EMMA OTTA

COMER E ARMAZENAR NO HAMSTER:
DUAS ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS
QUE SE INTEGRAM

*Admission
Instituto de Psicologia
USP
E. Cesarotti*

Tese de Doutorado apresentada ao
Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo.

SÃO PAULO

1984

ÍNDICE

Agradecimentos	i
Sumário	iii
Summary	vi
<u>Capítulo 1</u> - Introdução Geral	1
<u>Capítulo 2</u> - Efeitos da privação de alimento sobre o consumo e o armazenamento a curto e a longo prazo	42
<u>Capítulo 3</u> - Efeitos da privação de alimento sobre o consumo em diferentes momentos de um ciclo de alteração de peso	70
<u>Capítulo 4</u> - Privação de armazenamento	111
<u>Capítulo 5</u> - Conclusões gerais e direções para a pesquisa futura	160
Referências Bibliográficas	180

SOMMAIRE

La plupart des théories sur le contrôle de la consommation d'aliments repose sur des données obtenues avec des rats de laboratoire, qui, comme plusieurs mammifères, compensent des périodes de privation par une augmentation de leur consommation de nourriture et récupèrent rapidement le poids perdu. Les hamsters diffèrent des rats dans la mesure où la compensation chez eux est rarement présente, après la privation (Silverman et Zucker, 1976). Quand ils sont soumis à des privations intermittentes ils ne parviennent pas à maintenir leurs niveaux de poids corporel et plusieurs finissent par mourir. Silverman et Zucker proposent une hypothèse fonctionnelle d'après laquelle la compensation en ce qui concerne la consommation de nourriture peut ne pas avoir évolué chez le hamster ou a peut-être disparu au détriment de l'amassage qui représenterait un autre moyen de résoudre le problème du manque de nourriture. L'amassage est peut-être libre de conséquences inhibitrices internes produites par l'ingestion de nourriture. Cependant, malgré l'important rôle qu'il peut avoir dans le contrôle de l'alimentation, l'amassage n'a pas été suffisamment étudié. Le but de notre recherche a été d'étudier l'ingestion et l'amassage qui sont deux types d'adaptation à des contingences de manque de nourriture.

6 expériences ont été réalisées. Dans l'expérience 1 et dans l'expérience 2 ont été respectivement analysés les effets à long terme (durant 24 heures de contact postérieur avec l'aliment) et à court terme (durant une heure de contact postérieur avec l'aliment) de trois périodes de privation (0, 6 et 24 heures). Des hamsters mâles et femelles, âgés de 12 semaines ont été transférés de cages collectives à des cages individuelles, composées d'un petit compartiment qui pouvait servir de nid, et d'une région libre adjacente où il y avait de l'eau, des boulettes de nourriture et des graines de tournesol. La privation n'a pas provoqué d'augmentation d'ingestion ou d'amassage, à long terme. Une différence entre les sexes a été cependant constatée: la consommation de nourriture, l'écorcement des graines et l'amassage

ont été plus intenses chez les mâles que chez les femelles. La privation a causé à court terme une augmentation de la consommation mais elle n'a pas modifié l'amassage. Dans les deux expériences, le passage des cages collectives (où les animaux vivaient en groupes de cinq ou six) aux compartiments expérimentaux a provoqué une perte de poids surprenante probablement due à une réaction de néophobie. En conséquence, les animaux n'avaient pas récupéré leur poids de base au début de la privation programmée. Dans l'expérience 3, on a essayé de vérifier si la durée de la période d'adaptation aux nouvelles conditions avait une influence sur la réaction du hamster à la privation. Les sujets étaient des hamsters adultes (âgés de 28 semaines). Les animaux du groupe AD1 (N= 6) ont été privés de nourriture de 24 heures pendant la première semaine de la période d'adaptation, et ceux du groupe AD4 (N= 6) ont été privés pendant la quatrième semaine. Aucun des groupes n'a augmenté ses niveaux d'ingestion après une privation de 24 heures, mais les animaux du groupe AD1 ont récupéré les niveaux de poids existant avant la privation, probablement grâce à des mécanismes physiologiques de contrôle. Les déficits de poids produits par le changement de conditions de milieu n'ont pas été récupérés. Dans l'expérience 4 dont le but était de vérifier l'influence de l'âge, de jeunes hamsters (10 semaines) ont été soumis au procédé utilisé dans l'expérience 3 avec le groupe AD4. Ces hamsters ont récupéré le poids perdu par le changement des conditions de milieu, mais n'ont pas augmenté leur consommation de nourriture après la privation.

Dans l'expérience 5, on a essayé de vérifier si les hamsters réglaient leur amassage en fonction de la quantité de nourriture accumulée. L'accès à une quantité réduite de nourriture devrait produire, comme réaction compensatoire, l'accroissement subséquent des niveaux d'amassage, quand seraient rétablies les conditions normales d'abondance. Des hamsters mâles âgés de 12 semaines ont été soumis à une période de pénurie (10 grammes de tournesol et une boulette de nourriture par jour dans la partie libre de la cage) et/ou à des périodes d'abondance (300 grammes de graines de tournesol et une boulette de nourriture par jour

dans la partie libre). Dans la situation de contrôle (N= 6), l'abondance était permanente (semaines 1, 2, 3 et 4). Dans la situation expérimentale (N= 6), l'abondance régnait pendant les semaines 1, 2 et 4 et la pénurie dans la troisième semaine. La quantité de graines stockées a été notée tous les jours. Dans la condition expérimentale, quand l'accès à une grande quantité de graines était permis, après une période de pénurie, l'amassage s'est accru légèrement, mais les résultats n'ont pas prouvé l'hypothèse d'un effet de privation d'amassage. Dans l'expérience 6 on a encore essayé de vérifier l'existence d'un effet de privation d'amassage. Les sujets étaient des hamsters mâles qui n'avaient pas subi les mêmes conditions de croissance. Le groupe A (N= 12) a été élevé dans des conditions d'abondance de nourriture et le groupe E (N= 12) dans des conditions de pénurie mais jamais en situation de manque total. À l'âge de 12 semaines les hamsters ont tous été mis dans des cages individuelles. Après une première période de 9 jours d'adaptation, la moitié de chaque groupe a été soumise à la privation d'amassage (comme dans l'expérience 5). L'effet de privation d'amassage a été faible. Les animaux utilisés dans l'expérience 5, maintenus avec des boulettes (avant l'expérience) différaient assez de ceux qui ont été utilisés dans l'expérience 6. Leur amassage était plus intense ainsi que leur écorcement pendant les 9 jours de la période d'adaptation.

AGRADECIMENTOS

A pesquisa relatada nesta tese foi, em sua maior parte, subvencionada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - Processo 79/0740 - e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Processo 101.717/82.

Durante os anos em que trabalhei na tese, desde o planejamento e a realização da pesquisa empírica até a redação da versão final, contei com o apoio de muitas pessoas. Agradeço especialmente:

ao Dr. César Ades, pela orientação. A experiência de pesquisa sob sua orientação e o trabalho conjunto no curso de "Psicologia Experimental II" marcaram minha formação profissional;

à Dra. Maria Teresa A. Silva e ao Dr. Fernando Leite Ribeiro que, durante a discussão do trabalho, no Exame de Qualificação, me ajudaram a esclarecer algumas das idéias norteadoras e a visualizar novas interpretações possíveis dos resultados;

aos colegas de pós-graduação, Agnaldo, Eduardo, Eliana, Rogério, Catalina e Walter, que deram sugestões para o trabalho;

aos alunos, que me levaram a tornar mais claros conceitos gerais de Psicologia, que constituem o contexto mais amplo em que o meu trabalho pessoal de pesquisa se insere;

à Dra. Dora Fix Ventura que, tendo viajado para participar de um congresso no exterior, encontrou tempo para localizar, a meu pedido, trabalhos inexistentes no Brasil. Este material foi muito útil na análise dos resultados;

à Dra. Maria Lúcia Ferrara, que cedeu uma balança de seu laboratório, utilizada durante a pesquisa para pesagem de material;

à Sra. Maria das Graças Domingos de Oliveira e ao Sr. Jaime Araujo Gonçalves, que me ajudaram com a manutenção dos animais utilizados na pesquisa. Este último, o Sr. Jacob Domingos de Oliveira e o Sr. Silvano Scavazza construíram as caixas experimentais;

aos demais colegas e amigos do Departamento de Psicologia Experimental da USP, especialmente Vera, Margarida, Regi-

na, Ana Maria, Ana Laura, Cleusa, Nielsy e Takechi, que participaram do dia-a-dia da pesquisa;

finalmente, ao pessoal de casa, Maria, Theodoro, Emma, João Carlos, Dulce, Cafi e José, pelas muitas formas de apoio.

SUMÁRIO

A maioria das teorias sobre regulação do consumo de alimento baseia-se em dados obtidos com ratos de laboratório, que, como muitos outros mamíferos, compensam períodos de privação aumentando o consumo de alimento e, desta forma, recuperam rapidamente o peso perdido. Hamsters diferem acentuadamente de ratos, na medida em que exibem pouca ou nenhuma compensação após privação (Silverman & Zucker, 1976). Quando submetidos a esquemas de privação intermitente, não conseguem manter os níveis de peso corporal e muitos animais morrem. Silverman e Zucker propuseram uma hipótese funcional, sugerindo que compensação, no que diz respeito a consumo de alimento, pode não ter evoluído no hamster ou pode ter sido perdida em virtude do desenvolvimento do armazenamento como uma adaptação alternativa a condições de escassez de alimento. O armazenamento pode estar livre de conseqüências inibitórias internas eventualmente produzidas pela ingestão de alimento. No entanto, apesar de sua possível importância como parte de um sistema regulatório ligado à alimentação, o armazenamento não atraiu muita atenção. O objetivo do presente trabalho foi estudar o consumo e o armazenamento de alimento no hamster como duas adaptações a contingências de escassez de alimento.

Foram realizados seis experimentos. No Experimento 1 (N= 30) e no Experimento 2 (N= 30) investigamos, respectivamente, efeitos a longo prazo (em 24 horas de realimentação) e a curto prazo (em 1 hora de realimentação) de três períodos de privação, 0, 6 e 24 horas. Hamsters machos e fêmeas, de 12 semanas, foram transferidos de gaiolas coletivas do biotério para caixas individuais, compostas de um compartimento pequeno e escurecido que podia ser usado como ninho, e uma área aberta adjacente, em que havia água, pelotas de alimento e sementes de girassol. A longo prazo, a privação não aumentou nem o consumo de alimento, nem o armazenamento. Foi encontrado, no entanto, efeito de sexo: o consumo de alimento, o descascamento de sementes e o armazenamento foram maiores nos ma-chos que nas fêmeas. A curto-prazo a privação aumentou os níveis de consumo, mas não afetou o armazenamento. Um resultado inesperado do, nos dois experimentos, foi uma consistente perda de peso associada à transferência das caixas coletivas de biotério (em que os ani

mais viviam em grupos de cinco ou seis) para as caixas experimentais, provavelmente um tipo de efeito de neofobia. Em virtude deste efeito, os animais não haviam recuperado os níveis de peso de linha de base ao ser introduzida a privação experimentalmente programada. No Experimento 3 procurou-se verificar se a duração do período de adaptação às novas condições de manutenção influencia a reação do hamster a esquemas de privação. Os sujeitos foram hamsters adultos (28 semanas). Os animais do Grupo Ad1 (n= 6) foram privados de alimento por 24 horas na primeira semana do período de adaptação e aqueles do Grupo Ad4 (n= 6) foram privados na quarta semana. Nos dois grupos, não houve aumento dos níveis de consumo após uma privação de vinte e quatro horas; mas os animais no Grupo Ad1 recuperaram os níveis de peso pré-privação, presumivelmente através de mecanismos fisiológicos de regulação. Não houve recuperação dos déficits de peso produzidos pela mudança nas condições de manutenção. No Experimento 4, realizado com o objetivo de verificar a influência da variável idade, hamsters jovens (10 semanas) foram submetidos ao procedimento usado com o Grupo Ad4 no Experimento 3. Os hamsters jovens recuperaram o peso perdido pela mudança nas condições de manutenção, mas não aumentaram o consumo de alimento após privação.

O Experimento 5 testou a possibilidade de que hamsters ajustassem seu armazenamento em função da quantidade de alimento acumulada. O acesso a uma quantidade pequena de alimento deveria produzir, como uma reação compensatória, aumentos subsequentes em armazenamento, restabelecidas condições de abundância. Hamsters machos de 12 semanas foram submetidos a um período de escassez (10 gramas de sementes de girassol e uma pelota de girassol diariamente na área aberta da caixa) e/ou a períodos de abundância (300 gramas de sementes de girassol e uma pelota de alimento diariamente na área aberta). Na condição Controle (n= 6), a abundância era permanente (semanas 1, 2, 3 e 4). Na condição Experimental (n= 6), programou-se abundância nas semanas 1, 2 e 4 e escassez na semana 3. Registrou-se diariamente a quantidade de sementes armazenada. Na condição experimental, quando se permitiu acesso a uma quantidade grande de sementes, após um período de escassez, o armazenamento aumentou ligeiramente, mas os resultados não apoiaram de maneira inequívoca a hipótese de um efeito de privação de armazenamento.

O Experimento 6 foi uma tentativa adicional de verificar a existência de um efeito de privação de armazenamento em hamsters que diferiam quanto à experiência precoce. Os sujeitos foram hamsters machos. O Grupo A (n= 12) foi criado com alimento em abundância e o grupo E (n= 12) com escassez de alimento, embora nunca fosse submetido a restrição alimentar. Todos os animais foram transferidos para caixas individuais com 12 semanas. Após um período inicial de adaptação de nove dias, metade dos animais de cada grupo foi submetida ao procedimento de privação de armazenamento (como no Experimento 5). Encontrou-se um efeito fraco de privação de armazenamento. Os animais usados no Experimento 5, mantidos apenas com pelotas (antes dos testes experimentais) diferiam significativamente daqueles usados no Experimento 6, mantidos com pelotas e com sementes de girassol: armazenaram mais e exibiram maior descascamento durante os dias 1 a 9 do período de adaptação.

SUMMARY

Most theorizing about regulation of food intake has been based on data from laboratory rats which, as many other mammals, compensate for periods of deprivation by increasing food intake and thus rapidly regain lost body weight. Hamster differ markedly from rats as they show little or no post-fast food compensation (Silverman & Zucker, 1976). When on intermittent deprivation schedules, they do not maintain body weight levels and many even die. Silverman and Zucker's functional hypothesis is that food compensation may never have evolved in hamsters or may have been lost because of the development of hoarding as an alternative adaptation to food shortage. Hoarding behavior may be free from the inhibitory internal consequences eventually produced by food ingestion. In spite of its possible relevance as part of a food regulatory sistem, hoarding has not attracted much attention. The purpose of the present work was to study eating and hoarding in the hamster as two, probably interacting, adaptations to contingencies of food shortage.

Six experiments were performed. In Experiment 1 (N= 30) and Experiment 2 (N= 30), we investigated, respectively, long-term (24 hours of refeeding) and short-term (1 hour of refeeding) effects of 0, 6 or 24 hours of food deprivation. Male and female hamsters, 12 wk-old, were taken from their colony cages and individually housed in cages containing a small darkened compartment which could be used as a nest, and an adjoining open area, with water, food pellets and sunflower seeds available. Deprivation failed to increase, on a long-term basis, either food intake or number of seeds hoarded. There was, however, a sex effect: food intake, unshelling of seeds and hoarding were higher in males than in females. On a short-term basis, deprivation led to higher levels of intake but did not influence hoarding. An unexpected result, in both experiments, was the considerable weight loss contingent on transfer from colony cages (where animals lived in groups of 5 or 6) to the experimental cage, maybe a kind of neophobia effect. Due to this effect, animals had not regained their baseline weight levels when experimenter controlled deprivation began. Experiment 3 investigated wether length of adaptation to the new housing conditions influences the

hamster's responsiveness to deprivation schedules. Subjects were "aged" (28-week old) hamsters. Animals in Group Ad1 (n= 6) were deprived of food for 24 hours on the first week, in Group Ad4 (n= 6) on the fourth week of the adaptation period. In both groups, hamsters failed to increase intake after a 24 hr fast; but animals in Group Ad1 recovered predeprivation weight levels, presumably through physiological regulation mechanisms. There was no recovery of weight deficits produced by changed housing conditions. In Experiment 4, the purpose of which was to assess the influence of the age variable, "young" (10-week old) hamsters were subjected to the procedure used with Group Ad4 in Experiment 3. "Young" hamsters recovered from weight losses induced by environmental change but didn't increase food intake after deprivation.

Experiment 5 tested the possibility that hamsters adjust their hoarding activity in accordance with the amount of food hoarded. Lowered amounts of seeds available could produce, as a compensatory reaction, later increases in hoarding. 12-wk old males were subjected to periods of scarceness (10 gr. of sunflower seeds and a food pellet daily in the open area of the cage) and/or periods of plentifulness (300 gr. of sunflower seeds and a food pellet daily in the open area). In the Control condition (n= 6), plentifulness was permanent (weeks 1, 2, 3 and 4). In the Experimental condition (n= 6), plentifulness was scheduled on weeks 1, 2 and 4, and scarceness on week 3. Number of seeds hoarded was recorded daily. When, in the Experimental condition, access to a large amount of seeds was permitted after a period of scarceness, hoarding activity increased slightly, but the results did not support unequivocally the hypothesis of a deprivation of hoarding effect.

Experiment 6 was an attempt to further verify the existence of a deprivation of hoarding effect in hamsters differing in early experience. Subjects were male hamsters. Group P (n= 12) was reared with plenty of food, Group S (n= 12) with limited amounts of food, but were never subjected to food deprivation proper. All animals were transferred to individual cages at 12 weeks of age. After an initial, 9 day adaptation period, half of the animals in each group were submitted to the deprivation of hoarding procedure

(as in Experiment 5). A small deprivation of hoarding effect was found. The animals used in Experiment 5, maintained on pellets only (prior to the experimental tests) differed significantly from those used in Experiment 6, maintained on both pellets and sunflower seeds: they hoarded greater amounts of seeds and unshelled more seeds over days 1 to 9 of the adaptation period.

CAPÍTULO 1
INTRODUÇÃO GERAL

Um fato bem estabelecido: quanto maior a privação, maior o consumo

De todas as variáveis que podem afetar o consumo de alimento a privação certamente é uma das mais potentes, podendo o aumento em consumo resultante de privação ser visto como uma adaptação a ambientes que não garantem um suprimento ininterrupto de alimento. Animais que vivem em ambientes onde o suprimento de alimento não é constante dependem, para sua sobrevivência, de adaptações comportamentais, além de mecanismos fisiológicos de conservação de energia. O fenômeno de aumento compensatório em consumo foi demonstrado em muitas espécies, mas o rato tem sido seguramente o sujeito por excelência em estudos sobre adaptações a condições de privação. O rato, como outros mamíferos, compensa períodos de privação alimentar aumentando o consumo, quando novamente tem acesso a alimento, o que lhe permite recuperar rapidamente o peso original. Isto vale de forma geral para diferentes procedimentos de privação - uma única privação aguda ou manutenção em esquemas de privação intermitente durante períodos prolongados de tempo - e para medidas tomadas a curto prazo ou a longo prazo (Bolles, 1975). Só se esperam efeitos de anorexia quando são usadas privações extremas (Hamilton, 1969).

