem, possivelmente devido a condicionamento olfativo na fase larval. Pruzan, Ehrman, Perelle e Propper (1979) verificaram que moscas *Drosophila* fêmeas modificam suas escolhas depois de uma experiência inicial: tendem a acasalar com machos do cariótipo da primeira experiência. Estes autores consideraram que pode estar implicado um componente aprendido na manutenção do isolamento sexual entre as espécies.

Em contextos biológicos importantes, têm sido demonstrados processamentos complexos de informações. As larvas da mosca *Sarcophaga barbata*, depois que alcançam um tamanho adequado, migram de 3 a 5 dias, num processo de escolha de local para empupar. Orifícios ou canais de menos de 4mm de diâmetro (a larva não consegue se virar) são abandonados. Canais de 5 a 6 mm são escolhidos: a larva se vira e empupa voltada para a abertura. A larva pode se lembrar que o canal é aberto pelo menos até 4 horas depois de passar pela abertura; ocorre também retenção da informação de ausência de abertura, que pode produzir atraso de dias na empupação (Zanforlin, 1969). Para dar um exemplo com moscas adultas, Collett e Land (1975) verificaram que machos *Eristalis* usam marcos visuais para retornar aos locais de repouso.

Considerações sobre mecanismos ontogenéticos

A análise do desenvolvimento da limpeza corporal em moscas recém-nascidas intactas e mutiladas (Bussab, 1980) mostrou uma tendência geral de serem produzidas conseqüências mais constantes do que os meios de obtê-las (p.358). Não foram constatadas, em linhas gerais, constâncias de forma independentes das variações ambientais e do próprio organismo. Ao contrário, foram verificadas alterações dos padrões de moscas intactas em condições variadas e, no caso do impedimento de algumas limpezas por mutilação, registradas categorias substitutivas. Mesmo as limpezas no vazio não apresentaram rigidez de forma e, nos casos investigados, tenderam a desaparecer.

Naturalmente, isto sugere mecanismos de desenvolvimento orientados para produzir certas conseqüências comportamentais, capazes de, pelo menos até certo ponto, se ajustar às variadas condições às quais o organismo pode estar sujeito.

Encontramos na literatura vários modelos que enfatizam a tendência de um sistema a produzir um resultado constante.

Estamos nos referindo, no momento, a outros resultados do evento que não a saída motora propriamente dita. Esta, por sua vez, poderia ser o resultado relevante e poderia ser determinada por mecanismos mais, ou menos, estereotipados, ou seja, mais, ou menos, independentes de informações de retroalimentação reafereente. Encontramos exemplos de padrões constantes e independentes de suas conseqüências sensoriais; assim, os padrões motores característicos de locomoção de larvas da lagosta *Homarus americanus* são constatados em nível central, mesmo quando os apêndices locomotores são extirpados antes da sua diferenciação (Davis, 1973). Temos aqui uma constância na padronização neural do movimento, que se desenvolve independentemente de suas conseqüências. Não sabemos, contudo, se outros tipos de alterações do indivíduo poderiam modificar esta padronização.

Quanto ao desenvolvimento da limpeza corporal em moscas, temos a impressão que alguns dos produtos do comportamento, tais como as informações sobre o contato exercido entre as partes do corpo, podem ser mais relevantes do que os movimentos propriamente ditos.

Alguns autores salientaram aspectos auto-corretores do desenvolvimento, ou seja, a tendência de compensar as variações impostas ao organismo (Waddington, 1957, teoria epigenética; ou o conceito de “equifinalidade” de Bertalanffy, 1968).

Bateson (1976a) retoma esta idéia imaginando um modelo formado por uma representação de um resultado esperado ideal e por um mecanismo de comparação dos dados reais com esta representação que tende a igualá-los por um processo de retroalimentação (ou *feedback*) negativa.

O ganho progressivo de peso, em roedores, com a idade, pode ilustrar o modelo: haveria comparação do peso ideal e do peso real, até igualação; o peso ideal variaria em função da idade. De fato, se ratos forem submetidos a um período de três semanas de privação, por exemplo da 9a. à 12a. semana de idade, apresentam, suspenso o procedimento, compensação da perda de peso de modo a retomar a tendência de crescimento normal, de acordo com o modelo proposto. Bateson cita, teoricamente, a possibilidade de, em condições muito adversas (pouca oferta de alimento - ou diferença muito grande mantida entre o peso real e o ideal), haver alteração no curso do peso ideal, o que levaria o animal a se manter num peso menos do que ótimo, mas ajustado às condições ambientais a que está sujeito.

No exemplo, vemos um entrelaçamento entre os mecanismos causais e ontogenéticos: assim, a diferença entre o peso ideal e o real pode explicar em termos causais, a curto prazo, o comportamento alimentar e, a longo prazo, alterar o curso do desenvolvimento deste sistema.

Em alguns casos, poder-se-ia prescindir da idéia de uma representação, em favor da de propriedades reforçadoras de algumas conseqüências sensoriais dos comportamentos, que implicariam numa representação apenas em sentido muito figurado. Desse modo, o fato de algumas conseqüências serem particularmente reforçadoras poderia garantir que os comportamentos se desenvolvessem, por ensaio e erro, em uma determinada direção.

Evidências contrárias a estas idéias poderiam ser baseadas em algum(s) destes eventos: ausência de ensaios aleatórios; grande especificidade do produto final; identificadas as conseqüências reforçadoras, demonstrar que, apenas por elas, o curso do desenvolvimento não estaria garantido.

A idéia da representação, quando útil, poderia se referir a diferentes aspectos do fenômeno e poderia ser mais, ou menos, fechada. Por exemplo, Willey (1973) sugeriu que no desenvolvimento do canto da ave *Centrocercus urophasianus* poderia estar implicada uma regra de maximização de algumas propriedades da retroalimentação reafereente (do tipo “quanto mais agudo, melhor”).

Em termos de desenvolvimento, esta representação poderia depender em diferentes graus da experiência do indivíduo, tanto na formação inicial, quanto na manutenção. Além disso, o período de susceptibilidade a estas influências também poderia ser variável.

Um exemplo clássico é o do canto de pássaro *Zonotrichia leucophrys* (Marler & Tamura, 1964): o modelo do canto pode ser alterado pela audição de algum dos vários dialetos da espécie, apenas nos três primeiros meses de vida, ou seja, bem antes de o indivíduo produzir seu próprio canto. Por outro lado, a exposição ao canto de outras espécies não altera o modelo original.

No desenvolvimento da limpeza corporal em moscas encontramos algumas evidências da existência de uma representação deste tipo. Assim, a recém-nascida com uma pata anterior amputada faz, com a contralateral restante, uma limpeza no vazio. Este padrão não é, entretanto, uma reprodução rígida do correspondentemente realizado pelo animal intacto. De qualquer modo, parece que a mosca já tem desenvolvida na ocasião uma estratégia de limpeza, independentemente de experiência específica. Aos poucos, ocorre substituição progressiva da limpeza no vazio por um outro padrão que produz resultados semelhantes ao daquele agora impedido pela mutilação. Se o desenvolvimento fosse determinado por um processo de reforçamento de alguns ensaios, não esperaríamos o aparecimento da limpeza no vazio. Por sua vez, mesmo se considerássemos que a própria saída motora pudesse ter aspectos reforçadores, ficaria difícil explicar o posterior desaparecimento deste padrão. A substituição progressiva sugere duas coisas:

1. a mosca tem certas expectativas das conseqüências de limpeza e leva em conta as informações reafereentes;
2. não substitui imediatamente um padrão impedido por um de conseqüências semelhantes, mesmo depois deste último estar integrado ao seu repertório.

Discrepâncias entre as representações e as avaliações reafereentes podem atuar de várias formas, no sentido causal e no sentido ontogenético. Os sistemas podem mostrar vários graus de plasticidade frente a estas situações. Num dos extremos, uma discrepância simplesmente realimentaria o sistema, em termos causais e poderia não produzir alteração de longo prazo no desenvolvimento. A reação optomotora da mosca *Eristalis tenax* (Mittelstaedt, 1962; Holst & Mittelstaedt, 1950) parece caber neste caso: o animal tende a minimizar a velocidade de mudança do campo visual em relação aos olhos. Todavia, se a mudança do campo visual for produzida por deslocamento ativo do próprio animal, não ocorre a reação. Se a mosca tiver os olhos experimentalmente invertidos, nos deslocamentos ativos, dá-se mudança do campo visual no sentido oposto ao esperado: é liberada reação optomotora mas, no caso, há de novo aumento da velocidade de mudança do campo visual e realimentação do sistema. A mosca tenta inutilmente compensar a mudança do campo visual, até a exaustão. Assim, temos um sistema que opera por retroalimentação negativa (discrepâncias tendem a ser minimizadas); entretanto, não há ajustamento à situação nova que produz erro constante. Há exemplos em que erros desta natureza podem alterar o comportamento, seja por produzir mudanças na representação ou na estratégia, seja por levar o animal a comportamentos alternativos.

Interessa-nos chamar a atenção para as possibilidades gerais de ajustamento dos sistemas às variações, patológicas, experimentais ou naturais das condições em que o indivíduo se desenvolve.

Já vimos o exemplo de Bateson (1976a, 1976b), em que uma discrepância entre o peso preferido e o real levaria, a curto prazo, a um aumento da ingestão mas, se mantida a nível altos, poderia produzir, a longo prazo, redução do valor de referência.

Também o abandono progressivo de limpezas no vazio, com aparecimento de padrões substitutivos em moscas (Bussab, 1980), parece sugerir ajustamentos desta natureza.

Para os eventos em que discrepâncias produzem alterações ou abandono de certos comportamentos, de curto prazo existem algumas propostas de explicação. McFarland (1966) propôs que via “mudança de atenção” o indivíduo é afastado de um curso de ação inútil. Pring-Mill (1979)

descreveu um mecanismo pelo qual esta mudança de atenção poderia se dar. Cada atividade é causada pela combinação de fatores de dois tipos: forças de comando internas e força dos indicadores para a atividade (*cue strenght*). A utilidade da ação seria medida em termos de discrepância da retroalimentação. Se esta tende a diminuir, aumenta a força dos indicadores: o indivíduo estima mais altamente os indicadores de atividades para os quais tenha alta expectativa de sucesso. Se a discrepância for alta, diminui a força dos indicadores, há recalibração dos fatores causais, o que causa a mudança de atenção. Para Pring-Mill, o tamanho da discrepância tolerado depende da força de comando para aquela atividade: quanto mais importante o objetivo, maior a tolerância, desde que o indivíduo esteja fazendo algum progresso. O animal estaria constantemente comparando “expectativas” e resultados.

Em certo sentido, este tipo de mudança poderia permitir ao animal engajar-se em comportamentos alternativos dentro do mesmo sistema, ou mudar totalmente de atividade.

Em termos funcionais, além de impedir investimentos inúteis e aumentar a probabilidade de eventos mais bem-sucedidos, isto poderia proteger o animal de uma situação de frustração e ansiedade.

Vimos que para explicar alguns casos de ajustamentos a condições variadas foram descritos diversos processos que levam em conta, de modo direto, as conseqüências funcionais na determinação causal e no curso ontogenético dos comportamentos.

Naturalmente, nem sempre existe este tipo de interação entre causa e função. Inclusive, parece que foi um grande mérito dos estudos de comportamento animal (ou da Etologia) mostrar a desvinculação possível entre estes dois aspectos do comportamento: muitas vezes, ao longo da evolução, mecanismos causais foram selecionados apenas por apresentarem correlação alta com as conseqüências funcionais adaptativas, no ambiente em que a espécie evolui.

Entretanto, embora seja sempre necessário distinguir entre causa e função, pode ser enganoso supor que a desvinculação entre elas seja o caso mais geral. Parece que os mecanismos causais e ontogenéticos que levam em conta, de algum modo mais direto, as conseqüências funcionais, tendem a ser mais adaptativos. Desse modo, por exemplo, saídas motoras pré-programadas

independentes de modulação periférica (tipo “padrão fixo de ação”) podem garantir conseqüências adequadas apenas quando existe certa estabilidade ambiental e do organismo. Exceto nestes casos de grande estabilidade, é concebível pressão seletiva neste sentido, quando a própria saída é o resultado relevante (por exemplo, na comunicação entre indivíduos, em que o próprio padrão funciona como estímulo sinal) ou, ainda, quando a velocidade exigida não permitisse outro tipo de controle. Por outro lado, acreditamos poder acumular evidências de que, muitas vezes, os mecanismos causais e ontogenéticos levam em conta de modo mais direto as conseqüências do comportamento, mesmo nos casos de suposta estereotipia, como é o da limpeza corporal em moscas.