Uma pesquisa realizada por Silverman e Zucker (1976) ilustra bem a capacidade de ajustamento do rato a períodos de falta de alimento. Num de seus experimentos, depois de vinte e quatro dias ad libitum, estes pesquisadores submeteram ratos, durante vinte e oito dias, a períodos de vinte e quatro horas de privação alternados com períodos de vinte e quatro horas de acesso a alimento. Constataram que os animais ajustaram seu consumo ao esquema de privação. Durante a fase ad libitum, consumiam, em média, 36 gramas de alimento / 24 horas, aumentando a ingestão para 58 gramas / 24 horas, em média, durante a fase de privação intermitente. Eram ainda capazes de redistribuir seu consumo em função do período de acesso a alimento. Invertiam seu padrão ingestivo predominantemente noturno - com consumo de aproximadamente 75% a 80% de sua ração diária durante o período de doze horas de escuro, segundo dados de Zucker (1971) - quando o alimento era dado

durante o período de luz. Além disso, Silverman e Zucker (1976) verificaram que, depois de uma única privação aguda de noventa e seis horas, associada a perda de 20% do peso, ratos praticamente dobraram seu consumo, recuperando o peso perdido no terceiro dia de realimentação.

Uma descoberta surpreendente: a privação não provoca aumento compensatório em consumo no hamster

Embora o rato tenha sido usado na grande maioria dos estudos sobre consumo de alimento e regulação de peso corporal, os resultados baseados nesta espécie nem sempre são generalizáveis. Animais de diferentes grupos taxonômicos e provenientes de ecologias variadas muitas vezes diferem quanto às estratégias de regulação de energia que empregam (Rozin, 1964; Myer e Kowell, 1971). Curiosamente, o princípio quanto maior a privação, maior o consumo não vale para o hamster, em condições em que é efetivo para o rato. As diferenças notáveis de comportamento entre estes roedores, referidas na literatura, sugerem diferenças nos mecanismos envolvidos na regulação de energia.

A seguir encontra-se uma revisão de estudos que descrevem a reação do hamster a condições de privação de alimento, desde o primeiro de Kutscher (1969) até o mais recente de Rowland (1982), cada um ampliando e complementando os anteriores. A revisão é basicamente factual, encontrando-se numa secção posterior uma discussão das principais tentativas teóricas para explicar o fenômeno.

A primeira referência ao problema da ausência de compensação em hamsters foi feita por Kutscher (1969). Este autor menciona que hamsters, tendo acesso a alimento apenas duas horas por dia, consumiam 10 a 15% da quantidade que habitualmente consumiriam em vinte e quatro horas, mostrando incapacidade de ajustamento ao esquema de privação. Depois de dez dias houve morte de um animal. A primeira idéia foi atribuir o resultado inesperado ao fornecimento de alimento durante a fase de luz do ciclo claro-escuro, mas estudos posteriores mostraram não ser esta a explica-

ção.

3.

O problema apontado por Kutscher (1969) foi retomado e aprofundado por Silverman e Zucker (1976). Num primeiro experimento, estes pesquisadores, depois de onze dias ad libitum, submeteram hamsters a períodos de vinte e quatro horas de acesso a alimento alternados com vinte e quatro horas de privação. Nos dias de disponibilidade de alimento, os animais não compensaram o período anterior de privação. Durante a fase de vigência do esquema de privação intermitente, o consumo de alimento foi diminuído de aproximadamente metade em relação à fase ad libitum. De cinco animais, quatro morreram depois de 13, 20, 25 e 29 dias, respectivamente. Num segundo experimento, foram usados períodos de acesso a alimento de doze horas, alternados com períodos de privação de doze horas, coincidindo o acesso a alimento com o período de luz ou de escuro. Novamente, foi constatada ausência completa de compensação do período de privação alimentar. Os animais permaneceram fiéis ao seu ritmo de alimentação, independentemente de o alimento estar disponível durante o período de luz ou de escuro. De fato não se esperaria que esta manipulação alterasse os resultados, em função de uma pesquisa anterior de Zucker e Stephan (1973) mostrando ausência de um ritmo noturno pronunciado no comportamento ingestivo de hamsters, uma outra diferença em relação ao rato. Hamsters consumiam aproximadamente 58% de sua ração diária de alimento em ad libitum, no período de doze horas de escuro, quando mantidos num esquema de 12 horas luz : 12 horas escuro. Neste experimento, de um total de dez animais, seis morreram. É interessante notar, contudo, que não há variação do consumo em função do período de luz ou de escuro, ao longo de um dia padrão de 12 horas luz e 12 horas escuro, mas que variações em fotoperíodo têm um efeito pronunciado sobre o peso corporal. Ao longo de um período de dois meses, hamsters mantidos num período de luz curto (dia de 10 horas de luz e 14 horas de escuro) aumentaram seu peso corporal em cerca de 60%, enquanto animais mantidos com dias longos só aumentaram seu peso corporal em cerca de 17% (Campbell, Tabor e Davis, 1983). Chama atenção o fato de o aumento de peso corporal

com dias curtos ocorrer sem aumento do consumo de alimento. Num terceiro experimento, Silverman e Zucker (1976) impuseram uma única privação aguda de noventa e seis horas, provocando perda de 19% do peso. Os animais não alteraram seu consumo e não conseguiram recuperar o peso original mesmo quinze dias depois do fim da privação. Dois de quatorze hamsters morreram, um durante a privação e outro nas primeiras vinte e quatro horas de realimentação. Como resultado deste conjunto de experimentos, os autores classificam o comportamento alimentar do hamster como não-compensatório, já que após privação e perda de peso ele tende a ingerir aproximadamente o mesmo número de calorias por unidade de tempo que em condições ad libitum.

Além do rato, muitos outros animais, encontrando alimento em excesso, comem mais que o necessário para o crescimento e o metabolismo. Curio (1976) refere casos em carnívoros de tal voracidade que a carne ingerida é excretada sem digestão. Esta estratégia de comer em excesso quando surge a oportunidade, para vencer períodos de fome, é vista como uma estratégia conveniente em relação à homeostase alimentar. O hamster aparentemente desenvolveu uma estratégia muito diferente e parece importante dar sentido a esta estratégia no conjunto das adaptações que a espécie desenvolveu para resolver o problema da homeostase alimentar.

Um outro resultado interessante das pesquisas de Kutscher (1969) e de Silverman e Zucker (1976), que talvez mereça ser destacado de passagem, é a constatação de diferenças entre espécies na interação entre comer e beber. Para ratos, o consumo de água está correlacionado com o consumo de alimento, isto é, é muito maior nos dias de acesso livre a alimento que nos dias de privação. Na maioria dos animais, a ingestão e a digestão de alimento, particularmente alimento seco, induz uma demanda de hidratação, a que os sistemas de regulação de água do corpo devem responder. É esperado um consumo reduzido de água durante períodos de privação de alimento como um ajustamento à menor necessidade de água. Durante a privação total ou parcial de alimento, o consumo de água tipicamente diminui em ratos (Finger e Reid, 1952; Verplank e Hayes, 1953; Nims e Sutton, 1954; Bolles, 1961; Cizek e Nocenti,

1965; Fitzimons e Le Magnen, 1969; Kutscher, 1971; Wright e O'Kelly, 1973; Walsh, 1980). Hamsters apresentam um padrão oposto, desenvolvendo uma forte polidipsia associada com privação (Kutscher, Sillman e Weiss, 1968; Kutscher, 1969; Silverman e Zucker, 1976). Wright (1976) relaciona o consumo de água, durante privação de alimento, com a disponibilidade de água no habitat natural. Espécies xerófitas exibem polidipsia associada com privação de alimento e espécies adaptadas a ambientes mesófitos, como o Rattus norvegicus, diminuem o consumo de água. É interessante lembrar que a polidipsia parece não ter valor de sobrevivência para o animal. Kutscher (1973) manteve gerbilos, durante um período de privação de alimento, com uma ração diária de água equivalente ao consumo anterior à privação. Estes animais viveram mais em comparação com aqueles que podiam exibir a polidipsia associada com privação. Somos levados a perguntar se esta polidipsia tem alguma coisa a ver com a incapacidade de compensação do hamster. Voltaremos a esta questão em seguida.

Ainda que engajados numa linha de pesquisa diferente, Vincent e Paré (1976) também notaram que o hamster come muito pouco quando colocado num esquema de restrição alimentar. Submeteram ratos, hamsters, gerbilos e cobaias, depois de um período com alimento e água ad libitum, a um esquema de acesso a alimento apenas uma hora por dia, durante vinte e um dias, com acesso ou não a uma roda de atividade. Estavam interessados na roda de atividade porque já se sabia que ratos mantidos em caixas viveiro com acesso contínuo a rodas de atividade, quando colocados num esquema de alimentação uma hora por dia, tendiam a morrer em 4-16 dias, exibindo extensas lesões estomacais. Ratos de controle mantidos no mesmo esquema de alimentação, mas em caixas comuns sem acesso a rodas de atividade, sobreviviam e não apresentavam lesões estomacais (Paré, 1974; Paré e Houser, 1973). No seu experimento, Vincent e Paré (1976) constataram que na condição de controle, sem acesso à roda, muitos hamsters apresentavam úlceras quando sacrificados depois de vinte e um dias. Pelos estudos anteriores, era muito raro encontrar lesões gástricas nesta condição. Os auto

res falam da necessidade de a investigação ser prosseguida, mas levantam uma possibilidade que pode ser importante para as nossas discussões posteriores - que o consumo reduzido de alimento possa ter um papel no desenvolvimento de lesões gástricas. Notaram que os hamsters comeram muito pouco - em média 0,63 gramas na condição com roda de atividade e 0,84 na condição sem - em comparação com gerbilos, que são animais de menor porte. Os gerbilos consumiam em média 3,0 gramas na condição de roda de atividade e 4,7 gramas na condição sem. É interessante mencionar um outro resultado deste experimento - a constatação de que os hamsters exibiram níveis disparadamente maiores de atividade na roda, especialmente quando passaram do esquema ad libitum para o esquema de restrição alimentar. Ao invés de contribuir para a homeostase de energia, o correr voluntário, como notam também Borer, Potter e Filecia (1983), parece ser não-homeostático e contribuir para o desequilíbrio de energia. Animais que estão com o peso rebaixado agravam seu desequilíbrio de energia aumentando o nível de atividade voluntária. Quando estão com peso aumentado tornam-se hipoativos, aumentando a acumulação de gordura. No experimento citado de Vincent e Paré (1976), na condição de acesso a roda de atividade, foi constatada uma clara diferença entre espécies na taxa de mortalidade. Do quarto para o quinto dia de acesso à roda, 60% dos hamsters haviam morrido e depois de sete dias todos estavam mortos. Do quarto para o quinto dia de acesso à roda, a mortalidade entre os ratos era inferior a 10%. No sétimo dia era da ordem de 30% e quando o experimento foi interrompido, depois de vinte e um dias, havia atingido 80%.

Borer, Rowland, Mirow, Borer e Kelch (1979) confirmaram as conclusões básicas de Kutscher (1969) e de Silverman e Zucker (1976). Mostraram que hamsters não modificam apreciavelmente seu padrão de refeições ad libitum, quando o acesso a alimento é limitado a menos de vinte e quatro horas por dia ou quando a quantidade diária de alimento disponível é diminuída. Com acesso a ração, o padrão ad libitum em animais adultos consiste de episódios de ingestão de 0,9 - 1,3 gramas, durante períodos de aproximadamente cinco minutos, separados por aproximadamente duas horas

de intervalo, mantendo-se este nível de consumo a despeito de intervalos intervenientes de privação. Num de seus experimentos, Borer et al. (1979) examinaram a influência de intervalos entre refeições, durante restrição alimentar, sobre o consumo subsequente. A restrição alimentar consistia em redução da ração diária de alimento em aproximadamente metade (5 gramas por dia) do consumo médio ad libitum (12 gramas por dia), distribuindo esta quantidade igualmente em quatro refeições de uma hora separadas por cinco horas de privação para um grupo, em três refeições de uma hora separadas por sete horas de privação para um segundo grupo e em duas refeições de uma hora separadas por onze horas de privação para um terceiro. Um resultado interessante deste experimento é que apenas o primeiro grupo, com menor espaçamento entre refeições, consumiu praticamente toda a ração fornecida (4,9 gramas). O consumo de alimento dos dois outros grupos foi reduzido proporcionalmente ao espaçamento imposto entre refeições. Para os grupos com espaçamento de sete e de onze horas entre refeições, o consumo médio foi 3,8 gramas e 2,3 gramas, respectivamente, não havendo qualquer tendência de aumento em função do tempo de vigência do esquema. É interessante notar, no entanto, que após normalização do fornecimento de alimento, apesar de não haver aumento em consumo, ocorre recuperação do peso corporal, desde que a perda de peso não tenha sido muito grande (inferior a 20%).

Rowland (1982) também fala em incapacidade de hamsters privados aumentarem o consumo de alimento. Com privação de 72 horas, que provocou perda de peso da ordem de 20%, encontrou uma tendência a anorexia. Onze animais, de um total de doze, comeram menos nos três primeiros dias após normalização do acesso a alimento que nos últimos três dias em ad libitum.

Outros estudos confirmam que o hamster se diferencia do rato quanto à capacidade de ajustamento a longo prazo a condições de restrição alimentar, embora a diferença nem sempre se manifeste de forma tão dramática como nos estudos descritos acima. Segundo Simek (1975, p. 189), que estudou amplamente o assunto (Simek, 1968, 1969, 1974, 1975 e Simek e Petrásek, 1974):

"o hamster dourado é capaz, da mesma forma que o rato e várias outras espécies de animais, de adaptar-se a diferentes esquemas de acesso a alimento. Em comparação com o rato, a capacidade do hamster para desenvolver hiperfagia periódica é menor¹, embora seja a característica mais importante na adaptação a privação intermitente."

Simek (1969) observou que, depois de 18 semanas de privação intermitente, o nível de consumo atingiu um máximo, sendo em média 50% maior que o dos controles, com acesso a alimento ad libitum. Não houve perda de animais experimentais no decorrer de um período de vinte semanas. A estrutura anatômica do sistema digestivo de hamsters, após seis semanas de adaptação a um esquema de privação intermitente exibia várias alterações. Havia um aumento substancial do estômago e suas várias partes (porção anterior e porção glandular), aumento no peso do intestino delgado, em relação ao peso do corpo, e aumento do comprimento do intestino. Estas adaptações morfológicas permitiriam que o organismo utilizasse ao máximo o suprimento aumentado de nutrientes.

Ho (1979) alimentou hamsters quatro horas por dia e encontrou aumento em consumo com o passar dos dias, do mesmo tipo encontrado por Simek e Petrásek (1974). O seu procedimento tinha um detalhe que o tornava diferente do procedimento utilizado pela maioria dos pesquisadores que estudaram adaptação desta espécie a condições de privação - os animais eram mantidos em grupos de quatro. Rowland (1982) chega a suspeitar que Simek também tenha mantido seus animais em grupo, com base numa certa ambiguidade na descrição do método nos seus artigos. Parecia ter sido identificada uma variável importante na determinação do fenômeno e Rowland passou a estudar sistematicamente o efeito de condições de manutenção. Submeteu hamsters a esquemas de acesso a alimento duas horas por dia e quatro horas por dia. Comparou o comportamento de indivíduos mantidos isoladamente e em grupos de

¹ Grifo nosso.

dois e de quatro. Para aqueles mantidos isoladamente, o consumo médio de alimento em duas horas foi inferior a 1 grama, havendo queda rápida de peso. Depois de seis dias neste esquema, metade dos animais havia morrido ou estava em coma. Já aqueles mantidos em grupos de quatro ingeriram consideravelmente mais alimento per capita. Depois de seis dias neste esquema nenhum animal morreu ou estava em coma. Houve até animais que ganharam peso entre os dias quatro e seis de vigência do esquema. Os mantidos em duplas também apresentaram aumento de consumo e maior sobrevivência em comparação com os indivíduos isolados. Tendo acesso a alimento quatro horas por dia os animais mantidos individualmente não apresentaram qualquer tendência a aumentar o consumo de alimento ao longo dos dias. Seu consumo era 1,65 gramas, aproximadamente o dobro do constatado em duas horas. Os hamsters mantidos em grupos de dois ou de quatro exibiram níveis de consumo per capita consideravelmente maiores que os isolados, manifestando-se a diferença mais fortemente com o passar do tempo. Seus resultados confirmaram os de Ho. A condição de manutenção parecia ser de fato uma variável crucial para a manifestação de compensação. Surgiu então a idéia de oferecer uma dieta líquida. Com a alteração da dieta, constatou-se desaparecimento da diferença entre as várias condições de manutenção. Os animais mantidos em grupo já não levavam mais vantagem sobre os isolados. Como explicar estes resultados? Ho supunha que seus hamsters estivessem comendo durante as sessões. É provável que não estivessem ou pelo menos não durante todo o tempo que passavam orientados para alimento. Pelo menos é o que sugere a pesquisa que acabamos de relatar. Simplesmente colocavam alimento nas bolsas e comiam mais tarde. Impedindo a colocação de alimento nas bolsas também se impedia a alteração adaptativa em consumo de alimento. Animais mantidos individualmente não guardavam comida nas bolsas. Mas ainda assim o resultado tem um certo interesse. Parece importante notar que o mecanismo de adaptação do hamster é bastante diferente daquele do rato. Ele não aumenta o tamanho das refeições. Recorre, quando as condições são propícias, à forma de armazenamento que a situação possibilita - guarda alimento nas bolsas bucais. A experiência continuada de priva-

ção aumenta sua propensão a usar esta forma de armazenamento.

Ausência de compensação a longo prazo coexistindo com compensação a curto prazo

Todos os estudos revistos até aqui sobre a diferença rato - hamster em compensação focalizam o ajustamento a longo prazo a privação, alterações no comportamento ingestivo durante um dia inteiro, sendo o esquema de privação mantido muitas vezes durante semanas. É possível que o hamster seja capaz de apresentar compensação a curto prazo, embora tenha dificuldade de fazê-lo a longo prazo.

Um experimento realizado por Fitts e Wright (1980) mostra que é exatamente isto que acontece. Hamsters submetidos a privação de alimento por vinte e quatro horas tiveram seu consumo registrado a curto e a longo prazo. De fato, em uma hora, o consumo foi maior na condição de privação que na condição de saciação, mas não em vinte e quatro horas. Nos artigos de Borer, Rowland, Mirow, Borer e Kelch (1979) e de Silverman e Zucker (1976) também é feita menção, de passagem, a ausência de compensação a longo prazo coexistindo com compensação a curto prazo. Num dos experimentos relatados por Borer et al. (1979), em condições de racionamento de alimento - os animais recebiam apenas 5 gramas de ração por dia, uma quantidade consideravelmente inferior ao consumo médio ad libitum (12,1 gramas por dia) - a primeira refeição (após aproximadamente 14 horas de privação) era mais longa - 11 minutos - que as outras, cuja duração média era cinco minutos. Silverman e Zucker também mencionam que, num período comparável de três horas, após introdução do alimento, o consumo médio foi 0,8 gramas em ad libitum e 1,4 gramas sob privação intermitente (vinte e quatro horas com alimento alternadas com vinte e quatro horas sem), uma diferença estatisticamente significativa.