Este ajustamento às condições específicas, orientado no sentido de produzir um resultado determinado, pode ser produzido, não só por conta da modulação periférica, mas também através da complexidade de interação entre os sistemas.

Por exemplo, Baerends (1976) retomou a idéia de organização hierárquica (Tinbergen, 1950), associando-a contudo à idéia de retroalimentação entre os sistemas. Propôs uma organização funcional de sistemas de comportamento hierarquicamente estruturados, através da qual poderia haver plasticidade adaptativa sem perda de controle. A ativação de um sistema de nível superior determinaria uma estratégia cujo grau de manutenção seria função direta do nível do sistema. A escolha do sub-sistema a ser ativado dependeria das possibilidades táticas do sistema. No curso da evolução, mudança numa parte da organização funcional pode levar, através da interação de sistemas, a uma variedade de mudanças de comportamento. Assim, uma diferença genética pequena pode produzir grande diferença comportamental.

Desse modo, a própria complexidade das interações entre os sistemas poderia explicar a ajustabilidade do comportamento. Deve-se notar que nem sempre seriam necessários os conceitos de organização hierárquica e/ou de retroalimentação reafereente. Por exemplo, poderíamos simplesmente ter saídas constituídas por adições ou subtrações dos resultados de processamento de vários sistemas, do tipo proposto por Mittelestaedt (1962): mesma entrada atinge dois sistemas e a saída final resulta de operação realizada com os produtos destes sistemas (*mesh*).

Outra fonte de evidências da importância mais direta das conseqüências funcionais na seleção dos mecanismos controladores advém de estudos comparativos.

Algumas semelhanças de sistemas comportamentais em grupos taxonômicos bem diferentes parecem bastante sugestivas.

Dawkins (1976) sugeriu, quanto a este fenômeno, ser possível que alguns sistemas tenham evoluído convergentemente em grupos diferentes, por ser mais econômico e eficiente que atividades funcionalmente relacionadas dependam dos mesmos fatores causais.

A comparação dos nossos estudos sobre limpeza corporal da mosca com os dados da limpeza em geral na literatura já nos havia sugerido tais semelhanças. Assim, chamou-nos a atenção o aparecimento de limpezas no vazio em camundongos que tiveram uma pata anterior amputada no nascimento (Fentress, 1973), análogo ao verificado na mosca (Bussab, 1980), revelador até de maior estereotípiia, na medida em que esta categoria não é inibida nem substituída pelo camundongo. Baerends (1976), por sua vez, chamou a atenção para fortes correspondências no controle da limpeza em gaivotas (Van Rhym, comunicado pessoalmente) e em camundongos (Fentress, 1972); ao contrário de Dawkins (1976), que falou em evolução convergente, Baerends lembrou a possibilidade, nunca considerada, de muitos sistemas comportamentais serem filogeneticamente antigos, anteriores às espécies, famílias ou mesmo filos.

Foram analisados vários mecanismos que poderiam estar subjacentes à plasticidade do comportamento ou à sua ajustabilidade às condições variadas.

Deve-se notar que estes mecanismos poderiam ser ainda tornados mais complexos, com acréscimo de controles do tipo *feedforward*, proposto por McFarland (1971, p.102) e retomado por Toates e Archer (1978), através do qual o organismo realiza ação antecipatória para evitar um erro.

Método

Na fase inicial da pesquisa (Bussab, 1980), além de descrevermos o desenvolvimento da limpeza na mosca intacta, analisamos o efeito da amputação de uma pata anterior ou de uma posterior logo depois da eclosão.

Com o objetivo de aprofundar a compreensão do fenômeno, esclarecendo a coexistência entre aspectos plásticos e estereotipados no desenvolvimento destes padrões, planejamos produzir condições que variassem a dificuldade de limpezas anteriores e posteriores: a) impedindo algumas substituições registradas no estudo prévio, através de amputações múltiplas na recém-nascida; b) facilitando substituições genéricas, solucionando o problema de equilíbrio através de suspensão dorsal.

Desse modo, investigaram-se:

1. efeitos de diferentes graus de dificuldade no processo de substituição anterior. Para esta investigação variamos o tipo de mutilação (3 grupos: uma das, patas anteriores, ou as duas ou ainda uma anterior e a mediana ipsilateral) e as condições gerais para realização da limpeza (equilíbrio: 2 condições: suspensas dorsalmente ou soltas).
2. a questão da suposta maior estereotipia de limpezas posteriores, pesquisando-se a lentidão do processo e variando-se a dificuldade do processo de substituição de modo análogo ao descrito no tópico anterior.

Procedimento padrão

Foram estudados espécimes de *Musca domestica* L. (Diptera; Muscidae) de uma linhagem conhecida como Dallas, obtida no Instituto de Biociências da USP. Foram mantidas criações dos animais (descrita em Bussab, 1980, p.72-73) em laboratório próprio no Departamento de Psicologia Experimental.

Separação das moscas recém-saídas dos casulos

Na maior parte dos casos, as moscas surpreendidas durante a eclosão são transferidas para o interior de um par de placas de Petri (de vidro), depois emborcadas, colocando-se na sua frente a parte interna de uma das placas, sobre a qual ela imediatamente se locomove.

Nos grupos alterados e nos grupos de controle as moscas foram então submetidas a anestesia por gás carbônico, introduzindo-se o gás em abertura entre as placas. Todo o processo, até a recuperação da mosca, dura 2 minutos.

Condições de observação

Exceto nos casos das moscas suspensas dorsalmente, os sujeitos foram observados individualmente dentro do par de Placas de Petri emborcadas (espeço interno: 9 cm de diâmetro e 2 cm de altura), cuja superfície inferior interna foi forrada com papel sulfite branco. Alimento e água foram mantidos dentro das placas, em dois recipientes de borracha, de 1 cm de diâmetro e 0,5 cm de profundidade.

A temperatura foi mantida em torno de 30° C (1° C); as placas foram mantidas sobre uma mesa, numa sala que recebia iluminação natural, além de contar com lâmpadas fluorescentes que ficavam acesas durante o dia.

Na maior parte das vezes, as observações foram iniciadas entre 9h e 16h, sendo o horário determinado pela ocasião de eclosão.

Procedimento usado para prender dorsalmente a mosca

As moscas são anestesiadas com gás carbônico.

Utilizou-se um suporte de madeira (palito), cuja extremidade é mergulhada em cola. Em seguida, a extremidade com cola é encostada e ligeiramente pressionada à região dorsal mediana do tórax da mosca anestesiada. Isto é suficiente para prender a mosca ao suporte de madeira. Este suporte de madeira é, por sua vez, fixado por sua outra extremidade a uma armação de isopor, de tal modo que a mosca pode ser mantida suspensa, de patas para baixo.

Registros quantitativos

Foram realizados registros cursivos do comportamento da mosca segundo uma lista exaustiva composta de 33 categorias de limpeza da mosca intacta (e de algumas variantes específicas, no caso das moscas alteradas), 5 categorias de movimento de partes do corpo, 7 categorias de outras atividades e, por fim, 7 categorias indicadoras da posição ocupada pelo inseto na placa (Bussab, 1982, p.51-64).

A técnica de registro utilizada foi a gravação: os símbolos são ditados ao gravador à medida em que os fenômenos ocorrem. A passagem do tempo

foi registrada, numerando-se o fim de cada minuto a partir do início da observação.

Foi desenvolvido um programa de computação, com o auxílio do engenheiro Cesário Raimundis, para a realização da contagem das frequências de cada evento. O programa produz uma saída impressa com a réplica dos fenômenos, na seqüência original, a frequência das categorias por períodos de 5 minutos.

Cada um dos 6 grupos experimentais mencionados foi composto de 10 moscas recém-nascidas. Os sexos foram registrados.

As observações foram feitas em 3 sessões de 15 min: logo depois da eclosão, com 24h e com 48h. As observações com suspensão dorsal foram feitas com as várias idades para controle e com 48 h para grupos específicos de comparação.

Todos os dados foram comparados aos de moscas intactas de controle: 40 sujeitos foram analisados como controle.

Resultados e Discussão

Os resultados serão apresentados resumidamente, com destaque para as frequências e ocasiões de desenvolvimento de limpezas substitutivas e no vazio. Apenas serão mencionadas diferenças significativas obtidas por testes de comparação não - paramétrica (teste de Mann-Whitney).

A limpeza substitutiva e a limpeza no vazio

Nossa impressão inicial era a de que os insetos tendem a fazer limpeza no vazio quando falta a estrutura que é limpa por outras partes do corpo; esta impressão baseava-se nos dados da literatura, em geral, e da limpeza da mosca, em particular.

Esta estratégia parece maximizar a probabilidade de ocorrência da limpeza. Assim, na falta da estrutura que é limpa, não deixa de ocorrer o padrão no vazio: isto garantiria efetivação subsequente da limpeza, se o impedimento de contato fosse temporário. Além disso, a mosca não fica,

inutilmente, recrutando outras patas para limpar a estrutura ausente. Na ausência do apêndice de limpeza, há tendência para o recrutamento de outro apêndice.

Porém, os presentes dados ampliam estas colocações. Parece que a limpeza no vazio tende a ocorrer sempre que houver impossibilidade ou dificuldade de substituição, o que não prejudica a idéia de maximização. Assim, na falta dos seguintes apêndices de limpeza, continuam a ocorrer padrões no vazio: duas patas anteriores, anterior e mediana ipsilaterais, duas posteriores.

A demonstração mais convincente desta suposição foi obtida manipulando-se o tipo de amputação e as condições de equilíbrio:

1. a comparação dos efeitos da falta de uma pata anterior (desaparece a limpeza no vazio) com os da falta da anterior e mediana ipsilateral (não desaparece a limpeza no vazio) mostrou que mesmo nas limpezas anteriores, tidas como mais plásticas, pode haver manutenção de limpezas no vazio.
2. as substituições verificadas nas moscas sem a anterior e a mediana, e nas moscas sem as duas posteriores, quando suspensas dorsalmente, mostraram que as moscas podem mudar de limpezas no vazio para substitutivas - no mesmo fenômeno de limpeza - em função da eliminação dos problemas de equilíbrio.

Mesmo nas condições em que as limpezas no vazio persistem, não parece haver independência de modulação periférica. Vimos, por exemplo, que a mosca sem anterior e mediana, 48 horas depois da mutilação, apresenta os padrões no vazio; de modo persistente assim que suspensa dorsalmente, o quadro começa a mudar de figura, com outras tentativas e o aparecimento do padrão substitutivo, bater a anterior restante e a posterior oposta. Isto mostra que: 1. o fato de estar ocorrendo um padrão no vazio estava sendo considerado; 2, também as condições de disponibilidade das outras patas estavam sendo avaliadas.

Em que diferem a mosca mutilada solta, que faz limpezas no vazio, da suspensa dorsalmente, que substitui? Talvez o padrão “no vazio” seja uma expressão parcial de processamentos mais complexos, impedidos de sair em sua plenitude por motivos de outra natureza. No caso, por exemplo, poderia ser expressão incompleta da substituição impedida pelo comprometimento da pata posterior com a função de equilíbrio.

É curioso notar ainda que a mosca parece calibrar a frequência das limpezas em função da dificuldade dos padrões. Desse modo, a mosca solta exibe no vazio frequência correspondente à da mosca intacta, enquanto que a suspensa dorsalmente apresenta valores mais baixos da categoria substitutiva mais complexa.

De qualquer modo, parece ser necessário cuidado para a interpretação da limpeza no vazio. Em primeiro lugar, a sua forma não corresponde completamente à observada no padrão normal. Além disso, nossos dados mostraram que considerá-la indicador de estereotipia da limpeza é, pelo menos, só parcialmente adequado. Na verdade, a mosca pode mudar para soluções mais ajustadas, se tiver condições.