A compensação a curto prazo parecia um resultado pacífico. Foi uma surpresa encontrar um artigo de Rowland (1982) em que a curto prazo animais privados comiam menos que animais saciados. Este pesquisador comparou um grupo controle com acesso

contínuo a uma dieta líquida a um grupo experimental que, depois de um período ad libitum, foi submetido a um esquema de acesso a esta dieta apenas duas horas por dia, durante quatro dias, esquema que provocou decréscimo abrupto de peso. Os dois grupos comiam imediatamente quando era fornecido alimento. A análise da primeira refeição mostrou equivalência entre o consumo dos animais experimentais e de controle. Já a análise da segunda refeição revelou diferença entre os dois grupos. A probabilidade de os animais experimentais fazerem uma segunda refeição era menor que a dos controles. Havia uma saciedade comportamental de maior duração nos animais submetidos a um esquema de restrição alimentar.

Respostas fisiológicas a privação

Dos estudos que examinam as adaptações comportamentais do hamster a privação, dois - o de Borer et al. (1979) e o de Rowland (1982) - examinaram também as respostas fisiológicas à privação de alimento.

As duas principais teorias sobre fome-saciedade são a teoria glicostática e a teoria lipostática. Segundo Mayer (1953, 1955), que é o proponente da teoria glicostática, há células no hipotálamo sensíveis ao ritmo de utilização de açúcar no sangue. Estes glicoreceptores controlariam o comer. Kennedy (1953), que é o proponente da teoria lipostática, considera que a regulação do comer é função das reservas de gordura do animal. Sob influência destas teorias, os principais indicadores procurados na análise das respostas fisiológicas a privação são nível de glicose, de insulina e de ácidos graxos.

Borer et al. (1979) analisaram os níveis de metabólitos no sangue de hamsters que passaram por privação de alimento de 0, 4, 8, 12, 16, 20 e 24 horas. O nível de glicose no sangue caiu apenas ligeiramente durante a privação, refletindo excelente glicostase. Os níveis de insulina caíram até um nível basal após oito horas de privação. Os níveis de ácidos graxos livres apresentaram um aumento grande depois de oito horas de privação, mantendo-se elevados daí para frente. Os dados obtidos indicam que du -

rante uma privação o hamster passa de metabolismo de carboidrato para utilização de gordura. É referido ainda um experimento adicional mostrando que durante as primeiras duas horas de realimentação, após uma privação de vinte e quatro horas, a concentração de glicose, insulina e ácidos graxos havia voltado ao normal.

Rowland (1982) analisou as alterações fisiológicas que ocorriam durante privações de 0, 6, 24 e 42 horas em ratos e em hamsters. Constatou que as alterações fisiológicas durante a privação em hamsters são muito semelhantes às que ocorrem no rato para preservar a disponibilidade de energia para tecidos vitais. O conteúdo de glicogenio do fígado apresentava-se diminuído de metade em relação aos níveis ad libitum após seis horas de privação e não era detectado após 24 e 42 horas sem alimento. Os níveis de corpos cetona exibiam aumento progressivo durante a privação de 42 horas.

Resumindo, o hamster privado de alimento exibe boa estabilidade de glicose, níveis rebaixados de insulina, níveis aumentados de corpos cetona e ácidos graxos livres e uma rápida depleção de glicogenio do fígado. As alterações de modo geral são bastante comparáveis às que ocorrem em ratos, embora pareça haver alguma diferença na manutenção dos níveis de glicose em circulação. Voltaremos a este ponto a seguir.

Apesar da ausência de aumento compensatório a longo prazo, o peso corporal é finalmente recuperado

Apesar de não alterarem seu padrão de refeições e de não aumentarem seu consumo de alimento a longo prazo, hamsters acabam recuperando o peso perdido por privação, desde que a perda não tenha sido excessiva. Perdas de peso além de 20% incapacitam muitos animais e estão fora da faixa compatível com completa recuperação de peso.

O tipo de dieta disponível na fase de realimentação influencia o ritmo de recuperação de peso. Uma dieta rica em gordura (sementes de girassol), quando fornecida em adição a uma dieta rica em carboidratos (ração) promove ganho rápido de peso

em hamsters alimentados ad libitum e uma recuperação rápida de peso em animais privados (Borer e Kooi, 1975; Borer et al., 1979).

A idéia de que a regulação de peso corporal é efetuada predominantemente através do controle da ingestão de alimento é uma idéia forte na literatura. De fato muitos animais reagem com aumento de consumo a condições que produzem excessiva demanda de energia e perda de peso corporal e com decréscimo de consumo a condições de entrada excessiva de energia e aumento conseqüente em peso corporal. No entanto, é interessante notar que, mesmo alguns pesquisadores que usam ratos para estudar ingestão de alimento e recuperação de peso corporal após privação, criticam a idéia de que a regulação do peso corporal seja efetuada exclusivamente através de controle da ingestão de alimento. Levitsky (1970) e Levitsky, Faust e Glassman (1976) enfatizam a correção de distúrbios no equilíbrio de energia através de controle da saída de energia. Só com distúrbios grandes ocorreria um ajustamento comportamental ao déficit fisiológico.

Existem evidências de que, mesmo no rato, o controle da ingestão de alimento não é o único mecanismo que age para regular o peso corporal. Embora o rato seja capaz de aumentar seu consumo diário de alimento após uma privação (Baker, 1955; Lawrence e Mason, 1955; Levitsky, 1970; Levitsky e Collier, 1968), o aumento em consumo de alimento não é proporcional à duração da privação, nem é essencial para o ganho de peso.

Levitsky, Faust e Glassman (1976) submeteram vários grupos de ratos a uma privação de 48 horas. Na fase de realimentação que se seguiu à privação, um grupo teve acesso ad libitum a alimento, outro recebeu uma ração diária equivalente ao seu consumo médio pré-privação e um terceiro recebeu uma ração diária calculada de tal modo que o consumo relativo ao peso corporal pós-privação fosse equivalente ao consumo relativo ao peso pré-privação. O primeiro grupo recuperou o peso corporal como era esperado. O segundo também apresentou recuperação completa, mas demorou mais tempo. O mais notável foi o terceiro grupo recuperar o peso corporal porque o consumo calórico após privação foi mantido bem abai-

xo do nível ad libitum pré-privação. Os resultados deste experimento mostram que o aumento em consumo de alimento, provocado por privação, não é necessário para a recuperação do peso corporal, embora o ritmo de recuperação seja afetado. Esta preparação pode ser interessante. Levitsky, Faust e Glassman (1976) forçaram os ratos a usarem os mecanismos de ajustamento que os hamsters parecem usar normalmente. A regulação do peso corporal foi efetuada pelos ratos através de outros mecanismos que não o ajustamento do consumo de alimento a que normalmente recorrem.

Numa replicação e ampliação deste estudo, Boyle, Storlien e Keeseey (1978) mostraram que ratos com peso corporal reduzido por restrição de alimento, quando voltam a ter acesso a alimento, ganham consideravelmente mais peso por quantidade ingerida que animais não privados, mesmo quando a ingestão é limitada de tal modo que não podem exibir aumento de consumo.

A quantidade de energia armazenada no corpo deve ser função da energia consumida e da energia gasta. Se a recuperação de peso não é efetuada através do consumo de alimento - no hamster é assim e no rato também pode ser - ou não é efetuada exclusivamente através do controle da ingestão de alimento - como parece ser mais comum no rato - deve ser efetuada através de controle da saída de energia. Presumivelmente ocorre através de mecanismos fisiológicos de conservação de energia. Levitsky, Faust e Glassman (1976) sugerem vários mecanismos pelos quais a saída de energia poderia ser controlada. Uma possibilidade que nos pareceu particularmente interessante foi a de um mecanismo que operasse para alterar a eficiência de utilização de alimento. Pode ser alterado o grau de absorção de energia do trato gastro-intestinal. Levitsky et al. (1976) mencionam que casos de deficiência de ferro estão associados a aumento do grau de absorção de ferro do trato digestivo. Além disso, Kershaw, Neame e Weiseman (1960) constataram que privação parcial aumenta a captação de glicose do intestino delgado em ratos.

Comportamento alimentar do hamster em outras condições de demanda elevada de energia

A descoberta de Kutscher (1969) gerou muita pesquisa. Depois da publicação do seu artigo, o hamster tornou-se um sujeito muito utilizado em estudos sobre os efeitos comportamentais de privação, na tentativa de replicar o fenômeno, caracterizar melhor a anomalia e definir seus limites. Começou-se a investigar também sua reação, em comparação com a do rato, em outras condições de demanda elevada de energia.

Uma situação natural de demanda elevada de energia é apresentada pelos diferentes estados do ciclo reprodutivo - gravidez e amamentação - embora os dados relativos a estas condições devam ser considerados com alguma reserva, na medida em que envolvem complicações adicionais em termos de alterações em equilíbrio hormonal. No entanto, mesmo a privação de alimento pode não estar isenta destas complicações. Por exemplo, Nyby e Thiessen (1980) sugerem que a privação está correlacionada com alterações no nível de hormônios sexuais. Após privação (durante quinze dias, os animais só tinham acesso a alimento noventa minutos por dia) constataram atrofia das vesículas seminais em gerbilos machos e do útero em gerbilos fêmeas. Segundo os autores, a privação, portanto, influenciaria o comportamento ingestivo não só através da diminuição do peso corporal, mas também como um resultado de níveis reduzidos de hormônios da gônadas.

Fleming (1978), da mesma forma que Zucker et al. (1972), observou que hamsters não aumentam seu consumo de alimento durante a gravidez, um padrão nitidamente diferente do rato que exhibe um aumento da ordem de 40 a 60%, mantido durante a maior parte do período de gestação (Kumaresan e Turner, 1968). Durante a amamentação, hamsters, da mesma forma que ratas, comem mais que animais correspondentes que não estão amamentando e ambas comem mais quando estão amamentando ninhadas grandes do que ninhadas pequenas (Fleming, 1978; Ota e Yokyama, 1967 a, b). No entanto, enquanto ratas com ninhadas grandes chegam a quadruplicar seu consumo, hamsters mal conseguem dobrar o seu (Fleming, 1976), permane-

cendo em déficit de energia durante a amamentação. Ratas ganham peso durante a primeira metade do período de amamentação, num ritmo inversamente relacionado ao tamanho da ninhada (Kumaresan e Turner, 1968; Fleming, 1976). Hamsters perdem peso durante a amamentação (a perda de peso é de aproximadamente 20% do dia 1 ao dia 20 pós-parto). Talvez estes dados ajudem a entender o alto nível de canibalismo nesta espécie, referido na literatura (Jacobs, 1945; Day e Galef, 1977). É interessante notar ainda que, após o desmame dos filhotes, há uma queda rápida do consumo de alimento (em aproximadamente dois dias) em ratas, contrastando com um ajustamento muito mais lento (o consumo de alimento volta à linha de base num período de aproximadamente duas semanas) em hamsters.

Embora seja tentador interpretar a diferença rato-hamster em regulação de peso corporal durante a amamentação como evidência de uma diferença mais geral em capacidade de ajustamento a condições de demanda elevada de energia, esta interpretação pode ser enganosa. É o que sugere um estudo realizado por Coates e Cross (1954). Estes pesquisadores lesaram os galactóforos de ratas mães, mantendo a integridade dos mamilos, mas induzindo involução mamária e interrupção da amamentação. As mães recebiam ninhadas adotivas novas diariamente, o que garantia que estivessem expostas aos estímulos associados a filhotes em desenvolvimento, mas não sofriam as demandas metabólicas da amamentação. Um resultado interessante deste estudo foi a obtenção do padrão típico de aumento em ingestão, concluindo os autores que o padrão elevado de consumo de alimento não é diretamente induzido pelas demandas metabólicas da produção de leite em ratas mães. Os estímulos associados com filhotes em desenvolvimento são suficientes para produzir aumento em ingestão, sendo o efeito provavelmente mediado pelo hormônio prolactina. Pode ser que a diferença rato-hamster durante a amamentação seja mediada por mecanismos distintos daqueles que controlam o ajustamento a privação.

Outros resultados aparentemente atípicos: falta de compensação após privação de água e ausência de apetite por sal após adrenalectomia

A pesquisa inicial de Kutscher (1969) indicando ausência de aumento compensatório em consumo após privação no hamster, além de ter motivado um maior número de estudos sobre comportamento alimentar nesta espécie, motivou estudos sobre outras reações compensatórias. Alguns resultados são interessantes e aparentemente atípicos.

Sinclair e Bender (1978) investigaram os efeitos da privação de água em ratos e em hamsters. Verificaram que ratos, quando têm acesso a água em dias alternados (e acesso contínuo a alimento) apresentam compensação, isto é, ajustamento através de aumento da ingestão. Por sua vez, hamsters que têm acesso a água em dias alternados bebem apenas um pouco mais que aqueles com acesso contínuo. Um mecanismo comportamental aparentemente pobre de compensação, no entanto, neste caso parece ser contrabalançado por um mecanismo fisiológico de compensação. Nenhum hamster morreu no decorrer do experimento, de duração comparável ao de Silverman e Zucker (1976), e a perda relativa de peso apresentada pelos hamsters era muito semelhante à apresentada pelos ratos.

Rowland (1982) sugere que talvez o paradigma de Sinclair e Bender não tenha representado um verdadeiro desafio para os hamsters - se eles não estavam em déficit real de água, e pela alteração de peso não estavam, não haveria razão para que bebessem mais. Com base nesta restrição, planejou um outro experimento. Comparou o desempenho de três grupos, um com acesso ad libitum a ração e a água, outro com acesso a água duas horas por dia e alimento ad libitum e um terceiro com acesso a água duas horas por dia e alimento vinte e duas horas por dia, havendo separação temporal do alimento e da água. Durante o período de duas semanas de vigência do esquema, os animais experimentais perderam peso consideravelmente, em especial aqueles que não tinham acesso simultâneo a alimento e a água. De qualquer modo, a restrição imposta de água deixava os animais menos afetados, em termos de altera

Outros resultados aparentemente atípicos: falta de compensação após privação de água e ausência de apetite por sal após adrenalectomia

A pesquisa inicial de Kutscher (1969) indicando ausência de aumento compensatório em consumo após privação no hamster, além de ter motivado um maior número de estudos sobre comportamento alimentar nesta espécie, motivou estudos sobre outras reações compensatórias. Alguns resultados são interessantes e aparentemente atípicos.

Sinclair e Bender (1978) investigaram os efeitos da privação de água em ratos e em hamsters. Verificaram que ratos, quando têm acesso a água em dias alternados (e acesso contínuo a alimento) apresentam compensação, isto é, ajustamento através de aumento da ingestão. Por sua vez, hamsters que têm acesso a água em dias alternados bebem apenas um pouco mais que aqueles com acesso contínuo. Um mecanismo comportamental aparentemente pobre de compensação, no entanto, neste caso parece ser contrabalançado por um mecanismo fisiológico de compensação. Nenhum hamster morreu no decorrer do experimento, de duração comparável ao de Silverman e Zucker (1976), e a perda relativa de peso apresentada pelos hamsters era muito semelhante à apresentada pelos ratos.

Rowland (1982) sugere que talvez o paradigma de Sinclair e Bender não tenha representado um verdadeiro desafio para os hamsters - se eles não estavam em déficit real de água, e pela alteração de peso não estavam, não haveria razão para que bebessem mais. Com base nesta restrição, planejou um outro experimento. Comparou o desempenho de três grupos, um com acesso ad libitum a ração e a água, outro com acesso a água duas horas por dia e alimento ad libitum e um terceiro com acesso a água duas horas por dia e alimento vinte e duas horas por dia, havendo separação temporal do alimento e da água. Durante o período de duas semanas de vigência do esquema, os animais experimentais perderam peso consideravelmente, em especial aqueles que não tinham acesso simultâneo a alimento e a água. De qualquer modo, a restrição imposta de água deixava os animais menos afetados, em termos de altera

ção de peso, que períodos comparáveis de restrição de alimento. Os controles bebiam aproximadamente 1 ml de água quando esta era introduzida, enquanto os grupos privados bebiam quatro a cinco vezes mais num período de vinte minutos. O maior efeito de privação encontrado por este pesquisador pode ser devido ao fato de ter trabalhado com animais que passaram por maior perda de peso, mas pode ser devido também ao fato de ter utilizado medidas a curto prazo. Sinclair e Bender trabalharam com medidas a longo prazo.

Outros tratamentos como desidratação celular aguda induzem reações compensatórias. Ritter e Balch (1978) verificaram que hamsters beberam apenas 0,8 ml de água em média, durante um período de duas horas após uma injeção simulada. Após uma injeção de 1 ml de uma solução de cloreto de sódio (10%), no entanto, os mesmos animais beberam 5,4 ml de água, uma diferença estatisticamente significativa.

Uma outra reação compensatória que tem sido estudada é o apetite por sal após adrenalectomia. Esta operação produz deficiência de sódio através da perda contínua na urina e outras excreções. Salber e Zucker (1974) constataram que hamsters, em contraste com ratos, não apresentaram um aumento compensatório no consumo de sal nestas condições. Em lugar de adrenalectomia, Wong e Jones (1978) injetaram uma droga que age sobre o rim para produzir perda de sódio. Esta droga aumenta sabidamente o apetite por sal em ratos (Fregly, 1967; Fregly e Kim, 1970). Hamsters, no entanto, não apresentaram um aumento compensatório no consumo de sal, quando submetidos a este tratamento.

Até que ponto o comportamento do hamster é atípico?

Tomando como referencial o rato - segundo Silverman (1978) é a adaptação a esquemas de restrição alimentar que lhe confere o papel de destaque que desfruta na Psicologia Experimental - de fato o comportamento do hamster face a privação aparece como uma aberração.

É útil, no entanto, lembrar o modo como Hinde faz a introdução ao problema de limites à aprendizagem no livro que

editou em conjunto com J. Stevenson-Hinde (1973). Segundo ele, a possibilidade de encontrar leis gerais de aprendizagem de considerável generalidade e precisão era um ponto de vista muito firmemente estabelecido em Psicologia Experimental, na época. Todo o livro é um questionamento deste ponto de vista. Hinde considera importante para a Psicologia Experimental a influência da Biologia, na medida que implica um treino muito diferente, que lembra continuamente a diversidade - diversidade de organismos no reino animal, de mecanismos nestes organismos e adaptação a modos particulares de vida. Acreditamos que a área de Motivação, embora não tenha o mesmo grau de sistematização que se encontra na área de Aprendizagem, tem a lucrar com um tipo de influencia como a apresentada por Hinde.