Implicações para os processos subjacentes

É curioso notar que esta mudança para soluções mais ajustadas se dá num sentido específico. Assim, a mosca sem uma pata anterior e a mediana ipsilateral não tenta levar a mediana do lado intacto à cabeça, nem aumenta a frequência de limpeza da anterior e mediana restantes. Enquanto solta, ao fazer a limpeza no vazio não faz outros investimentos em tentativas de substituição; quando suspensa, seu comportamento se reorganiza na linha da substituição já descrita.

Isto sugere a existência de um sistema complexo que leva em conta informações de entrada de diversas naturezas (como limpeza, equilíbrio etc.) na produção de uma saída; possivelmente tal sistema funcionaria segundo algumas expectativas de reafirmação e seria capaz de compará-las com as informações reafirmantes conseqüentes a suas saída e/ou compará-las também a resultados previstos mesmo antes da saída propriamente dita.

A necessidade (ou utilidade) de uma idéia de representação de conseqüências reafirmantes para explicar os fenômenos encontrados na limpeza foi sugerida pelos dados em vários contextos. Assim, por exemplo, o próprio desenvolvimento da limpeza da anterior restante no vazio, na falta da outra anterior, com subseqüente substituição gradual, já era compatível com esta suposição.

Os dados das moscas sem as duas patas posteriores também podem constituir evidência neste sentido. Além disso, estes dados sugerem algumas coisas quanto à natureza desta representação. As moscas sem as patas posteriores suspensas dorsalmente apresentam esfregamento das patas medianas atrás. Chamou-nos a atenção tal fato, devido à grande dificuldade com a qual a mosca o realiza. Se o importante fosse o contato entre estas patas propriamente dito, este esfregamento poderia ser realizado à frente, que é mais fácil para a mosca. Também não temos motivos para supor que sua ocorrência resulte, meramente, de coincidência de limpeza das duas medianas no vazio: (1) dado o esforço de estabelecimento do contato; (2) dados das moscas intactas suspensas dorsalmente não sugeriram aumento “natural” de sincronização de movimentos nestas condições. Desse modo, parece que a mosca tem uma representação mais gestáltica, geral ou de conjunto quanto às limpezas posteriores, além, possivelmente, de algumas mais específicas: parece importante que algum contato seja exercido para trás, mais do que o tipo específico de contato em si.

Deve-se lembrar, entretanto, que em outros casos o contato parece ser o elemento importante. Assim, as moscas sem as patas posteriores podem tocar a borda das asas com as patas medianas, levantando-as para a frente. Neste caso, parece que o aspecto relevante é algum tipo de contato de patas com as asas, e não uma associação gestáltica com este efeito, posto que, em condições normais, tal contato é exercido pelas patas posteriores voltadas para trás.

Em dois casos, verificou-se que os padrões substitutivos contaram com soluções mais oportunistas e diferentes dos tipos de substituições mais comuns.

O primeiro destacou-se pelo uso de um apêndice de limpeza diferente na substituição da pata anterior - a probóscide. As moscas sem a pata anterior e a mediana ipsilateral apresentaram maior participação da probóscide (mais freqüente e mais elaborada) na limpeza da anterior restante no vazio. Este fato sugere uma generalidade maior do processo de substituição, não restrito, portanto, às patas.

O segundo se salientou por um uso diferente da pata mediana, que toca a borda da asa pela frente, nas moscas sem as patas posteriores suspensas dorsalmente. Este padrão talvez tenha se desenvolvido, por ensaios reforçados, a partir das batidas generalizadas de patas, que ocorrem na situação suspensão dorsalmente.

Ficou demonstrada certa proporcionalidade inversa entre a frequência de limpezas substitutivas e a de limpezas no vazio.

A questão da maior estereotipia de partes posteriores

A comparação dos dados das moscas sem as duas patas posteriores, soltas e suspensas, mostrou algum nível de substituição: esfregamento mútuo das patas medianas para trás e reorganização seqüencial desta categoria entre as posteriores. Além disso, averiguamos contato das patas medianas com a borda das asas, pela frente.

Desse modo, é possível que a maior estereotipia constatada reflita apenas maior dificuldade de emprego das patas medianas em movimentos para trás e não seja uma característica inerente à organização destes padrões.

Considerações sobre a dicotomia plástico x estereotipado

As investigações de efeitos de mutilações sobre a limpeza encontradas na literatura mostraram algumas estereotipias e também alguns ajustamentos à nova situação. Contudo, apenas na presente pesquisa é que se verificou os dois tipos de efeito quanto ao mesmo comportamento, em função das condições de equilíbrio.

Este resultado nos pareceu análogo ao de Wilson, quanto ao controle do vôo em gafanhotos (1968). A deaferentização total e o corte de parte das asas não alteram a padronização elétrica central do vôo nos animais presos. Este dado sugeriu independência de controle periférico. Entretanto, se o animal for jogado para o ar, ocorre ajustamento de modo que muda a padronização, ocorrendo vôo efetivo. (Parece que neste processo são importantes os estímulos visuais e os provenientes do fluxo de ar). Este dado, por sua vez, muda a conclusão inicial. Segundo Wilson, não deve existir um sistema que seja totalmente controlado por um programa motor central (*motor tape system*), nem um que seja todo regulado por um programa sensorial associado a mecanismos de retroalimentação (*sensory template system*). Conclusão semelhante parece valer para a mosca.

Fentress (1976) mostrou que a dependência do controle periférico pode variar em função inversa do nível de ativação. No presente caso, não se pode

dizer que a variação encontrada seja função deste nível. Poder-se-ia pensar, talvez, que a variável importante fosse a dificuldade relativa do padrão, posto que, quanto maior fosse esta dificuldade, maior a tendência para a limpeza no vazio e, daí, maior a suposta independência de controle periférico. Entretanto parece possível que mesmo na fase de limpezas no vazio, informações periféricas estejam sendo consideradas; elas apenas não estariam refletidas na saída motora por motivos de outra natureza. Não se trataria, neste caso, de mudança no sistema de controle. Ambos os tipos de comportamento (no vazio e substitutivo) seriam produtos do mesmo sistema em ação em diferentes circunstâncias.

Evidências de aprendizagem

No desenvolvimento da limpeza normal não tivemos propriamente indicadores de processo de aprendizagem, em especial se considerarmos a aprendizagem por ensaio-e-erro, dada a ausência de ensaios aleatórios. Tivemos, isto sim, indicadores de complexidade no processamento das informações, de modulação periférica e efeitos da experiência no sentido da eliminação de um padrão inútil quando outros estão disponíveis. O único caso que sugeriu solução mais casualmente encontrada foi o das supostas limpezas da borda das asas pelas patas medianas (erguidas para a frente), na mosca sem patas posteriores suspensa dorsalmente. Obtivemos, contudo, evidência de aprendizagem, ainda que indireta, quanto ao uso do recipiente de borracha para a limpeza pelas moscas sem uma pata anterior e a mediana ipsilateral: as moscas de 48h fazem uso quase que exclusivo deste recipiente, apoiando-se oportunisticamente nas suas reentrâncias para realizar a limpeza.

Implicações dos resultados para a compreensão da organização seqüencial das limpezas

Os fenômenos observados nas moscas suspensas dorsalmente sugeriram diversos fatos interessantes sobre a organização seqüencial. Não se verificaram alterações seqüenciais, nem aumento da simultaneidade de limpezas anteriores e posteriores, nas moscas intactas suspensas dorsalmente.

Por outro lado, algumas preparações revelaram fortes alterações, inclusive com mudanças na relação entre anteriores e posteriores.

Assim, as moscas sem uma anterior e a mediana ipsilateral apresentaram, nesta condição, limpeza da anterior restante com a posterior do lado oposto. Esta limpeza “mista” - ou seja, que envolve pata anterior e posterior - passa a integrar as seqüências de limpezas anteriores. Além disso, curiosamente, passa a ser vista na transição entre surtos anteriores e posteriores, e também interrompendo surtos posteriores.

Este foi o primeiro caso de interação seqüencial nítida entre partes anteriores e posteriores. A transição é mediada pela participação de um elemento comum aos dois tipos de limpeza, de modo semelhante ao proposto por Cheke (1977). Em termos de origem da organização seqüencial no indivíduo, esta parece ser mediada pelo uso da categoria e este, por sua vez, determinado pelas necessidades e possibilidades do animal.

Desse modo, parece que os conglomerados anteriores e posteriores encontrados nos insetos intactos não devem ser explicados por independência entre os sistemas destes dois tipos de limpeza, como Seibt (1972) chegou a sugerir.

Assim, parece que o problema do equilíbrio pode limitar as possibilidades de organização das seqüências, mas não necessariamente determiná-las.

A maior parte das diferenças encontradas nas várias espécies, tais como limpar asas e abdômem simétrica ou assimetricamente; usar a probóscide na limpeza de patas com maior ou menor freqüência; usar ou não a pata mediana na limpeza de outras partes do corpo etc., foram produzidas na mesma espécie, *Musca domestica*, variando-se aspectos do ambiente ou dos animais. Parece que os estudos causais e ontogenéticos podem aumentar a compreensão dos estudos comparativos na elucidação dos possíveis cursos filogenéticos das espécies.

É possível, mudando o ambiente e/ou o indivíduo, investigar os limites da maleabilidade de um sistema e, desse modo, averiguar quais as suas características que decorrem meramente de limitações estruturais ou de limitações determinadas pelas condições ambientais, bem como aquelas características que são inerentes ao sistema propriamente dito.

Algumas considerações sobre o ajustamento

É possível que o ajustamento seja prioritariamente selecionado, através de modulação periférica constante.

No desenvolvimento da mosca doméstica, diversos aspectos de forte ajustamento chamaram a atenção. Por exemplo, depois de eclosão parcial, se a mosca fica presa por algumas patas ao casulo, realiza padrões de girar o casulo com as patas restantes, ajustando os movimentos nas mais diversas combinações (Bussab, 1980, p.114).

Na locomoção normal verificam-se reajustes aos diversos substratos, e as moscas com patas amputadas (em todos os casos aqui investigados) ainda são capazes de locomoção efetiva: evidências de ajustamento às condições específicas em que o animal se encontra.

Parece possível que estes sistemas, assim como o da limpeza, tenham evoluído no sentido de ajustamento às condições periféricas, levando em conta em seu processamento muitas informações, além de contar com mecanismos de expectativas de conseqüências que garantem ou induzem um curso de desenvolvimento.

Esta ajustabilidade poderia ser comum a todos os sistemas aos quais aquele conjunto de efetores serve (no caso, por exemplo, locomoção, eclosão etc., além da limpeza): mudaria apenas o referencial em termos de conseqüências a serem produzidas.

A título de ilustração, Reingold (1970) apontou as semelhanças das atividades rítmicas das patas de baratas em várias ações, sugerindo que um mesmo oscilador poderia controlar locomoção e limpeza.

Fenômenos deste tipo poderiam compensar, em termos funcionais, a aparente perda da economia representada por uma saída pronta.

Nosso ponto é o de que sistemas de controle de vários comportamentos poderiam ser comuns; a organização subjacente a um processamento de informações relativamente complexo também seria a mesma.

No decorrer desta pesquisa percebemos que uma série de idéias relativas à limpeza corporal, que se encontravam estanques, ou que permitiam várias classificações dos processos, foram perdendo sentido.

Assim, a suposta maior estereotipia das limpezas posteriores foi, pelo menos, atenuada. A própria divisão das limpezas em anteriores e posteriores, que até então parecia mais do que meramente designativa de fenômenos e que parecia refletir diferenças nos mecanismos subjacentes, foi abalada pelos dados.

A aplicação de atributos como plástico ou estereotipado revelou-se pelo menos parcial e incompleta, na maioria dos casos.

A maior parte dos dados sugeriu interações muito dinâmicas dos vários níveis de informações, inclusive entre diferentes tipos de comportamento (funcionalmente falando), como foi o caso das interações entre o equilíbrio e a limpeza.