O comportamento alimentar assume muitas formas no reino animal e assim também os mecanismos de controle. Existem casos impressionantes. Vamos mencionar apenas alguns no momento, mas voltaremos a este ponto mais adiante no trabalho.

Wodinsky (1977) conta que o polvo fêmea, durante o período de cuidado com a prole, reduz seu consumo de alimento e morre quando os filhotes eclodem. Foi localizada uma glândula - glândula óptica - cuja secreção inibe o comer. A extirpação desta glândula faz com que a fêmea volte a comer e sobreviva, mas neste caso os filhotes são negligenciados e morrem.

Myer e Kowell (1971) mostraram que cobras Lampropeltis getulus depois de 42 dias de privação total não apresentaram nenhum aumento compensatório no consumo de alimento (camundongos). Alguns animais inclusive só voltaram a comer vários dias depois de normalizado o acesso a alimento. Para se ter uma idéia da irregularidade do padrão alimentar, uma cobra comeu dois camundongos no quarto dia, três camundongos seis dias mais tarde, cinco camundongos depois de onze dias e então só voltou a comer depois de quatro meses.

Talvez não apareça como uma surpresa que um polvo e que uma cobra não tenham seu comportamento alimentar ativado por privação. São grupos animais muito diferentes e além disso podem estar envolvidas complicações adicionais de estado - cuidado

com a prole num caso e talvez muda de pele no outro. Foi, no entanto, localizado um exemplo próximo do rato e do hamster que faz a reação deste último a privação de alimento parecer menos aberrante.

Como resposta a um período sem alimento de vinte e quatro horas, Hirsch (1973) encontrou em cobaias uma redução de um ou dois dias no consumo, em comparação com um período anterior ad libitum. Também encontrou coexistência entre ausência de compensação a longo prazo e compensação a curto prazo. A primeira refeição após privação de vinte e quatro horas era duas a cinco vezes maior que a primeira refeição no dia anterior. Este aumento na refeição inicial ocorreu a despeito de um decréscimo total no consumo em vinte e quatro horas. Um período sem alimento de setenta e duas horas levou a uma redução maior no consumo subsequente - por redução do número de refeições e da quantidade consumida por refeição - só havendo recuperação depois de três dias. O efeito imediato de aumento compensatório a curto prazo não foi encontrado neste caso. A primeira refeição não era maior que a do dia anterior, mas para nove de dez animais foi a maior do dia.

Muitas vezes são usados procedimentos de privação em pesquisas comportamentais sem que haja um interesse direto em processos de regulação. Neste caso, a confusão aumenta. Jonson, Lyle, Edwards e Penny (1975) mostram que a capacidade de aprendizagem da cobaia tem sido seriamente questionada na literatura. Ela criou a fama de animal estúpido. Scott (1958) também menciona a dificuldade dos psicólogos comparativos em planejar testes nos quais a cobaia exibisse qualquer sinal de aprendizagem ou de inteligência e em entender como seus ancestrais selvagens conseguiram sobreviver. O conhecimento prévio de um sistema motivacional, além de ser importante em si, é indispensável quando ele está envolvido no estudo de outros processos como aprendizagem e memória.

As características peculiares do comportamento da cobaia levam Hirsch (1973) a pensar na importância de variáveis ecológicas no estudo da regulação do equilíbrio de energia. Diferencia três modos dominantes de alimentação - herbívoro, carnívoro e onívoro - que se relacionam com o padrão temporal de inges -

com a prole num caso e talvez muda de pele no outro. Foi, no entanto, localizado um exemplo próximo do rato e do hamster que faz a reação deste último a privação de alimento parecer menos aberrante.

Como resposta a um período sem alimento de vinte e quatro horas, Hirsch (1973) encontrou em cobaias uma redução de um ou dois dias no consumo, em comparação com um período anterior ad libitum. Também encontrou coexistência entre ausência de compensação a longo prazo e compensação a curto prazo. A primeira refeição após privação de vinte e quatro horas era duas a cinco vezes maior que a primeira refeição no dia anterior. Este aumento na refeição inicial ocorreu a despeito de um decréscimo total no consumo em vinte e quatro horas. Um período sem alimento de setenta e duas horas levou a uma redução maior no consumo subsequente - por redução do número de refeições e da quantidade consumida por refeição - só havendo recuperação depois de três dias. O efeito imediato de aumento compensatório a curto prazo não foi encontrado neste caso. A primeira refeição não era maior que a do dia anterior, mas para nove de dez animais foi a maior do dia.

Muitas vezes são usados procedimentos de privação em pesquisas comportamentais sem que haja um interesse direto em processos de regulação. Neste caso, a confusão aumenta. Jonson, Lyle, Edwards e Penny (1975) mostram que a capacidade de aprendizagem da cobaia tem sido seriamente questionada na literatura. Ela criou a fama de animal estúpido. Scott (1958) também menciona a dificuldade dos psicólogos comparativos em planejar testes nos quais a cobaia exibisse qualquer sinal de aprendizagem ou de inteligência e em entender como seus ancestrais selvagens conseguiram sobreviver. O conhecimento prévio de um sistema motivacional, além de ser importante em si, é indispensável quando ele está envolvido no estudo de outros processos como aprendizagem e memória.

As características peculiares do comportamento da cobaia levam Hirsch (1973) a pensar na importância de variáveis ecológicas no estudo da regulação do equilíbrio de energia. Diferencia três modos dominantes de alimentação - herbívoro, carnívoro e onívoro - que se relacionam com o padrão temporal de inges -

tão. O carnívoro come infreqüentemente, mas uma refeição representa uma entrada grande de calorías. Parece razoável prever que um modelo de tipo depleção - repleção seja obtido em estudos de laboratório sobre o comportamento alimentar destes animais. O rato, cujo padrão de alimentação foi mais estudado, é onívoro. Um modelo de tipo depleção - repleção explica os resultados de privações impostas, embora haja dúvidas quanto à aplicação do modelo a dados de consumo livre, quando se estuda regulação refeição a refeição (Le Magnen e Devos, 1970; Levitsky, 1970; Premack e Kintsch, 1970; Thomas e Mayer, 1968). Na cobaia, um animal herbívoro, não se conseguiu produzir aumento de consumo por privação, o que pode ser visto como uma característica mais geral de herbívoros. O hamster comporta-se como um herbívoro, mas, segundo Jacobs (1945), ele é onívoro, come qualquer coisa até baratas e, se tiver oportunidade, pequenos peixes.

A lição que fica disto tudo é que uma espécie animal não pode ser tomada como representante do reino animal, mas é um objeto de estudo relevante por si mesmo. O número de mecanismos, no entanto, não é infinito ou igual ao número de espécies diferentes. É evidentemente possível chegar a generalizações. Este ponto é bem colocado por Ades (1972) que contrapõe uma abordagem centrada no processo a uma abordagem centrada no animal. O ponto é que talvez se construam generalizações mais sólidas partindo de uma abordagem centrada no animal, em que se reencontram os processos, que através de uma abordagem centrada no processo que lance mão de uma única situação paradigmática pré-determinada.

Algumas tentativas para explicar a ausência de aumento compensatório no consumo em hamsters

Vários mecanismos podem estar agindo para um hamster faminto não se comportar como um rato faminto.

O problema está na detecção do déficit. Pode-se supor que o hamster não compensa períodos de privação, aumentando seu consumo de alimento, porque não detecta seu estado de deficiência nutritiva. Ou ainda, pode detectar o déficit, mas não estar

programado para responder a ele. Interpretações baseadas na suposição de uma incapacidade total do hamster para detectar e/ou corrigir estados de deficiência nutritiva são, contudo, insatisfatórias em virtude da compensação a curto prazo que coexiste com ausência de compensação a longo prazo (Silverman e Zucker, 1976; Borer et al., 1979; Fitts e Wright, 1980). Parece mais apropriado interpretar o comportamento como resultado da interação entre uma tendência compensatória e uma tendência a anorexia, devida a interrupção do comer ad libitum.

O problema está no tamanho do estômago. O hamster privado pode estar comendo tanto quanto seu sistema digestivo pode acomodar, sendo o limite imposto pelo seu pequeno tamanho. Limitações mecânicas do sistema gastro-intestinal poderiam ser responsáveis pela ausência de compensação a longo prazo, após privação. Um feedback negativo de distensão do estômago, resultante do comer aumentado a curto prazo inibiria o prosseguimento do comer. Algumas observações interessantes de Silverman e Zucker (1976) sugerem, contudo, que limitações mecânicas não bastam para explicar a ausência de compensação em vinte e quatro horas, após períodos de privação alimentar. Ofereceram aos seus sujeitos o mesmo alimento utilizado nos seus estudos sobre privação, misturado com uma substância não-calórica (caolim). Com a dieta não-diluída, em esquemas ad libitum, o consumo médio foi 10,4 gramas por dia e com a dieta diluída, 17,0 gramas por dia, uma diferença estatisticamente significativa. Os animais que estavam com um consumo aumentado voltaram, então, a receber a dieta não-diluída, sendo iniciado um esquema de privação intermitente (vinte e quatro horas de privação intercaladas com vinte e quatro horas de acesso livre a alimento). O desempenho destes animais, sob privação intermitente, não se diferenciou daqueles que não tiveram seu consumo aumentado por diluição da dieta. As adaptações que estavam permitindo o processamento de volumes superiores ao normal da dieta diluída, em ad libitum, não permitiram o consumo de volumes aumentados da dieta não-diluída, em esquema de privação intermitente. Além deste estudo, há outros mostrando que hamsters têm a capacidade de aumentar seu consumo de alimento em algumas condições - ovariecto

mia (Geral e Thiel, 1975; Morin e Fleming, 1978), temperaturas ambientais baixas (Lyman, 1954), exercício físico (Borer, 1974; Brown e Borer, 1978), tratamento crônico com insulina (Rowland, 1978), amamentação (Fleming, 1978) - mas que não o fazem sob privação.

O problema está no desenvolvimento de lesões gástricas. Talvez uma limitação imposta por tamanho não seja a única forma pela qual fatores ligados ao estômago poderiam inibir o consumo. Um experimento realizado por Paré e Temple (1973) - ainda que não tenha sido planejado para elucidar a ausência de aumentos compensatórios em consumo - sugere outra possibilidade, negligenciada pelos pesquisadores que trabalham na área. Paré e Temple submeteram dez grupos de ratos a diferentes graus de privação de alimento - 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10 e 12 dias. No final do experimento, os ratos foram sacrificados, procedendo-se à remoção e ao exame do estômago. Com um dia de privação não foi localizada qualquer anomalia, mas com dois dias notou-se a presença de edema dando ao rumen uma aparência aumentada. Após três dias, as lesões apresentavam-se mais difundidas e com o prosseguimento da privação o número de úlceras aumentou. Tornaram-se maiores e mais alongadas, com crateras profundas. Depois de oito dias de privação, todo o rumen estava coberto por estas lesões. Elas atingiram principalmente o rumen, ocorrendo com pouca frequência úlceras glandulares. Todos os ratos apresentaram lesões do rumen depois de cinco dias de privação, enquanto só 7% apresentaram lesões glandulares. O trabalho de Paré e Temple (1973) situa-se numa tradição de pesquisa voltada principalmente para o estudo de variáveis psicológicas - tensão - afetando a produção de úlceras gástricas¹. O

¹ É interessante notar que, segundo Paré e Temple (1973), sob tensão - produzida por exemplo por choques elétricos - animais tendem a desenvolver úlceras glandulares. A privação parece promover o aparecimento de úlceras no rumen.

estudo dos efeitos da privação neste processo acabou se impondo porque a maioria dos experimentos na área foram realizados com animais submetidos a algum tipo de esquema de privação de alimento. Parece-nos que pesquisadores diretamente interessados no estudo de adaptações comportamentais a condições de privação de alimento também deveriam investir um pouco nesta linha de investigação. Até que ponto o consumo de alimento fica comprometido após privação pela ocorrência de úlceras gástricas? Seria importante replicar os esquemas de alimentação utilizados por Silverman e Zucker (1976) e por Borer et al. (1979) com hamsters e verificar a incidência de lesões gástricas. Além de Simek (1969), um único pesquisador - Rowland (1982) - fez o exame do estômago de hamsters submetidos a esquemas de privação. Seus resultados não revelaram qualquer sinal de patologia gástrica. É interessante que ele também não tenha encontrado qualquer evidência no sentido de compensação comportamental. Ausência de compensação pode, portanto, ser encontrada na ausência de lesão gástrica. Um controle potencialmente importante não foi feito pela maioria dos pesquisadores - e esta é uma crítica que pode ser feita - mas aparentemente aí também não está a chave da explicação.

A compensação é simplesmente mais demorada no hamster. O hamster parece ser especialmente sensível à ausência de experiência ingestiva. Mesmo o rato pode apresentar reações de anorexia, embora isto só ocorra após privações longas. Hamilton (1969) encontrou uma relação inversa regular entre a quantidade de alimento consumido e a duração da privação prévia. Privou oito grupos de ratos de dois a dez dias e encontrou uma correlação negativa alta entre o tempo de privação e o consumo de alimento no primeiro dia de realimentação (Williams e Campbell, 1961). O nível maior de consumo observado nos animais privados por dois dias ocorreu no primeiro dia de realimentação, enquanto o nível mais alto para aqueles privados por intervalos mais longos só ocorreu consideravelmente mais tarde quando o acesso a alimento foi normalizado. Na tentativa de compreender o fenômeno de anorexia após privação, Hamilton submeteu ratos a dois tratamentos: (a) um grupo foi privado simplesmente, (b) enquanto outro foi privado de elementos nutritivos,

mas tinha acesso a uma mistura não-nutritiva. O primeiro grupo, mas não o segundo, apresentou anorexia após privação. Animais que tinham oportunidade de comer materiais não-nutritivos, durante o período de privação, ingeriam significativamente mais que os controles privados de toda oportunidade de consumo. Há uma crítica a este estudo no que diz respeito à utilização de medidas absolutas de consumo. Segundo Bauer e Stebbins (1972), a observação de anorexia após privação total poderia ser uma consequência de necessidade diminuída em virtude de redução no peso corporal. Uma quantidade de alimento que resulta num dado ganho de peso antes da privação, quando os animais pesam mais, depois da privação resulta num ganho maior. Consideram que o peso corporal tem de ser controlado estatisticamente quando se compara o consumo de animais de peso desigual, especialmente quando isto é um resultado de uma manipulação experimental.

Silverman e Zucker (1976) compararam ratos e hamsters quanto aos efeitos de um período de privação de noventa e seis horas, num período de realimentação de nove dias. Examinando o gráfico que apresentam, nota-se que no primeiro dia de realimentação o consumo dos hamsters privados apresentava-se abaixo do nível de linha de base. Nos dias 2 a 6, no entanto, apresentava-se acima, sendo a diferença da ordem de 10%. Em outro experimento, em que alternaram períodos de vinte e quatro horas de privação com períodos de vinte e quatro horas de acesso a alimento, quatro de cinco animais morreram. Só um sobreviveu. Os autores mencionam que este sobrevivente chegou a efetuar um grau substancial de compensação com o passar do tempo de vigência do esquema de privação intermitente. Chegou a comer 77% mais em relação à linha de base. Este hamster pelo menos não era tão diferente de um rato. Além disso, um consumo inicial rebaixado, sendo o máximo atingido mais tarde, no decorrer do período de realimentação ad libitum, é um resultado esperado mesmo para o rato. O estudo de Hamilton (1969) mostra isto. Bauer e Stebbins (1972), apesar de não terem encontrado anorexia inicial, constataram que o efeito ativador da privação não se manifesta de imediato. Estas pesquisadoras examinaram parametricamente os efeitos de severidade da privação sobre a

realimentação. Depois de seis dias com alimento ad libitum, submetam ratos a esquemas repetidos de privação de 20, 23, 23,5 ou 46 horas, durante oito dias, ou a um período de completa privação por oito dias. Analisaram o consumo num período de realimentação ad libitum de duas semanas, em comparação com o de animais que não sofreram qualquer privação. Em vez de ser mais alto no primeiro dia de realimentação, o consumo de alimento aumentou lentamente até um máximo, voltando então ao nível de controle ad libitum. Quanto maior a privação, mais tempo demorava para atingir o máximo e voltar para os níveis de controle. O dia de maior consumo médio relativo, durante o período de realimentação, foi o segundo para os grupos submetidos aos esquemas de vinte e de vinte e três horas de privação, o quarto para os grupos submetidos aos esquemas de vinte e três horas e meia e de quarenta e seis horas de privação e o sexto para o grupo submetido a privação total de oito dias. De qualquer modo, quanto mais severa a privação, maior o máximo atingido.

Poderíamos ser levados a pensar que a diferença rato - hamster não estivesse na capacidade de compensar um período de privação, mas no tempo que o animal demora para efetuar a compensação. Os níveis máximos de consumo relativo poderiam ser equivalentes, mas simplesmente atingidos com uma demora maior. Talvez se pudesse trabalhar com períodos de realimentação maiores que os nove dias utilizados por Silverman e Zucker (1976). De qualquer modo, neste período, a diferença entre espécies foi notável. Os ratos privados como os hamsters por noventa e seis horas não exibiram qualquer efeito inicial de anorexia após privação. No primeiro dia de realimentação o consumo era cerca de 80% maior que o de linha de base, caindo em seguida, mas permanecendo ainda assim acima da linha de base durante todo o período de realimentação. Nos dias dois a seis da realimentação, enquanto o consumo dos hamsters excedia a linha de base de 10%, o dos ratos excedia a linha de base de 20 a 30%. Nos dias sete a nove, o consumo dos hamsters voltou à linha de base e o dos ratos diminuiu, aproximando-se dos níveis de controle. Pode-se imaginar, a título de hipótese, que os hamsters viessem a efetuar uma compensação mais tar-

diamente, mas esta idéia não parece muito plausível depois de um exame mais detalhado dos dados de Silverman e Zucker (1976). Sendo verdadeira a idéia da compensação retardada, os dados deveriam exibir uma tendência temporal mais pronunciada de aumento do consumo no decorrer do período de realimentação.

Há um pior aproveitamento do alimento após privação por alteração da proporção normal de microrganismos que participam do processo digestivo. A dificuldade de ajustamento do hamster a esquemas de privação alimentar pode ser devida, em parte, a alterações na proporção normal de microrganismos que participam do processo digestivo. Esta é uma hipótese sugerida por Silverman e Zucker (1976) e por Borer et al. (1979). Meiske, Salsbury, Hoefer e Lucke (1958) trabalharam com um animal bastante diferente do rato ou do hamster - um boi hereford - mas sua pesquisa tem relevância do ponto de vista do problema considerado e aponta caminhos interessantes para investigação. Meiske e seus associados fizeram uma fístula no rumen de um boi, por onde extraíam amostras de fluido. Estavam preocupados em verificar os efeitos da privação de alimento sobre a população microbiana que participa do processo digestivo. Depois de setenta e duas horas de privação, constataram que o número de bactérias apresentava-se claramente diminuído. Um tipo de protozoário não era encontrado e outro apresentava-se em pequeno número e bastante inativo. Havia aumentos evidentes no número de bactérias nas três primeiras horas de realimentação, sendo os aumentos especialmente notáveis após vinte e quatro horas de realimentação. Os protozoários do tipo que se encontrava em pequeno número após setenta e duas horas de privação aumentaram em número e em atividade à medida que a realimentação prosseguia. Os protozoários do outro tipo, que se encontravam totalmente ausentes após setenta e duas horas de privação, no entanto, permaneceram ausentes durante mais cinco dias. A capacidade de amostras do rumen para digerir celulose in vitro foi reduzida em 68 a 91% no final do período de privação de setenta e duas horas. Este declínio da digestão de celulose in vitro por fluido do rumen provavelmente foi devido ao declínio no número de microrganismos presentes. A digestão de celulose in vitro normalizou-se em três a qua

tro dias de realimentação. Meiske e seus associados, no entanto, estavam preocupados exclusivamente com o aspecto fisiológico do problema da privação e não procuraram correlacionar sistematicamente as alterações fisiológicas que constataram com o comportamento alimentar do animal in vivo.

Foram localizados estudos interessantes sobre a função bacteriana em ratos, embora não examinem o efeito de privação. Foram escolhidos alguns que focalizam as bactérias cecais como exemplo. Em ratos, parte do alimento digerido entra no ceco (uma estrutura que existe na junção do intestino delgado com o intestino grosso), sendo impelida para sua secção distal, onde serve como substrato para o crescimento de bactérias (Raibaud, Dickinson, Sacquat, Charlier e Moquot, 1966). O material na secção proximal do ceco passa através do intestino e do anus na forma de fezes escuras e secas e é ignorado pelos animais. O material proveniente da secção distal do ceco passa através do intestino com relativamente pouca perda de água e é comido por ratos adultos diretamente do anus¹ (Lutton e Chevallier, 1973). Harder (1949), Barnes e Fiala (1958), Hoetzel (1966) e Mickelson (1956) mostraram que o cecotrofo consumido mistura-se com o alimento no estômago e no intestino delgado, sendo as bactérias nele contidas críticas para a utilização efetiva da dieta.

Leon e Moltz (1972) e Leon (1974) verificaram que filhotes são atraídos pelos cecotrofos da mãe por volta de quatorze dias depois do parto e deixam de ser atraídos por eles por volta de vinte e sete dias depois do parto. Nesta época, fêmeas lactantes produzem uma quantidade maior de cecotrofos que animais não lactantes e não comem o excesso. A cecotrofia desempenha um papel na transição de alimento líquido para alimento sólido e na inoculação de bactérias intestinais maternas. A presença de bactérias intestinais é importante para a função digestiva do adulto e é necessário que os filhotes desenvolvam uma flora apropriada pa-

¹ Quando defecado, chama-se cecotrofo e a prática de consumi-lo, coprofagia.

ra utilizar plenamente o alimento sólido. O estabelecimento completo da flora intestinal através da cecotrofia sinaliza o final do processo de desmame. Os filhotes deixam de ser atraídos pelos cecotrofos maternos quando começam a comer alimento sólido e a produzir seus próprios cecotrofos.

Galef (1979) identificou um dos determinantes da alocoprofagia em filhotes de ratos e colocou alguma dúvida sobre a interpretação de Leon. Filhotes que, além do leite materno, tinham acesso a alimento sólido apresentavam indícios de ingestão de excreções maternas quando se examinava o conteúdo de seus estômagos, a partir de quinze dias, mas em quantidade muito pequena. Filhotes que só tinham acesso a leite materno - a condição utilizada por Leon - iniciaram a ingestão de excreções maternas aproximadamente na mesma época, mas em grau consideravelmente maior. A alocoprofagia aumentou em frequência com a idade e de vinte e um dias em diante todo o estômago apresentava-se preenchido por partículas destas excreções. Galef tendeu a interpretar estes resultados como evidência de que filhotes de rato fazem uso de excreções maternas como uma ração de emergência quando o leite materno deixa de ser uma fonte adequada de nutrição e não há outro alimento disponível. Seguindo esta linha de raciocínio, planejou um experimento privando filhotes, de 16, 19 e 22 dias, de contato com a mãe e também de qualquer alimento por quarenta e oito horas. Em cada faixa de idade, metade dos filhotes tinha acesso a excreções maternas e metade não tinha. A perda de peso num período de quarenta e oito horas foi significativamente reduzida em filhotes de 19 e de 22 dias pelo acesso a excreções maternas e a sobrevivência foi prolongada. Animais em idade de desmame aparentemente são capazes de utilizar excreções maternas como um suplemento alimentar de emergência, na ausência de outro tipo de alimento.

Pode-se mencionar, neste contexto, uma observação de Richter e Rice (1945) mostrando que ratos mantidos com uma dieta adequada ignoravam fezes, mas que passavam a consumi-las quando se retirava uma fonte de vitaminas do complexo B. O consumo das fezes evitava o desenvolvimento de uma deficiência vitamínica, que se manifestava assim que o consumo de fezes era impedido.

Leon (1974) procurou suprimir a função bacteriana em ratas lactantes: (a) através de antibióticos e (b) através de controle da dieta sem usar agentes farmacológicos. Há necessidade de carboidratos para a função bacteriana no ceco e quando a sacarose, que é completamente absorvida acima do nível do ceco, é o único carboidrato na dieta, as bactérias são privadas de seu meio de crescimento. O interesse de pesquisa de Leon, no entanto, estava voltado para o estudo de feromonios maternos e ele não dá qualquer informação sobre o efeito da destruição de bactérias cecais sobre os níveis de consumo e regulação de peso de ratas lactantes.

Seria interessante planejar uma pesquisa voltada diretamente para o problema da privação, como a de Meiske et al. (1958), com o boi Hereford, mas preocupada também com comportamento, procurando determinar em que medida microrganismos que participam no processo de digestão são afetados por períodos de privação, em ratos e em hamsters, e em que medida o tipo de dieta (rica ou pobre nos elementos necessários para servir como meio de crescimento para as bactérias que participam no processo de digestão) afeta o ajustamento destes animais a condições de privação.

Tentativa de explicação apoiada na teoria glicostática. Há ainda outras tentativas de explicação. Silverman (1978) examinou a idéia de uma diferença em envolvimento glicostático no comer para explicar a diferença rato - hamster em compensação. Trata-se de uma tentativa para dar sentido ao fenômeno da ausência de compensação no hamster no contexto de uma teoria clássica de fome-saciedade, a teoria glicostática de Mayer (1953; 1955), que supõe que a fome e a saciedade são funções do ritmo de utilização neural de glicose, e encontra apoio empírico em estudos que correlacionam alterações que ocorrem normalmente no metabolismo de glicose com consumo de alimento e, principalmente, em estudos que utilizam uma droga - 2-deoxi-d-glicose (2-DG) - que provoca depressão do metabolismo de glicose em tecidos neurais.

Em ratos, durante privação alimentar, os níveis de glicose em circulação diminuem ao longo de vinte e quatro horas (Steffens, 1969, 1970; Tonge e Oatley, 1973). Injeções de 2-DG provocam um aumento substancial em comer (Smith e Epstein, 1969;

Silverman, 1978). Num experimento de Silverman (1978 a, b), o consumo de alimento de ratos que receberam doses de 300 mg/kg e 750 mg/kg de 2-DG foi quase três vezes maior que na condição controle em que os animais recebiam uma injeção de salina.

Hamsters, ao contrário de ratos, mantêm seus níveis de glicose em circulação durante trinta e seis horas de privação (Sodoyez et al., 1967). Silverman (1978 a, b) não conseguiu provocar comer nesta espécie através de injeções de 2-DG, confirmando resultados de Ritter e Balch (1976; 1978). Praticamente não houve diferença em consumo de alimento com dosagens de 0, de 750 e de 1100 mg/kg de 2-DG. Apesar da coerência dos resultados, no entanto, Silverman questiona fortemente o significado do teste com 2-DG, tanto no que diz respeito a resultados positivos como negativos. Segundo ele, os estudos com 2-DG apresentam muitas dificuldades de interpretação não se podendo, a partir deles, concluir por uma diferença em envolvimento glicostático para explicar a diferença rato-hamster em compensação.

No entanto, a questão não foi abandonada. Scalafani e Eisenstadt (1980) procuraram verificar se o efeito do 2-DG apareceria fornecendo uma dieta preferida - girassol - e, mais recentemente, procuraram verificar se o efeito apareceria (a) em condições de privação de alimento ou (b) em testes realizados no período de escuro x no período de luz. Esta última preocupação faz sentido em função da observação de que o 2-DG produz aumento do comer em ratos durante o dia, a fase lipolítica do seu ciclo metabólico, sendo o efeito muito atenuado durante a noite, a fase lipogênica. O hamster, por sua vez, está na fase lipogênica do seu ciclo metabólico de dia e na fase lipolítica, à noite. Mas a despeito de todas estas preocupações de controle metodológico, os resultados continuaram sendo sistematicamente negativos.

O problema está no armazenamento do excesso de alimento consumido na forma de gordura. Quando ratos são submetidos a esquemas de privação intermitente, o excesso de energia consumido durante os períodos de acesso a alimento é predominantemente armazenado como gordura. Um estudo comparativo sobre o metabolismo do tecido adiposo in vitro talvez forneça algumas pistas pa

ra entender o mecanismo in vivo. Di Girolano e Rudman (1966) mediram a captação e o metabolismo de glicose por lâminas de tecido adiposo perirenal e do epidídimo para ratos, cobaias, coelhos e hamsters, na presença ou não de insulina. A quantidade total de glicose metabolizada por grama de tecido, a quantidade transformada em ácidos graxos e o grau de estimulação do metabolismo de glicose por insulina variaram em função da espécie, na seguinte ordem: rato > cobaia > coelho > hamster. Num meio em que a concentração de glicose era de 13,9 μ moles/ml, a quantidade média de glicose metabolizada por grama de tecido adiposo do epidídimo, em duas horas, foi 5,5 μ moles para o rato, 3,3 μ moles para a cobaia, 1,9 μ moles para o coelho e 0,7 μ moles para o hamster. As proporções de glicose transformada em CO_2 , triglicerídeo-glicerol e triglicerídeo-ácidos graxos foram 49, 17 e 35% para o rato, 55, 14 e 31% para a cobaia, 54, 31 e 15% para o coelho e 38, 60 e 2% para o hamster. Em todas as quatro espécies, a adição de 0,1 unidade de insulina produziu aumento na quantidade de glicose metabolizada pelo tecido adiposo, mas o efeito foi maior para o rato. A insulina provocou um aumento da ordem de 130% na captação de glicose no rato, mas um aumento menor que 40% na cobaia, no coelho e no hamster.

A partir deste estudo in vitro pode-se inferir um mecanismo fisiológico que ajude a explicar a ausência de compensação no hamster em esquemas de privação intermitente. Ele não conseguiria digerir e absorver alimento com rapidez suficiente para possibilitar o consumo de quantidades grandes de alimento e ganho rápido de peso. Simek (1974, 1975) favorece um mecanismo deste tipo para explicar a lenta recuperação de peso em hamsters submetidos a privação. Segundo ele, o tecido adiposo do hamster é lento e relativamente inflexível no ritmo de transformação de carboidratos em ácidos graxos. O animal teria dificuldade em armazenar o excesso de energia consumido na forma de gordura. Se isto for verdade, animais mantidos numa dieta rica em carboidratos e pobre em gorduras (como é o caso da ração usada nos experimentos de Silverman e Zucker, 1976) simplesmente não são capazes de armazenar gordura com rapidez suficiente para acompanhar uma taxa al-

ta de metabolismo, mas animais mantidos numa dieta rica em gordura teriam menos problemas em manter peso. Dados disponíveis de um experimento de Silverman e Zucker (1976) dão algum apoio a esta sugestão. Hamsters submetidos a privação intermitente (vinte e quatro horas de acesso livre a alimento alternadas com vinte e quatro horas de privação), que tinham acesso a sementes em lugar de ração, apresentaram menor perda de peso. A mortalidade, num período de tempo comparável, foi 0% na condição de acesso a girassol em comparação com 80% na condição de acesso a ração.

O hamster não aumenta seu consumo de alimento após privação porque não consegue aumentar seu consumo de água. Há ainda um tipo de interpretação em que a explicação para a ausência de hiperfagia compensatória após privação é buscada na interação comer - beber. Segundo Fitts e Wright (1979), o alimento consumido, durante períodos de comer aumentado, produziria feedback osmótico negativo sobre a ingestão, inibindo o seu prosseguimento, podendo a mediação deste efeito ser realizada através de osmoreceptores, localizados na proximidade do intestino, e os sinais transmitidos ao cérebro através do nervo vago. O consumo de água eliminaria o sinal de feedback negativo diluindo os conteúdos do intestino e permitindo assim o prosseguimento do comer. Hamsters de fato exibem períodos curtos de comer aumentado após privação. O comer produz um aumento em pressão osmótica e desidratação celular. Pela interpretação dada por Fitts e Wright, a dificuldade de regulação do consumo alimentar a longo prazo poderia resultar de uma incapacidade para aumentar a ingestão de líquido o suficiente para manter um ritmo elevado de comer. Os autores deixam, contudo, de discutir um resultado apresentado claramente por Kutscher (1969) e por Silverman e Zucker (1976) - a polidipsia associada a privação de alimento que é peculiar ao hamster - e que, pelo menos a primeira vista, invalida sua explicação.

Rowland (1982) rejeita a interpretação de Fitts e Wright (1979) com base numa observação de hamsters com cânulas gástricas implantadas. Animais alimentados em esquemas não exibiram uma facilitação significativa do consumo de alimento pela infusão de água. Conclui que a anorexia de hamsters alimentados em

esquemas não é devida a desidratação.

E há também a interpretação oposta - a polidipsia associada a privação é um impedimento ao aumento compensatório em consumo de alimento. Silverman e Zucker (1976) tinham uma hipótese oposta à de Fitts e Wright (1979). Suspeitavam que a polidipsia associada à privação de alimento pudesse impedir a compensação. Para testar esta idéia, tomaram medidas de linha de base do consumo de água, em condições ad libitum. Durante o período de restrição alimentar que se seguiu, restringiram o consumo de água ao consumo de linha de base. Esta manipulação não fez com que os hamsters comessem mais que em ad libitum. A polidipsia, portanto, não é um impedimento à compensação. Impedido de exibir a polidipsia associada a privação, o hamster continua não apresentando compensação.

Além disso, a cobaia não exibe polidipsia e, como o hamster, não compensa períodos de privação e no gergilo a polidipsia associada a privação é compatível com excelente compensação após privação.

A ausência de aumento compensatório no consumo de alimento após privação é reflexo de uma incapacidade generalizada de compensação. Mas seguramente a interpretação mais arrojada foi apresentada por Sinclair e Bender (1978). Sugerem que no hamster estaria ausente um fator comum necessário à produção de comportamentos compensatórios. Embora haja algumas evidências apontando no sentido da generalidade da não compensação nesta espécie, esta hipótese parece ser excessivamente especulativa e prematura. Sinclair e Bender (1978) vão muito longe nas suas generalizações. Por exemplo, observaram que hamsters apresentavam maior tendência à perseveração que a alternância espontânea, em comparação com ratos, quando colocados num labirinto em T, em duas práticas sucessivas não recompensadas. Consideram isto uma falha de compensação. Atribuem à ausência de alternância espontânea num labirinto o mesmo status que à ausência de intensificação do consumo de alimento ou de água, após privação, e consideram pouco provável que estes vários comportamentos sejam causados por mecanismos independentes. Embora a interpretação possa ter algum apelo, seguramente a argumentação apre

sentada pelos seus proponentes deixa muito a desejar.

Hibernação como um sistema de resposta alternativo.

Gumma, South e Allen (1967) mostraram que hamsters, cujo acesso a alimento foi limitado a duas horas por dia durante dez dias, e, então, foram expostos a uma temperatura de 5° C, entraram em hibernação num espaço de trinta e duas horas, uma latência que consideraram notavelmente curta. Comparando os resultados deste experimento com os de um experimento posterior de Gumma e South (1970), constata-se que animais com acesso a alimento apenas duas horas por dia escolhiam temperaturas mais frias em comparação com animais com alimento ad libitum. Privação de alimento, e conseqüente perda de peso, combinada com temperatura ambiente baixa presispõem a hibernação. Deane e Lyman (1954) também conseguiram provocar estados de torpor em hamsters por exposição a temperatura ambiente baixa. Poder-se-ia pensar que a hibernação, como um estado de conservação de energia, fosse a resposta natural de hamsters a privação de alimento (Silverman, 1978). Os pesquisadores que estudaram os efeitos de privação nesta espécie podem ter impedido esta opção alternativa porque mantiveram os animais em temperaturas ambientes elevadas.

Barnes e Mrosovsky (1974) estudaram hibernação num esquilo em relação com disponibilidade de alimento. Períodos de torpor eram intercalados com ativações de curta duração. Falta de alimento provocou aumento dos períodos de torpor. Talvez no hamster este tipo de ajustamento também seja encontrado.

Armazenamento como uma adaptação alternativa a contingências de escassez de alimento. Silverman e Zucker (1976) propõem uma hipótese funcional, sugerindo que compensação, no que diz respeito ao consumo de alimento, pode não ter evoluído no hamster ou pode ter sido perdida por causa do desenvolvimento de uma adaptação alternativa a contingências de escassez de alimento: Armazenamento. O comportamento de armazenar alimento talvez forneça a chave para entender o padrão de regulação de energia desta espécie. A criação de um depósito extra-corpóreo é uma proteção que elimina a necessidade de feitos ingestivos extraordinários face a privação.

Análise das relações entre armazenamento de alimento e privação

Parece interessante analisar a adaptação alternativa que o hamster, segundo Silverman e Zucker (1976), teria desenvolvido para lidar com contingências de restrição alimentar - armazenamento - nas suas relações com privação. O hamster talvez apresente compensação se, em lugar de considerarmos a quantidade ingerida, considerarmos a quantidade armazenada. Isto poderia ser testado replicando-se o experimento de Silverman e Zucker numa situação em que o hamster tivesse oportunidade de armazenar.

Quando um roedor está numa situação em que alimento ou outros objetos estão localizados a alguma distância do ninho, freqüentemente transporta o material para o ninho. A maioria dos estudos é sobre armazenamento de alimento e os animais podem carregar pelotas do final de uma pista até a caixa viveiro. O rato tem sido o animal mais utilizado.

Este comportamento de estocagem de alimento, como atividade que altera o meio externo ao animal, está livre das limitações impostas ao comportamento de comer, como síntese de gordura e outros eventuais processos limitantes relacionados com a digestão, a absorção e o metabolismo de alimentos e, desta forma, poderia mostrar-se sensível aos efeitos de privação. Se, contudo, como sugerem Sinclair e Bender (1978), os vários comportamentos compensatórios não forem causados por mecanismos independentes, mas houver um fator comum necessário para a produção de todos estes comportamentos, ausente no hamster, deve-se esperar que os estudos sobre armazenamento apresentem resultados comparáveis aos obtidos em estudos sobre consumo.