A propósito da variabilidade de comportamento

Lipps (1973, p.107) menciona de passagem diferenças individuais dentro da espécie e questiona se “estas diferenças são controladas por genes mutantes ou se estas moscas são ‘experimentadores de limpeza’ exibindo um certo, ainda que mínimo, grau de plasticidade”.

No entanto, quando se pesquisa os limites da plasticidade do sistema fica-se com a impressão de que esta possibilidade de variação individual é o caso mais geral, e não a exceção ou um investimento esporádico da espécie.

Parece que é justamente esta plasticidade que é selecionada, e não uma programação fixa em termos de saídas motoras ou de possibilidades de coordenação destas saídas.

BUSSAB, V.S.R. Stereotypy and Plasticity in the Development of Instinctive Patterns *Psicologia USP*, São Paulo, v.6, n.1, p. 195 - 230, 1995.

Abstract: Progressive exploration of plasticity limits in the development of instinctive patterns has led us to a study comparing the self cleaning behavior ontogenesis in flies, under several conditions, following eclosion. Special attention was devoted to those variations and constancies that could reveal the degree of complexity of the behavioral organization in these insects. We found support for the view that what is selected is the plasticity of the system, that is, the possibility of adjustment to varied conditions during ontogeny. The emission of "vacuum" movements, the subsequent development of "substitute" patterns, and the potencial alternations between these categories under certain circumstances, suggested several ideas concerning the ontogenesis, which seem to be incompatible with the conception of a simple and stereotyped behavioral organization, even for instinctive behavioral patterns of insects.

Index terms: Animal cleaning behavior. Flies. Insects. Amputation. Animal learning. Animal ethology.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACEVES-PIÑA, E.O.; QUINN, W.G. Learning in normal and mutant *Drosophila larvae*. *Science*, v.206, n.5, p.93-6, Oct. 1979.
- BAERENDS, G.P. The functional organization of behaviour. *Animal Behaviour*, v.24, n.4, p.726-38, 1976.
- BASTOCK, M.; MANNING, A. The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour*, v.8, p.85-111, 1955.
- BATESON, P.P.G. Rules and reciprocity in behavioural development. In: BATESON, P.P.G.; HINDE, R.A., eds. *Growing points in ethology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1976a. p.401-21.
- BATESON, P.P.G. Specificity and the origins of behavior. *Advances in the study of Behavior*, v.6, p.1-20, 1976b.
- BERTALANFLY, L. *General system theory*. New York, Braziller, 1968.
- BUSSAB, V.S.R. *Esteriotipia e plasticidade no desenvolvimento da limpeza corporal em moscas (Musca domestica L.)*. São Paulo, 1980. 483p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

- BUSSAB, V.S.R. *Organização da limpeza corporal em moscas: plasticidade no desenvolvimento*. São Paulo, 1982. 330p. Tese (Doutorado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- CARLSON, J.R.; BENTLEY, D. Ecdysis: neural orchestration of a complex behavioral performance. *Science*, v.195, p.1006-8, 1977.
- CHEKE, R.A. A quantitative study of the grooming behavior of the mymarid wasp *Alaptus fuscus*. *Physiological Entomology*, v.2, n.1, p.17-26, 1977.
- COLLETT, T.S.; LAND, M.F. Visual spatial memory in a hoverfly. *Journal of Comparative Physiology*, v.100, p.58-84, 1975.
- CROMBIE, A.C. On the measurement and modification of the olfactory responses of blowflies. *Journal of Experimental Biology*, v.20, p.159, 1944.
- CUSHING Jr., J.E. The relation of non-heritable food habits to evolution. *Condor*, v.46, p.233-6, 1944.
- DAVIS, W.J. Development of locomotor patterns in the absence of peripheral sense organs and muscles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, v.70, p.954-8, 1973.
- DAWKINS, R. Hierarchical organization: a candidate principle of ethology. In: BATESON, P.P.G.; HINDE, R.A., eds. *Crowing points in ethology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1976. p.7-54.
- DAWKINS, R.; DAWKINS, M. Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Animal Behaviour*, v.24, p.739-55, 1976.
- EATON, R.C.; FARLEY, R.D. The neural control of cercal grooming behaviour in the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Physiology*, v.15, n.2, p.1047-65, 1969.
- EWING, A.W.; MANNING, A. The evolution and genetics of insects behaviour. *Annual Review of Entomology*, v.12, p.471-94, 1967.
- FARISH, D.J. The evolutionary implications of qualitative variation in the grooming behavior of the *Hymenoptera (Insecta)*. *Animal Behaviour*, v.20, p.662-76, 1972.
- FENTRESS, J.C. Development and patterning of movement sequences in inbred mice. In: KIGER, J., ed. *The biology of behavior*. Corvallis, Oregon State University Press, 1972.
- FENTRESS, J.C. Development of grooming in mice with amputated forelimbs. *Science*, v.179, p.704-5, 1973.
- FENTRES, J.C. Dynamic boundaries of patterned behaviour: interaction and self-organization. In: BATESON, P.P.G.; HINDE, R.A., eds. *Crowing points in ethology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1976. p.135-69.

- FUKUSHI, T. Classical conditioning to visual stimuli in the housefly, *Musca domestica*. *Journal of Insect Physiology*, v.22, p.361, 1976.
- FUKUSHI, T. Olfactory conditioning in the housefly, *Musca domestica*. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, v.46, p.135, 1973.
- FUKUSHI, T. Properties of olfactory conditioning in the housefly, *Musca domestica*. *Journal of Insect Physiology*, v.25, n.2, p.155-9, 1976.
- HAY, D.A. Behavioural rhythms in cultures of immature *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, v.28, p.922, 1972a.
- HAY, D.A. Genetical and maternal determinants of the activity and preening behavior of *Drosophila melanogaster* reared in different environments. *Heredity*, v.28, n.3, p.311-36, 1972b.
- HEINZ, H.J. Vergleichende Beobachtungen über die Putzhandlungen bei Dipteren in allgemeinen und bei *Sarcophaga carnaria* L. in besonderen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v.6, p.330-71, 1949.
- HINDE, R.A. *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. Tóquio, McGraw-Hill, 1970.
- HOFFMANN, R.W. Über den einfluss von natürlichen und künstlichen druck - and berührungsreizen auf haltung und verhalten der insekten. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, v.23, p.504-42, 1936.
- HOLST, E.V.; MITTELSTAEDT, H. Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, v.37, p.464-76, 1950.
- HOYLE, G. Cellular mechanisms underlying behavior: neuroethology. *Advances Insect Physiology*, v.7, p.349-444, 1970.
- JANDER, U. Untersuchungen zur stammesgeschichte von putzbewegungen von Tracheaten. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v.23, p.799-844, 1966.
- LAUDIEN, H. Über die Beeinflussung der Häufigkeit deplacierten putzens bei der schabe *Blaberus craniifer* (*Blattaria*) durch veränderung der versuchsbedingungen und lasionen am korper und am zentralnervensystem. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v.27, p.136-49, 1970.
- LAUDIEN, H.; IKEN, H.H. Ecological imprinting and protein biosynthesis experiments on *Drosophila melanogaster*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v.44, n.2, p.113-29, 1977.
- LEEMING, F.C.; LITTLE, G.L. Escape learning in houseflies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, v.91, n.2, p.260-9, 1977.
- LENT, R. *Plasticidade do sistema visual do Didelphis marsupialis aurita*. Rio de Janeiro, 1978. Tese (Doutorado) - Instituto de Biofísica, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

- LIPPS, R.L. *Comparative cleaning behavior in Drosophila*. Doctoral Dissertation - University of California, 1973.
- MANNING, A. "Pre-imaginal conditioning" in *Drosophila*. *Nature*, Londres, v.216, p.338-40, 1967.
- McFARLAND, D.J. *Feedback mechanisms in animal behaviour*. London, Academic Press, 1971.
- McFARLAND, D.J. On the causal and functional significance of displacement activities. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, v.23, p.217-35, 1966.
- MARLER, P.; TAMURA, M. Culturally transmitted patterns in sparrows. *Science*, v.146, p.1483-6, 1964.
- MITTELSTAEDT, H. Control systems of orientation in insects. *Annual Review of Entomology*, v.7, p.177-98, 1962.
- PFLUMM, W. Influence of the concentration of saccharose solution on the preening behaviour of foraging wasps (*Paravespula vulgaris*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, v.50, n.2, p.129-35, 1979.
- PFLUMM, W. Influence of temperature at the food source on the preening behaviour of foraging wasps (*Paravespula vulgaris*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, v.48, n.3, p.288-305, 1978.
- PFLUMM, W. Zur steuerung der putzbewegungen der honigbiene. *Z. Jarhrb. Abt. Zool. Physiol. Tiere*, v.75, p.319-24, 1970.
- PLATT, S.A.; HOLLIDAY, M.; DRUDGE, O.W. Discrimination learning of an instrumental response in individual *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, v.6, n.4, p.301-11, 1980.
- PRING-MILL, A.F. Tolerable feedback: a mechanism for behavioral change. *Animal Behaviour*, v.27, p.226-36, 1979.
- PRUZAN, A.; EHRMAN, L.; PERELLE, J.; PROBBER, J. Sexual selection, *Drosophila* age and experience. *Experientia*, v.35, n.8, p.1023-5, 1979.
- REINGOLD, S.C. A quantitative analysis of rhythmic leg movements during three different behaviours in the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Physiology*, v.23, n.11/12, p.1407-20, 1970.
- RIBEIRO, F.J.L.; FERNANDES, J. *Organização do comportamento de limpeza corporal em Musca domestica*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 1976. (Projeto FAPESP 76/0800).
- RUBINI, P.G.; REDI, C.A.; FRANCO, M.G. Ricerche olfatto-metriche sul riconoscimento sessuale intraspecifico in *Musca domestica*. *Bolletino della Societa Entomologica Italiana*, v.110, n.10, p.225-41, 1978.

- SCHLEIDT, W.M. How "fixed" is the fixed action pattern? *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, v.36, p.184-211, 1974.
- SEIBT, U. Beschreibung und Zusammenspiel einzelner verhaltensweisen von velangenfliegen (*Gattung Diopsis*) unter besonderer Berücksichtigung des Putzverhaltens. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, v.31, p.225-39, 1972.
- SOLAR, E.J.; RUIZ, G. Behaviour changes in *Drosophila melanogaster* in the choice of colored substracts for onposition. *Bulletin Zoologic*, v.46, n.1/2, p.17-22, 1979.
- SZEBENYI, A.L. *Analysis of a stereotyped behavior pattern in Drosophila melanogaster and in related genera*. Doctoral Dissertation - Syracuse University, 1971.
- SZYMANSKI, J.S. Abhandlungen zum aufbau der Lehre von den Handlung der Tiere. 4. 'Uber Putzreflexe bei Insekten. *Pfluger's gesamte Physiologie*, v.170, p.49-87, 1918.
- THELEN, E.; FARISH, D.J. An analysis of the grooming behavior of wild and mutant strains of *Bracon hebetor* (*Braconidal: hymenoptera*). *Behaviour*, v.62, p.70-132, 1977.
- TINBERGEN, N. The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, v.4, p.305-12, 1950.
- TOATES, F.M.; ARCHER, J. A comparative review of motivational systems using classical control theory. *Animal Behaviour*, v.26, p.368-80, 1978.
- VALENTINE, B.D. Grooming behavior in *Coleoptera*. *Coleopterists Bulletin*, v.27, p.63-73, 1973.
- ZACK, S. The effects of foreleg amputation on head grooming behaviour in the praying mantis, *Sphodromantis lineda*. *Journal of Comparative Physiology*, v.125, p.253-8, 1978.
- ZANFORLIN, M. Perception of spatial relationships and pupation delay in fly larvae (*Sarcophaga barbata*). *Animal Behaviour*, v.17, p.323-9, 1969.
- WADDINGTON, C.H. *The strategy of the genes*. London, Allen and Unwin, 1957.
- WILLEY, R.H. The strut display of male sage grouse: a "fixed" action pattern. *Behaviour*, v.47, n.1/2, p.129-52, 1973.
- WILSON, D.M. The flight control system of a locust. *Scientific American*, v.218, n.5, p.83-90, 1968.