Armazenamento em função de privação no rato

Ratos armazenam muito pouco ou nada quando dispõem de alimento continuamente disponível, mas começam a fazê-lo quando são submetidos a esquemas de restrição alimentar (Wolfe, 1939; Stellar, 1943; Stellar e Morgan, 1943; Morgan, Stellar e Johnson, 1943; Holland, 1954; Blundell e Herberg, 1973). O fator

instigador está relacionado a efeitos cumulativos de depleção e não a fome a curto prazo.

Existem muitas evidências de que o armazenamento preenche as condições de uma resposta de defesa na regulação do peso corporal. Herberg e Stephens (1977) demonstraram que a tendência a acumular alimento depende do peso corporal. Ratos armazenavam quando o peso corporal era reduzido em mais de 10% e paravam quando o peso aumentava.

Alguns autores descrevem a reação a privação como sendo tudo-ou-nada e outros como sendo proporcional ao decréscimo de peso.

Segundo Morgan, Stellar e Johnson (1943), a resposta é tudo-ou-nada, ocorrendo quando os efeitos da privação tornam-se suficientemente severos. Há um nível crítico de déficit. A atividade aparece em nível máximo quando os déficits acumulados no corpo através de privação atingem este valor limiar.

Fantino e Cabanac (1980) verificaram, ao contrário de Morgan et al. (1943), que o armazenamento não é uma reação tudo-ou-nada a privação, mas uma reação proporcional ao decréscimo de peso. Sugerem que ela pode ser descrita e prevista por um modelo matemático simples,

$$H = a (W_o - W_b)$$

onde H é a quantidade armazenada, a é uma constante de proporcionalidade, W_o é o "set point" ou peso ideal e W_b é o peso corporal real.

A estocagem é seletiva. Numa situação de dupla escolha, Tigner e Wallace (1972) encontraram preferência por blocos de madeira sobre pelotas de alimento, durante testes ad libitum, tanto em ratos normais como em ratos com déficits sensoriais, em que foram eliminadas pistas supostamente importantes no controle da seqüência comportamental - animais anósmicos e cegos. Sob privação, a preferência se inverteu em todos os grupos.

Há alguma tentativa para encontrar uma teoria comum para explicar o consumo e o armazenamento de alimento. Stellar procurou aplicar a teoria glicostática ao armazenamento. Considera

que alterações na concentração de açúcar no sangue, no nível de glicogenio no fígado e a taxa de utilização de carboidratos nos tecidos são estímulos internos relevantes para o armazenamento que resulta de privação. O armazenamento está associado a níveis baixos de glicose no sangue. Como uma forma de testar sua hipótese, comparou o desempenho de ratos mantidos em esquema de privação de vinte e três horas, quando recebiam injeções de epinefrina antes dos testes e quando recebiam injeções de salina. A epinefrina provoca quebra dos depósitos de glicogenio no fígado. O nível de açúcar no sangue é elevado às custas do glicogenio do fígado. Os resultados foram compatíveis com a hipótese. Os níveis de armazenamento foram menores nos dias com injeção de epinefrina que nos dias com injeção de salina. Stellar fez também testes com injeções de insulina e de glicose. A glicose deveria reduzir a tendência a acumular alimento. A insulina, diminuindo o nível de açúcar no sangue e as reservas de glicogenio no fígado, deveria aumentar a tendência a acumular. As injeções de glicose e de insulina, no entanto, não produziram resultados significativos e, apesar de o efeito das injeções de epinefrina ter se manifestado no sentido esperado, o autor conclui que de modo geral a questão que levantou para investigação não foi satisfatoriamente respondida.

Armazenamento de alimento em função de privação no hamster

Foram localizados apenas dois estudos a respeito dos efeitos da privação sobre o armazenamento de alimento em hamsters: um de Smith e Ross (1950) e outro de Lanier, Estep e Dewsbury (1974). Estes estudos, como os realizados com ratos, focalizam regulação a curto prazo.

Smith e Ross (1950) submeteram oito hamsters a uma dieta de privação (uma pelota de aproximadamente cinco gramas de ração por dia), durante sete dias consecutivos e, em seguida, a uma dieta de saciação (três pelotas de ração), também durante sete dias. A maior frequência de armazenamento, em testes de trinta minutos, ocorreu nos dois primeiros dias de privação. Em seguida, observou-se um decréscimo gradual do armazenamento até o dia 7.

Esta tendência contrasta com o que foi observado no rato (Morgan, Stellar e Johnson, 1943; Stellar e Morgan, 1943) - início do armazenamento no terceiro ou quarto dia de privação com um máximo bastante mais tarde. Examinando o número médio de pelotas armazenadas pelos hamsters em cada dia do período experimental, nota-se que em alguns testes do período de privação (dias 5 e 6) este número foi menor que em alguns testes do período de saciação (dias 9, 11 e 12), embora a média do período de privação (843,1 pelotas) superasse a média do período de saciação como um todo (649,7 pelotas).

Lanier, Estep e Dewsbury (1974) submeteram hamsters a dezesseis sessões de teste, cada uma de 60 minutos. Nos dias 1-8 e 13-16, os animais ficavam com comida durante o pré teste. Nos dias 9-12, ficavam sem comida doze horas antes do teste. Não se observou qualquer intensificação do armazenamento em função de privação. As curvas apresentadas sugerem inclusive uma tendência no sentido de decréscimo de armazenamento com a privação.

Chama atenção o pequeno número de estudos realizados com hamsters. A predominância do rato e o interesse em utilizar espécies alternativas foi um problema apontado já por Ross, Smith e Woessner (1955), num dos primeiros artigos de revisão sobre o armazenamento de alimento. A natureza dúbia dos resultados de Smith e Ross (1950) e de Lanier, Estep e Dewsbury (1974) reafirma este interesse. Além disso, estes dois estudos não dão nenhuma informação sobre o armazenamento a longo prazo, nem sobre a relação entre o armazenamento e o consumo. Os pesquisadores interessados no comportamento de comer, por sua vez, montam a situação de teste de modo a eliminar o armazenamento; por exemplo, fornecendo alimento em pó para aumentar a probabilidade de o animal comer no local.

Idéias que nortearam o trabalho

A idéia para a pesquisa realizada, descrita a seguir, nasceu da leitura do artigo de Silverman e Zucker (1976),

em especial da sua sugestão de que o armazenamento surgiu como adaptação alternativa num animal que não consegue se ajustar a privação através de alterações no seu comportamento alimentar. Os resultados por eles obtidos discrepavam do que conhecíamos sobre comportamento alimentar e discrepavam também do que conhecíamos do animal, através de um trabalho anterior, que constituiu a dissertação de Mestrado (Otta, 1979), em que foi feita uma análise motivacional da construção de ninho. O conjunto de comportamentos que compõe a construção de ninho, que formalmente tem uma série de semelhanças com o armazenamento de alimento, apresentou-se fortemente dependente de características da experiência passada com material de ninho. Apesar de os animais sobreviverem perfeitamente bem sem um ninho, nas condições de temperatura utilizadas, não se podia falar em comportamento ligado a estímulo apenas. Era necessário levar em conta a história prévia de contato com material. Hamsters mantidos com ninho apresentavam-se negligentes em relação a tiras de papel, quando estas eram oferecidas, em claro contraste com animais mantidos sem ninho, que não se cansavam de coletar e manipular as tiras. O armazenamento de alimento não devia mostrar-se igualmente sensível ao contato prévio com alimento e ao estado nutricional do organismo? Mais curioso ainda é que o comportamento alimentar não apresente ajustamentos, já que a sobrevivência está em jogo.

Começamos a pesquisa replicando de certo modo o fenômeno básico descrito na literatura, tentando examinar os efeitos comportamentais, a curto e a longo prazo, de períodos variáveis de privação total de alimento. Esta parte da pesquisa encontra-se relatada no Capítulo 2, a seguir. Procuramos, contudo, ao contrário do que encontramos na literatura, considerar, em conjunto, o consumo e o armazenamento de alimento. Até então, como vimos, os pesquisadores haviam trabalhado ou com consumo de alimento ou com armazenamento. Faltava uma perspectiva de integração dos dois comportamentos.

Os dois primeiros experimentos, realizados com esta preocupação, forneceram respostas - replicamos, por exemplo, o fenômeno básico de compensação a curto prazo e ausência de compen

sação a longo prazo, após privação, descrito na literatura para o comportamento alimentar - mas seguramente colocam muito mais perguntas. A continuação da pesquisa foi uma tentativa de respondê-las.

No Capítulo três são relatados dois experimentos em que a privação é pensada, não como um evento absoluto, mas relativo a um contexto de regulação de peso. Constatou-se que hamsters têm dificuldade na manutenção de um peso corporal constante mesmo na presença de alimento continuamente disponível, mostrando-se muito sensíveis a variáveis ambientais, como manipulação / mudança de caixa que são parte da rotina experimental. Não parece surpreendente que um animal nestas condições tenha dificuldades em compensar uma privação imposta externamente. Será que a mesma conclusão vale para animais que estão conseguindo manter um nível elevado e estável de peso?

Nestes experimentos foi focalizado apenas o consumo de alimento. No capítulo Quatro são descritos dois últimos experimentos em que nos voltamos novamente para o armazenamento de alimento. Constatamos que o armazenamento não é modificado em função de privação total de alimento. Sob influência do trabalho de mestrado, a que já nos referimos acima, colocamos então a pergunta em outros termos "Será que existe privação de armazenamento, independentemente de uma condição de déficit orgânico?" Em outras palavras, "Um animal que é pouco sensível a privação total de alimento será sensível a privação de armazenamento?"

A perspectiva geral do trabalho foi pensar o consumo e o armazenamento de alimento como duas estratégias comportamentais que se integram no hamster.

CAPÍTULO 2

EFEITOS DA PRIVAÇÃO DE ALIMENTO SOBRE O CONSUMO E
O ARMAZENAMENTO A CURTO E A LONGO PRAZO

EXPERIMENTO 1: EFEITOS DA PRIVAÇÃO SOBRE O CONSUMO E O ARMAZENAMENTO DE ALIMENTO A LONGO PRAZO

Num primeiro experimento, examinou-se o armazenamento e o consumo de alimento por hamsters dourados (Mesocricetus auratus), após períodos de privação de seis e de vinte e quatro horas, em comparação com ausência de privação. Examinou-se o ajustamento a longo prazo, através de medidas comportamentais tomadas vinte e quatro horas após normalização do acesso a alimento. Várias alternativas de resultados poderiam ser imaginadas. Uma delas, que parecia interessante, era ausência de aumento compensatório do consumo, após privação, tomando medidas a longo prazo, mas efeito de compensação considerando o armazenamento. O armazenamento, como atividade de transformação do meio externo do animal, não estaria sujeito como a ingestão a fatores fisiológicos limitantes, podendo apresentar aumento compensatório após privação.

METODO

Sujeitos

Foram utilizados trinta hamsters dourados - quinze machos e quinze fêmeas - com aproximadamente noventa dias. Os animais foram obtidos a partir de criação mantida no Departamento de Psicologia Experimental (USP). Não haviam sido utilizados em qualquer experimento anterior.

Equipamento

Das caixas coletivas, onde eram mantidos em grupos de 5-6, separados por sexo, desde o desmame, os animais foram transferidos para caixas viveiro individuais. Cada uma destas caixas viveiro individuais consistia de um compartimento de 19 x 16 x 13 cm - que, por observações anteriores, era consistentemente adotado como local de ninho; o animal o escolhia invariavelmente para dormir e para ele transportava alimento e material de ninho - acoplado durante todo o tempo a uma área maior de 50 x 31 x 29 cm. Através de uma passagem circular (6 cm de diâmetro) o animal podia transitar livremente entre os dois ambientes. Na área maior

havia um bebedouro (um recipiente de vidro preso por uma alça a uma das paredes laterais da caixa grande), sementes de girassol (280 gramas), pelotas de ração para roedores (5 pelotas) e material de ninho (50 tiras de papel toalha de 2,5 x 10 cm), espalhados no chão. A quantidade de alimento fornecida era superior à normalmente armazenada por animais mantidos neste tipo de situação.

Para teste dos efeitos de privação, fornecia-se apenas sementes de girassol em quantidade pré-fixada. Estas sementes, segundo Silverman e Zucker (1976) e Borer (1974), contêm 23,5% de proteína, 9,7% de carboidrato e 61% de gordura.

Os animais são mantidos rotineiramente apenas com pelotas de ração, no biotério. Como a medida dos efeitos da privação seria feita sobre sementes de girassol - um item novo na dieta - acrescentou-se sementes às pelotas de ração já conhecidas, desde o momento da transferência dos animais das caixas coletivas para as caixas viveiro individuais. Com este procedimento, pretendia-se reduzir efeitos de novidade da dieta que pudessem mascarar a manifestação de efeitos de privação.

Procedimento

Tanto machos como fêmeas foram divididos em três grupos (G0, G6 e G24), de mesmo tamanho ($n=5$). Foi usado um delineamento fatorial 2 (sexo) x 3 (privação). Para o Grupo 24, quatro dias depois da colocação de um animal na caixa viveiro individual, retirava-se todo alimento. Uma quantidade fixa de sementes de girassol (4000) era fornecida depois de vinte e quatro horas de privação. Seu comportamento era comparado com o de outro grupo submetido a uma privação menor de seis horas (Grupo 6) e com o de um terceiro grupo não submetido a qualquer privação (Grupo 0). Todos os animais recebiam a mesma quantidade de sementes de girassol, espalhadas na área maior da caixa viveiro, determinando-se o consumo e o armazenamento (quantidade de sementes transportadas para o compartimento menor das caixas viveiro, usado como local de ninho) em vinte e quatro horas. A partir dos dados de Borer et al. (1979), G24 deveria estar privado de 12-13

refeições, G6 de 2-3 refeições e G0 não deveria estar privado ou estar privado de uma refeição. O acesso a água não foi interrompido em nenhum momento durante o experimento.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Alterações de peso corporal em função de privação

Foram tomadas medidas diárias de peso dos animais, antes e depois da privação. Havia quatro medidas, as três primeiras tomadas sob condições idênticas para todos os grupos e a última tomada sob condições diferenciais de privação. A Figura 1.1 mostra, separadamente para machos e para fêmeas, os valores médios obtidos em cada um dos grupos (G0, G6 e G24).

Figura 1.1 Alterações em peso provocadas por privação (0, 6 e 24 horas). Nos três primeiros dias os animais estão ad lib; no quarto dia foi feito o registro pós-privação.

Um teste de análise de variância para medidas re-

petidas (Keppel, 1973) foi utilizado para comparar os dados das quatro pesagens, em cada uma das sessões experimentais. Como seria esperado, sendo a privação uma operação efetiva, ocorreu alteração significativa de peso em função de dia: (a) nos machos do G24 ($F_{3/12} = 28,59$, $p < 0,001$), (b) nas fêmeas do G24 ($F_{3/12} = 59,21$, $p < 0,001$), (c) nos machos do G6 ($F_{3/12} = 12,34$, $p < 0,001$), (d) nas fêmeas do G6 ($F_{3/12} = 20,25$, $p < 0,001$). No entanto, houve um resultado surpreendente - a constatação de alterações significativas em peso corporal tanto nos machos do G0 ($F_{3/12} = 27,23$, $p < 0,001$), como nas fêmeas do G0 ($F_{3/12} = 34,00$, $p < 0,001$) - indicando que um outro fator além da interrupção no acesso a alimento, programada experimentalmente, deve estar em jogo. A Tabela 1.1 mostra, separadamente para machos e para fêmeas, os valores das estatísticas calculadas comparando-se os resultados: (a) da primeira e da segunda pesagem, (b) da segunda e da terceira e (c) da terceira e da quarta e os valores de probabilidade associados a estas estatísticas. Os resultados desta análise foram idênticos para os machos e para as fêmeas. Em todos os grupos, os animais: (a) apresentaram decréscimo significativo em peso corporal da primeira para a segunda pesagem, (b) e da segunda para a terceira mantiveram este nível rebaixado, não apresentando perdas adicionais. Os animais só se diferenciaram na última comparação. Os grupos submetidos a vinte e quatro horas de privação apresentaram perda adicional significativa de peso. A privação mais moderada de seis horas não teve qualquer efeito.

Se voltarmos à Figura 1.1 veremos que para o G24, a reta ligando os pontos correspondentes aos dias 3 e 4 é aproximadamente paralela às retas ligando os pontos correspondentes aos dias 1 e 2, nos três grupos indiferenciadamente, sugerindo perda de peso comparável por privação imposta de 24 horas e por colocação do animal numa situação estranha. O exame dos dados individuais, no entanto, sugere que a situação estranha é algo mais efetiva que a privação. Todas as fêmeas do G24 apresentaram menor perda de peso após privação do que haviam apresentado do primeiro para o segundo dia. Dos machos do G24 um apresentou maior perda, um apresentou perda equivalente e três apresentaram

TABELA 1.1

Valores das estatísticas calculadas comparando-se o peso corporal (a) no primeiro e no segundo dia, (b) no segundo e no terceiro dia, (c) no terceiro e no quarto dia. Estão assinalados os valores estatisticamente sig nificativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).

Comparação	Machos			Fêmeas		
	G0	G6	G24	G0	G6	G24
1ºx2º dia	96,00 ^{***}	90,00 ^{***}	81,00 ^{***}	96,00 ^{***}	72,00 ^{**}	40,56 ^{**}
2ºx3º dia	1,00	1,67	0,00	1,00	0,09	2,25
3ºx4º dia	0,00	4,57	42,67 ^{**}	2,25	0,00	49,85 ^{**}

perda menor após privação do que haviam apresentado do primeiro para o segundo dia.

A porcentagem média de perda de peso da primeira à última pesagem após 0,6 e 24 horas de privação foi, respectiva mente, 5,0%, 3,2% e 7,9% para os machos e 5,2%, 7,0% e 12,0% pa - ra as fêmeas. A aplicação do teste de análise de variância a es - tes dados mostrou efeito estatisticamente significativo de priva ção ($F_{2/24} = 12,14$, $p < 0,001$) e de sexo ($F_{1/24} = 8,57$, $p < 0,01$). Os animais submetidos a vinte e quatro horas de privação perde - ram proporcionalmente mais peso que aqueles submetidos a níveis inferiores de privação. Além disso, as fêmeas foram mais afeta - das que os machos; perderam proporcionalmente mais peso que es - tes.

Comparando o peso absoluto em função de sexo e do grupo de privação a que o animal foi designado, dia-a-dia, cons - tatou-se que as fêmeas eram mais pesadas que os machos na primei - ra ($F_{1/24} = 17,09$, $p < 0,001$) e na segunda pesagens ($F_{1/24} = 5,20$,

$p < 0,05$) desaparecendo o efeito da variável sexo nas seguintes (3º dia: $F1/24 = 2,58$, $p > 0,05$; 4º dia: $F1/24 = 2,88$, $p > 0,05$). Em virtude da perda proporcional maior de peso das fêmeas, a privação incidu sobre machos e fêmeas de peso comparável. Também não havia diferença entre os animais dos vários grupos (G0, G6 e G24) antes da introdução da privação (1º dia: $F1/24 = 0,76$, $p > 0,05$; 2º dia: $F1/24 = 1,18$, $p > 0,05$; 3º dia: $F1/24 = 2,13$, $p > 0,05$). Com a introdução da privação, manifestou-se uma diferença estatisticamente significativa entre eles ($F2/24 = 7,16$, $p < 0,01$).

Efeitos comportamentais da privação

Num período de vinte e quatro horas, os machos dos G0, G6 e G24 comeram em média, respectivamente, 86 ± 11 , 85 ± 9 e 81 ± 7 sementes. Já as fêmeas dos G0, G6 e G24 comeram 79 ± 13 , 68 ± 13 e 72 ± 7 sementes. O número de sementes consumidas não foi significativamente afetado por privação ($F2/24 = 1,12$, $p > 0,05$). Voltando às médias, vemos inclusive que os valores para G24 foram inferiores aos de G0, tanto para as fêmeas como para os machos. Curiosamente, a variável sexo teve efeito estatisticamente significativo ($F1/24 = 8,43$, $p < 0,01$). Os machos comeram mais que as fêmeas. Não houve interação entre sexo e privação ($F2/24 = 0,53$, $p > 0,05$).

A análise feita dos níveis de consumo a longo prazo é dificultada pelo fato de um animal ocasionalmente morder uma semente e abandoná-la em seguida. Este foi um comportamento pouco freqüente entre as fêmeas - o número médio de sementes parcialmente comidas pelas fêmeas dos G0, G6 e G24 foi, respectivamente, $0,2 \pm 0,4$, $0,8 \pm 0,8$ e $1,0 \pm 1,7$ - mas exibido com freqüência pelos machos - o número médio de sementes parcialmente comidas pelos machos do G0, G6 e G24 foi, respectivamente, $3,2 \pm 3,3$, $5,0 \pm 8,0$ e $15,8 \pm 16,4$. A maioria destas sementes recebeu apenas uma dentada, com destacamento de uma pequena porção, restando íntegra sua maior parte. A análise dos dados relativos às sementes parcialmente comidas replicou as conclusões sobre consumo, apresentadas acima, obtidas com base nas sementes totalmente comidas.

O número de sementes que receberam uma dentada e depois foram abandonadas foi significativamente maior para os machos que para as fêmeas ($F_{1/24} = 6,99$, $p < 0,025$). Contrariando a impressão dada pelas médias, a privação não teve qualquer efeito ($F_{2/24} = 2,21$, $p > 0,05$). Não houve interação entre sexo e privação ($F_{2/24} = 1,83$, $p > 0,05$).

Os machos comeram mais que as fêmeas e também armazenaram mais que elas. Ao final de vinte e quatro horas, os machos haviam acumulado depósitos maiores de sementes de girassol nas suas caixas de ninho ($F_{1/24} = 6,46$, $p < 0,05$). Para os machos, o número médio de sementes acumulado na caixa de ninho foi $2.013,8 \pm 1.303,6$, $1.729,8 \pm 1.347,9$ e $1.875,8 \pm 1.167,7$ para os grupos G0, G6 e G24, respectivamente. Para as fêmeas, o número médio foi $234,6 \pm 377,7$, $1.178,2 \pm 1.481,1$ e $913,0 \pm 1.085,1$ para os grupos G0, G6 e G24, respectivamente. Supunha-se que o consumo poderia não ser afetado por privação em virtude de limitações fisiológicas que impedissem que os animais ultrapassassem certos limites, mas que o armazenamento, estando livre destas limitações, poderia mostrar efeito de privação. Os dados obtidos não deram apoio a esta suposição. Os hamsters acumularam aproximadamente a mesma quantidade de sementes de girassol após 0, 6 e 24 horas de privação total de alimento ($F_{2/24} = 0,22$, $p > 0,05$). Não houve interação entre privação e sexo ($F_{2/24} = 0,70$, $p > 0,05$).

Mas a análise comportamental ficaria incompleta se fosse interrompida aqui. Um comportamento muito curioso - que seguramente não fazia parte de qualquer expectativa que se pudesse ter em relação aos resultados da pesquisa - foi exibido por todos os animais, em maior ou menor grau - eles descascavam sementes e as abandonavam no chão. Algumas eram totalmente descascadas, outras apenas parcialmente, restando só uma porção ou a maior parte de casca. A Tabela 1.2 mostra a proporção média de sementes com casca íntegra, totalmente descascadas e parcialmente descascadas na caixa de ninho. A primeira idéia que poderia surgir é que estas sementes descascadas são aquelas parcialmente comidas a que se fez menção acima. O animal começa a comer uma semente, mas por alguma razão interrompe seu consumo e ela fica

TABELA 1.2

Proporção média de sementes com casca íntegra, totalmente descascadas e parcialmente descascadas no compartimento de ninho. Entre parenteses encontra-se o valor do desvio padrão.

Grupo	Machos			Fêmeas		
	casca íntegra	totalmente descascadas	parcialmente descascadas	casca íntegra	totalmente descascadas	parcialmente descascadas
0 horas	86,8 ($\pm$ 6,7%)	8,9 ($\pm$ 4,9%)	4,3 ($\pm$ 2,5%)	87,6 ($\pm$ 10,5%)	5,7 ($\pm$ 5,4%)	6,8 ($\pm$ 5,2%)
6 horas	86,9 ($\pm$ 16,1%)	9,7 ($\pm$ 12,4%)	3,5 ($\pm$ 3,8%)	85,4 ($\pm$ 15,0%)	8,2 ($\pm$ 3,3%)	6,3 ($\pm$ 6,9%)
24 horas	76,8 ($\pm$ 22,2%)	18,0 ($\pm$ 19,2%)	5,2 ($\pm$ 3,4%)	86,9 ($\pm$ 18,8%)	9,5 ($\pm$ 15,0%)	3,5 ($\pm$ 4,0%)

então abandonada no chão. Mas certamente não é isto que ocorre. O número das sementes descascadas excede em muito o número das parcialmente comidas. Em alguns casos inclusive não há sementes parcialmente comidas e há muitas descascadas. Por exemplo, um macho do G0 acumulou 3.921 sementes no compartimento de ninho. Destas, 3.355 apresentavam a casca íntegra, 275 foram totalmente descascadas, 145 parcialmente descascadas, restando metade ou menos da casca e 146 parcialmente descascadas, restando mais de metade da casca. Este animal não apresentou consumo parcial. Ainda poderíamos pensar que ocasionalmente algumas sementes apresentam-se ressecadas e por esta razão não são comidas, sendo abandonadas no chão. Novamente não é isto que acontece. Realmente há algumas ressecadas, mas estas representam uma proporção insignificante das descascadas. No caso do animal citado como exemplo, das 275 sementes totalmente descascadas, cinco apresentavam-se

ressecadas, e das 291 parcialmente descascadas, apenas uma apresentava-se ressecada.

A proporção de sementes encontradas total ou parcialmente descascadas no compartimento de ninho mostrou-se insensível às manipulações experimentais. Não se localizou qualquer efeito estatisticamente significativo: (a) de privação ($F_{2/24} = 0,32$, $p > 0,05$), (b) de sexo ($F_{1/24} = 0,31$, $p > 0,05$) ou (c) de interação entre privação e sexo ($F_{2/24} = 0,38$, $p > 0,05$).

No entanto, o número total de sementes descascadas total ou parcialmente, independentemente do local (encontradas seja no compartimento de ninho, seja na área maior) mostrou efeito significativo da variável sexo ($F_{1/24} = 7,70$, $p < 0,025$). Os machos exibiram com frequência consideravelmente maior que as fêmeas o comportamento de descascar. O animal mais extremo neste comportamento foi um macho do G24 que chegou a descascar 1.417 sementes, das quais 1.082 totalmente e 335 parcialmente. Todas estas sementes encontravam-se no compartimento de ninho. Para os machos, as médias dos grupos G0, G6 e G24 foram, respectivamente, $264,4 \pm 202,8$, $204,8 \pm 258,1$ e $491,6 \pm 579,3$ sementes. Para as fêmeas, as médias dos grupos G0, G6 e G24 foram, respectivamente, $25,4 \pm 33,5$, $28,0 \pm 12,4$ e $70,6 \pm 100,7$. Ao contrário do que as médias parecem sugerir, a privação não teve efeito estatisticamente significativo ($F_{2/24} = 1,02$, $p > 0,05$). Também não houve interação significativa entre sexo e privação ($F_{2/24} = 0,53$, $p > 0,05$).

EXPERIMENTO 2: EFEITOS DA PRIVAÇÃO SOBRE O CONSUMO E O ARMAZENAMENTO DE ALIMENTO A CURTO PRAZO

Seguiu-se um segundo experimento, com delineamento essencialmente semelhante ao do primeiro, a não ser pelo fato de examinar o ajustamento comportamental a curto prazo a privação. Examinou-se o armazenamento e o consumo de alimento por hamsters dourados (Mesocricetus auratus), num período de uma hora, após seis e vinte e quatro horas de privação, em comparação com ausência de privação.

METODO

Sujeitos

Foram utilizados trinta hamsters - quinze machos e quinze fêmeas - com aproximadamente noventa dias, de mesma proveniência que os do EXP. 1. Também estes animais não haviam sido utilizados em qualquer experimento anterior.

Equipamento

Foi utilizada novamente a situação de compartimento de ninho (19 x 16 x 13 cm) ligado a uma área maior (50 x 31 x 29 cm) por uma abertura circular (6 cm de diâmetro). Cada animal era colocado individualmente nesta situação, encontrando na área maior um bebedouro (um recipiente de vidro preso por uma alça a uma das paredes laterais da caixa) e, espalhados no chão, sementes de girassol (280 gramas), pelotas de ração (5 pelotas) e material de ninho (50 tiras de papel toalha de 2,5 x 10 cm). Todo o material de ninho era invariavelmente transportado para o compartimento menor, em vinte e quatro horas, dormindo o animal entre as tiras acumuladas num dos cantos. Parte do alimento era também transportado para este local. O acesso a alimento era contínuo, com exceção da manipulação de pré-teste.

Procedimento

Os animais foram testados cinco dias depois de colocados nas caixas viveiro individuais. Comparou-se a quantidade

de sementes de girassol comidas e armazenadas - a partir de um total fixo (4000) colocado na área maior da caixa viveiro - num período de uma hora, em função da privação anterior. Tanto machos como fêmeas foram divididos em três grupos (G0, G6 e G24), de mesmo tamanho, para os quais o alimento disponível desde o momento da colocação nas caixas viveiro individuais (pelotas de ração e sementes de girassol) foi retirado, respectivamente, no momento do teste, seis e vinte e quatro horas antes.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Alterações de peso corporal em função de privação

Como no EXP. 1, foram tomadas medidas diárias de peso dos animais antes e depois de privação. A Figura 2.1 resume os resultados obtidos. São apresentados separadamente os dados em função de sexo e de grau de privação.

Figura 2.1 Alterações em peso provocadas por privação (0, 6 e 24 horas). Nos três primeiros dias os animais estão em ad lib; No quarto dia foi feito o registro pós-privação.

A análise global dos dados das quatro pesagens, em cada uma das condições experimentais, mostrou alteração significativa de peso em função de dia em todos os grupos: (a) nos machos do G24 ($F_{3/12} = 74,81$, $p < 0,001$), (b) nas fêmeas do G24 ($F_{3/12} = 64,97$, $p < 0,001$), (c) nos machos do G6 ($F_{3/12} = 65,35$, $p < 0,001$), (d) nas fêmeas do G6 ($F_{3/12} = 14,10$, $p < 0,001$), (e) nos machos do G0 ($F_{3/12} = 111,93$, $p < 0,001$) e (f) nas fêmeas do G0 ($F_{3/12} = 19,17$, $p < 0,001$). Na tentativa de entender melhor esta tendência geral foram feitas análises mais específicas comparando os resultados: (a) da primeira e da segunda pesagem, (b) da segunda e da terceira e (c) da terceira e da quarta. Esta análise, que se encontra resumida na Tabela 2.1, mostrou um efeito muito claro, que já havia aparecido no EXP. 1 - todos os animais, sem exceção, perderam peso do primeiro para o segundo dia. A menor perda foi de 1 grama e a maior, de 10 gramas. A perda média foi $5,5 \pm 1,5$ gramas para os machos e $6,1 \pm 2,2$ gramas para as fêmeas. Os machos do G0, a exceção dos demais, continuaram apresentando uma perda significativa de peso do segundo para o terceiro dia, sendo a perda média menor que a verificada do primeiro para o segundo dia ($1,0 \pm 0,7$ gramas). Nos demais grupos ocorreu estabilização no nível inferior de peso - não ocorreram perdas adicionais, mas também não houve ganhos. No G24, a privação, quando introduzida, provocou uma nova queda, tanto para machos, como para fêmeas - de $4,4 \pm 0,9$ gramas para os machos e de $4,0 \pm 1,0$ gramas para as fêmeas. A privação de seis horas foi efetiva apenas para as fêmeas, provocando perda menor de peso que a privação de vinte e quatro horas - a perda média foi $2,2 \pm 0,8$ gramas. Embora tenha ocorrido alguma perda de peso entre os machos do G6, esta não foi suficiente para produzir um efeito estatisticamente significativo (a perda média foi $1,0 \pm 1,0$ grama).

É interessante notar que, com a introdução da privação, todas as fêmeas do G24 perderam menos peso que haviam perdido do primeiro para o segundo dia. Dos machos do G24, três perderam menos peso, um perdeu a mesma quantidade e um perdeu mais com a introdução da privação do que havia perdido do primeiro para o segundo dia, com a colocação numa situação nova.

TABELA 2.1

Valores das estatísticas calculadas comparando-se o peso corporal (a) no primeiro e no segundo dia, (b) no segundo e no terceiro dia, (c) no terceiro e no quarto dia. Estão assinalados os valores estatisticamente significativos (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).

Comparação	MACHOS			FEMEAS		
	G0	G6	G24	G0	G6	G24
1ºx2º dia	249,29***	76,45***	31,25**	19,81*	27,69**	360,00***
2ºx3º dia	14,00*	2,67	1,00	4,57	0,04	1,00
3ºx4º dia	5,00	5,00	121,00***	2,67	34,57**	80,00***

Para os machos, a porcentagem de peso perdida pelos G0, G6 e G24, da primeira à última pesagem, foi, respectivamente, de $5,9 \pm 1,2\%$, de $7,3 \pm 2,0\%$ e de $10,3 \pm 2,0\%$. Para as fêmeas, a perda foi, respectivamente, de $7,7 \pm 3,8\%$, de $8,8 \pm 4,3\%$ e de $11,3 \pm 2,3\%$. Estas médias refletem uma diferença estatisticamente significativa de privação ($F_{2/24} = 5,22$, $p < 0,025$). A perda de peso do G24 ($F_{1/24} = 80,00$, $p < 0,001$) e do G6 ($F_{1/24} = 8,06$, $p < 0,05$) foi superior à do G0. Nesta análise, os dois níveis de privação - seis e vinte e quatro horas - se diferenciaram. A perda do G24 foi superior à do G6 ($F_{1/24} = 37,26$, $p < 0,001$). Embora as médias sugiram uma perda de peso ligeiramente superior para as fêmeas que para os machos, o efeito da variável sexo não foi estatisticamente significativo ($F_{1/24} = 1,82$, $p > 0,05$).

Efeitos comportamentais da privação

A privação afetou de forma significativa os níveis de consumo (Efeito principal de privação: $F_{2/24} = 5,95$, $p < 0,01$), igualmente para machos e para fêmeas (Efeito principal de sexo:

$F_{1/24} = 0,06$, $p > 0,05$; Interação privação x sexo: $F_{2/24} = 1,83$, $p > 0,05$). Os níveis de consumo, como mostra a Figura 2.2, foram superiores após seis horas ($F_{1/24} = 4,81$, $p < 0,05$) e vinte e quatro horas de privação ($F_{1/24} = 11,59$, $p < 0,01$) que após zero horas de privação, não havendo diferença entre seis e vinte e quatro horas ($F_{1/24} = 1,47$, $p > 0,05$).

Figura 2.2 Número médio de sementes consumido por machos (linha contínua) e por fêmeas (linha interrompida), num período de uma hora, após zero, seis e vinte e quatro horas de privação.

Entre os machos, apenas um animal deixou de exibir qualquer consumo. Este animal estava no grupo 0. O nível mais elevado de consumo (18 sementes) foi apresentado por um macho do grupo 6. Todas as fêmeas exibiram algum consumo, sendo o nível mais baixo apresentado por um animal do grupo 0 (3 sementes) e o nível mais alto por um animal do grupo 24 (17 sementes).

Consumo parcial ocorreu com frequência muito menor que no EXP. 1. Foi exibido por um macho do G0 (3 sementes sofreram algum destacamento, restando íntegra sua maior parte e 2 foram consumidas em sua maior parte), por uma fêmea do G6 (1 semente permaneceu íntegra em sua maior parte e 1 foi consumida em sua maior parte) e por uma fêmea do G24 (1 semente permaneceu íntegra em sua maior parte e 1 foi consumida em sua maior parte). Fa

zendo-se a análise dos níveis de consumo incluindo estes dados, as conclusões permaneceram inalteradas. O efeito da privação continuou estatisticamente significativo ($F_{2/24} = 4,46$, $p < 0,025$).

O número médio de sementes acumuladas no compartimento de ninho foi $1,8 \pm 2,0$, $185,2 \pm 390,9$ e $491,2 \pm 1.041,7$, respectivamente, para os machos dos G0, G6 e G24 e $94,4 \pm 179,8$, $101,6 \pm 135,5$ e $206,4 \pm 123,7$, respectivamente, para as fêmeas dos G0, G6 e G24. Ao contrário do que podem sugerir as médias, contudo, o armazenamento não se mostrou sensível às variáveis manipuladas. Não houve efeito estatisticamente significativo: (a) de privação ($F_{2/24} = 1,09$, $p > 0,05$), (b) nem de sexo ($F_{1/24} = 0,29$, $p > 0,05$), (c) e nem de interação entre sexo e privação ($F_{2/24} = 0,41$, $p > 0,05$). Os animais apresentaram-se especialmente variáveis neste aspecto. Os níveis de armazenamento variaram desde zero (dois machos do G0, um macho do G6, um macho do G24, duas fêmeas do G24) até um valor tão extremo como 2.354 (um macho do G24), que seria esperado num período de vinte e quatro horas.

Mesmo num espaço tão curto quanto uma hora surgiu o comportamento que já havia chamado atenção no EXP. 1, embora sem nenhuma relação significativa com privação ($F_{2/24} = 0,95$, $p > 0,05$) ou sexo ($F_{1/24} = 0,53$, $p > 0,05$), nem exibindo um efeito mais complexo de interação entre estas variáveis ($F_{2/24} = 2,53$, $p > 0,05$). Sete animais não descascaram sementes mas vinte e três exibiram o comportamento em maior ou menor grau: 17 descascaram até 10 sementes, 2 descascaram entre 10 e 50, 1 descascou entre 50 e 100 e 3 chegaram a descascar entre 100 e 300 sementes. Destes três que apresentaram o comportamento em grau mais extremo, dois exibiram a relação local / comportamento esperada a partir do EXP. 1 - descascaram sementes predominantemente no compartimento de ninho - mas um exibiu a relação inversa. Uma fêmea descascou 288 sementes, das quais 65 foram localizadas no compartimento de ninho e 223 na área maior da caixa viveiro.

DISCUSSÃO GERAL

Consumo de alimento a curto prazo x consumo de alimento a longo prazo após privação

Como Silverman e Zucker (1976), Borer et al. (1979) e Fitts e Wright (1980), encontramos compensação a curto prazo. Nossos resultados são especialmente comparáveis aos de Fitts e Wright pelos parâmetros de tempo utilizados. Nos dois experimentos registrou-se consumo em uma hora. Hamsters comiam mais após uma experiência de vinte e quatro horas sem alimento que em condições de saciação. No nosso experimento havia um ou - tro nível de privação - 6 horas - que também provocou energiza - ção do consumo, em mesmo grau que a privação de 24 horas.

O padrão predominante de resultados na literatura - obtido com medidas tomadas ao longo de 1-3 horas, sob diferen- tes esquemas de privação (redução da quantidade de alimento for- necida, controle do tempo de acesso, variando os parâmetros de tempo) - é aumento da prontidão para comportar-se em relação a alimento. Comer ganha em prioridade. Mais que isto, há aumento na quantidade consumida.

Por outro lado, quando tomamos medidas a longo prazo (vinte e quatro horas) o efeito desapareceu. Isto novamen- te está de acordo com o padrão de resultados predominante na li- teratura. Com exceção do grupo de pesquisa de Simek (Simek, 1968, 1969, 1974, 1975; Simek e Petrásek, 1974) que encontrou alguma tendência no sentido de compensação em hamsters, mas ainda assim chamou atenção para o fato de o efeito ser fraco, em comparação com ratos, os demais pesquisadores que estudaram o assunto (Silverman e Zucker, 1976; Borer, Rowland, Mirow, Borer e Kelch, 1979; Rowland, 1982) falam em ausência de compensação. Como eles, não constatamos qualquer efeito estatisticamente significativo de privação. Os níveis de consumo de hamsters que tiveram inter- rompido o acesso a alimento por seis ou por vinte e quatro horas não se diferenciaram dos níveis de consumo dos que não passaram por qualquer experiência de falta de alimento. Parece que há al- gum fator inibidor bloqueando a manifestação mais completa de

uma tendência compensatória. O efeito energizador a curto prazo de algum modo se perde a longo prazo. A privação de início torna mais prioritário comer, mas não altera a quantidade total de alimento consumido por dia. É interessante lembrar, a este respeito, a observação de Rowland (1982) de que, embora os níveis de consumo de animais com acesso a alimento ad libitum não se diferenciassem daqueles submetidos a um esquema de acesso apenas duas horas por dia na primeira refeição, diferenciaram-se na segunda. A probabilidade de os animais privados fazerem uma segunda refeição, num espaço de duas horas, foi significativamente menor que a probabilidade de animais saciados fazerem uma segunda refeição. Este efeito é especialmente interessante porque sugere a atuação de um fator inibidor sobre o consumo, ligado a privação - sobre cuja existência não parece haver muita dúvida na literatura, mas cuja natureza está longe de ter sido esclarecida.

A longo prazo não houve efeito de privação sobre consumo, mas um efeito inesperado ligado ao sexo do animal. As fêmeas apresentaram níveis de consumo significativamente inferiores aos dos machos. Este resultado fica interessante se considerarmos que as fêmeas perderam proporcionalmente mais peso. Elas eram mais pesadas de partida, mas sofreram maior perda proporcional de peso e a privação acabou incidindo sobre machos e fêmeas de peso comparável. Se fosse para fazer qualquer previsão de diferença de consumo em função de sexo prediríamos, conhecendo os dados de peso, que as fêmeas comeriam mais que os machos. Mais um resultado a contrariar a hipótese da compensação.

A diferença sexual encontrada discrepa da relatada na literatura. Wade (1976) diz que na maioria das espécies de roedores os machos adultos comem mais que as fêmeas adultas, sendo também maiores e mais pesados que estas. A castração de machos em ratos, camundongos e cobaias inibe o ganho de peso, enquanto a ovariectomia promove ganho de peso. O hamster é apresentado como uma exceção ao controle de peso corporal tipo rato. As fêmeas adultas são mais pesadas e comem mais que machos adultos (Swanson, 1967; Zucker et al., 1972). A ovariectomia não tem efeito significativo sobre o peso corporal, enquanto a castração em

machos aumenta o peso corporal até não se diferenciar significativamente das fêmeas. Nossos animais tinham cerca de três meses, não tendo atingido ainda o tamanho adulto completo. De qualquer modo, as fêmeas eram mais pesadas e comeram menos que os machos.

Armazenamento de alimento a curto prazo x armazenamento de alimento a longo prazo

Em vinte e quatro horas, a privação não alterou o consumo e também não alterou o armazenamento. Hamsters acumularam aproximadamente a mesma quantidade de sementes de girassol nos seus compartimentos de ninho após 0, 6 e 24 horas de privação. Embora haja vários estudos sobre consumo de alimento a longo prazo, não se encontrou nestes estudos qualquer menção a armazenamento e não se dispõe de um padrão de referência para comparar os resultados obtidos.

É interessante notar que novamente apareceu um efeito inesperado ligado ao sexo do animal. As fêmeas exibiram níveis de consumo inferiores aos dos machos e também níveis mais baixos de armazenamento. Novamente parece importante levar em conta informações sobre o peso dos animais. Os machos, que perderam proporcionalmente menos peso que as fêmeas, comeram mais e também armazenaram mais. Em outras palavras, o comportamento parece não ser função direta da porcentagem de peso perdida.

E a curto prazo? Vimos que, em uma hora, os níveis de consumo obtidos após uma experiência de seis ou de vinte e quatro horas sem alimento excederam os níveis de consumo obtidos na ausência de qualquer experiência de falta de alimento. Poderíamos esperar que o armazenamento fosse igualmente afetado. Mas isto não aconteceu. Os animais privados armazenaram tanto quanto os não-privados. O tempo pelo qual ficaram sem alimento - seis ou vinte e quatro horas - não apareceu como uma dimensão importante. Nossos resultados estão de acordo com os obtidos por Lanier, Estep e Dewsbury (1974). Estes pesquisadores relatam que, em sessões de uma hora, hamsters não armazenavam mais sob doze horas de privação que em condições de saciação. No seu artigo não referem dados sobre consumo. Seria importante ter esta infor

mação para verificar se também houve coexistência de um efeito energizador da privação sobre consumo com ausência de efeito sobre armazenamento.

Bindra (1948), a partir de seus estudos com ratos, concluiu que coleta de alimento e comer tem a mesma motivação. Morgan, Stellar e Johnson (1943), Blundell e Herberg (1973) e Herberg e Stephens (1977) e Fantino e Cabanac (1980) também constataram que o armazenamento preenche as condições de uma resposta de defesa na regulação do peso corporal. Quando o peso corporal cai abaixo do "set-point" em torno do qual é regulado, o rato se engaja em comportamentos que agem no sentido de restabelecer o peso. O armazenamento é um dos comportamentos ativados quando o peso corporal está abaixo do "set-point" regulatório. O animal come mais e também armazena mais. O fenômeno parece tão regular que Fantino e Cabanac (1980) até sugeriram um modelo matemático simples para descrevê-lo.

Havia alguma expectativa de que o hamster neste aspecto se comportasse como o rato. Os dados de Lanier, Estep e Dewsbury (1974) apresentavam-se discrepantes daqueles de Smith e Ross (1950). Além disso, Silverman e Zucker (1976), ao discutir seus dados de ausência de compensação no hamster, especulam que a compensação pode não ter evoluído no hamster ou pode ter sido perdida por causa do desenvolvimento desta adaptação alternativa. Talvez em virtude do armazenamento o hamster não apresente compensação comendo mais. Do ponto de vista causal, há várias tentativas para entender sua dificuldade de ajustamento a condições de privação alimentar - alterações na população de microrganismos que participam do processo digestivo, dificuldade para transformar carboidratos em gorduras e outras - embora nenhuma destas explicações pareça dar conta inteiramente do fenômeno. Parece plausível, em princípio, imaginar que o armazenamento - estando livre de eventuais procesos limitantes relacionados com a digestão, a absorção e o metabolismo de alimento - poderia mostrar-se sensível aos efeitos da privação.

Mas a privação não afetou o tamanho dos depósitos de sementes acumulados pelos nossos hamsters. Isso nos levou a

considerar mais seriamente uma pergunta formulada por Nyby e Thiessen (1980). Armazenamento induzido por privação e armazenamento natural são fenômenos relacionados? Desenvolveram a seguinte linha de argumentação. O armazenamento é um comportamento biologicamente adaptativo que permite aos indivíduos de muitas espécies lidar com flutuações sazonais na disponibilidade de alimento. Coletando quando há bastante alimento disponível, o animal maximiza suas chances de sobreviver durante o inverno, quando o alimento é escasso e as demandas metabólicas elevadas. É razoável imaginar que o animal não deveria esperar para se defrontar com uma situação de necessidade para então reagir. Ele não sobreviveria muito tempo. Deveria estar preparado para antecipar necessidades diárias e crises ocasionais. Nyby e Thiessen mencionam que em muitas espécies de roedores a tendência à coleta é máxima quando estão de fato num processo de ganho de peso, acumulando gordura corporal para o inverno que se aproxima. O comportamento desenvolvido ao longo da evolução é tal que prevê uma margem de segurança. Concluem que os fatores que regulam o armazenamento induzido por privação no rato podem não ser relevantes para o armazenamento natural de alimento por roedores selvagens. O armazenamento de alimento provavelmente evoluiu independentemente em diferentes espécies em momentos diferentes. Regulação de peso corporal pode ser um elemento chave para compreender o comportamento do rato, mas um modelo de regulação de energia pode não explicar o armazenamento em todas as espécies.

Descascamento: evidência de conflito entre um impulso para comer e aspectos aversivos do alimento ou do ato de comer?

Não se encontrou na literatura qualquer referência explícita ao comportamento de descascar sementes, apesar de em várias pesquisas serem oferecidas sementes de girassol a hamsters. A referência mais próxima talvez seja encontrada em Etienne, Emmanuelli e Zinder (1982), num estudo sobre ontogênese do armazenamento no hamster dourado. Encontra-se uma análise dos padrões de ação componentes do armazenamento em que é diferenciada uma "inserção madura ou sistemática nas bolsas bucais" de uma

"inserção imatura". "Inserção madura ou sistemática" é definida da seguinte forma:

"Encontrando uma fonte rica de alimento, hamsters adultos frequentemente exploram os vários itens de alimento com movimentos de farejamento, de focinhar e de raspar e então passam à inserção sistemática nas bolsas bucais. Pegando cada item particular de alimento com as patas anteriores ou diretamente com a boca, eles enchem as duas bolsas bucais de forma contínua e então retornam ao ninho." (p.35)

Um aspecto que caracteriza a "inserção imatura" é o "encher mastigando", assim definido:

"O filhote segura um pedaço de alimento entre suas patas, descasca-o se necessário, morde-o e executa movimentos de mastigação. A observação cuidadosa das bolsas bucais do animal mostra que elas se distendem progressivamente."
(p. 35)

Etienne et al. (1982) observaram que a introdução de alimento nas bolsas bucais em filhotes era precedida por movimentos de mastigação - distendendo-se as bolsas progressivamente à medida que o animal mastigava o alimento - ou então ocorria de uma forma descontínua - o animal ocasionalmente abocanhava uma semente e então ia fazer alguma outra coisa. Além disso, os padrões que caracterizavam o armazenamento não apareciam coordenados no espaço e no tempo. Os filhotes enchiam e esvaziavam as bolsas randômicamente, muitas vezes reintroduzindo nas bolsas o que tinham acabado de retirar. Além disso, as partes componentes do armazenamento apareciam misturadas com outras atividades sem um agrupamento claro de atividades funcionalmente relacionadas. Formas "maduras" de introdução e de retirada de alimento nas bolsas bucais apareceram sistematicamente depois da separação dos filhotes das suas unidades familiares, com 31 dias, substituindo as formas "imaturas".

O que nós chamamos de descascamento pode ter uma certa correspondência com o que Etienne, Emmanuelli e Zinder (1982) chamaram "inserção imatura de alimento nas bolsas bucais". Antes de optarmos pelo procedimento utilizado nos EXPs. 1 e 2,

em que simplesmente se analisava o resultado final do comportamento, fizemos várias tentativas de acompanhar o processo, observando hamsters no seu primeiro contato com alimento após privação. Evidentemente a pesquisa ficaria muito enriquecida pela observação direta. Depois de várias horas de trabalho, no entanto, ficou claro que a observação não estava cumprindo seu papel. De início, a observadora juraria que o hamster havia comido uma semente, mas com o passar do tempo ficou claro que havia cometido muitos enganos, classificando como comer o que na verdade era descascamento e introdução da semente descascada numa das bolsas bucais. A observação mais minuciosa mostrou que enquanto o hamster "comia" suas bolsas bucais realmente iam se distendendo. A par disto, notou-se que algumas sementes, depois de libertas da casca, eram largadas no chão. Etienne et al. mencionam o primeiro padrão, que classificam "inserção imatura", como sendo típico de filhotes. Os adultos apresentavam "inserção madura". Mas os nossos animais eram adultos. Será que a variável manipulada em nossos experimentos - privação - foi responsável pelo reaparecimento de um padrão imaturo de comportamento?

Um artigo de Blass e Hall (1976) pode nos ajudar a pensar, apesar de analisar um outro sistema motivacional. Neste trabalho, relatam os resultados de uma pesquisa em que privaram ratos de água por 8, 24 ou 48 horas. Quando o acesso a água foi normalizado, o beber de início foi vigoroso, tornou-se intermitente e finalmente cessou depois de aproximadamente uma hora. No início, quando o beber era vigoroso e prolongado, estímulos moderadamente nocivos como sopros de ar ou empurrar com um lápis não o interrompiam. Depois de três a cinco minutos, o beber tornava-se intermitente e era intercalado com comportamentos competitivos, sendo facilmente interrompido. Os ratos se limpavam, exploravam a gaiola, farejavam os cantos e se levantavam junto às paredes. Frequentemente o comportamento lembrava o de um rato bebendo uma solução amarga. Os animais que de início estavam bebendo numa posição fixa começavam a agir de uma forma peculiar em relação ao bebedouro, mordendo o cano, recuando o corpo ou assumindo posições não usuais ao beber. Blass e Hall tomaram os com-

portamentos bizarros do rato como sugestivos de conflito entre um impulso para beber e aspectos aversivos da ação de beber. Partiram então para uma análise fisiológica que ajuda a entender os comportamentos observados. Sacrificaram ratos logo depois de começarem a beber, ou em vários momentos depois do início, comparando seu perfil de fluido no corpo com o de ratos de controle, mantidos com alimento e água ad libitum. Esta análise revelou várias coisas interessantes. No final do período de privação, o déficit de água no espaço extra-celular era sempre maior que no espaço celular. Este déficit persistia ao longo de um período de até cinco horas após normalização do acesso a água, após privação. Já o déficit de água no espaço celular começava a ser aliviado em cinco minutos. Em quinze minutos era absorvida uma quantidade suficiente de água para produzir uma super-hidratação celular. A absorção celular reajustaria o comando para beber. O beber cessa antes que o déficit extra-celular seja eliminado, surgindo comportamentos de conflito em relação ao bebedouro com a reversão do déficit celular. O comportamento de conflito sugere que o animal ainda tem um impulso para beber. Sua esquivas do bebedouro pode indicar que a água passou a ter um gosto ruim ou que o beber produz tensão. Fornecendo uma solução isotônica, o mesmo rato passa a beber avidamente.

O artigo de Blass e Hall (1976) é interessante porque mostra um elemento de conflito que se manifesta no comportamento de beber de um animal privado e que ganha sentido em função de uma análise fisiológica. A literatura sobre comportamento de comer de hamsters após privação está repleta de sugestões sobre possíveis fatores limitantes que impediriam que a intensificação de consumo a curto prazo se manifestasse a longo prazo. A leitura do artigo de Blass e Hall nos sugeriu uma relocalização da pergunta que eles fazem em relação ao beber. Há um impulso para comer em conflito com aspectos aversivos do alimento ou da ação de comer? Os fatores limitantes de que fala a literatura sobre ausência de compensação no hamster chegam a se refletir em conflito comportamental?

A possibilidade de encontrar evidências comporta-

mentais de conflito em relação a alimento, no hamster que estava se recuperando de uma experiência de privação, era tentadora. O descascamento parecia um bom candidato. Os ratos de Blass e Hall de início bebiam normalmente, mas depois começavam a exibir comportamentos bizarros em relação ao bebedouro. Os nossos hamsters poderiam comer normalmente de início, mas depois começar a exibir o bizarro comportamento de descascar sementes em lugar de comê-las. Se voltarmos à Tabela 1.2 vamos verificar que a proporção média de sementes totalmente descascadas no compartimento de ninho dos machos, em vinte e quatro horas, foi 8,9, 9,7 e 18,0%, respectivamente, para os grupos 0, 6 e 24 horas. Para as fêmeas foi 5,7, 8,2 e 9,5%. A proporção média de sementes parcialmente descascadas foi 4,3, 3,5 e 5,2% para os machos e 6,8, 6,3 e 3,5% para as fêmeas. A análise estatística mostrou que estas duas medidas em conjunto não foram sensíveis à privação. Apesar da ausência de efeito estatisticamente significativo, no entanto, as médias mostram alguma tendência compatível com o que se esperaria pela hipótese de conflito. Considerando não mais os dados de proporção de sementes total ou parcialmente descascadas no compartimento de ninho, mas o número total de sementes tratadas desta forma e encontradas seja no compartimento de ninho, seja na área maior da caixa viveiro, vamos encontrar novamente nas médias uma tendência no sentido previsto, a despeito de a análise estatística não ter revelado efeitos significativos de privação. Para os machos, as médias dos grupos 0, 6 e 24 horas foram, respectivamente, 264,4, 204,8 e 491,6, e para as fêmeas foram 25,4, 28,0 e 70,6.

Apesar de não se poder fazer uma afirmação conclusiva, a partir dos dados disponíveis, talvez a idéia de conflito não deva ser totalmente esquecida. Seria muito interessante se a análise combinada de comportamento e de fisiologia acabasse por revelar para o comportamento de comer do hamster um quadro semelhante ao que Blass e Hall engenhosamente construíram para o beber do rato.

Há um fenômeno de anorexia limitando a ação da privação?

Os dados das várias pesagens a que os animais foram submetidos podem nos ajudar a dar sentido aos dados comportamentais. Parece importante considerar que eles não estavam conseguindo manter seu peso estável antes da introdução da privação.

Há períodos em que animais comem muito pouco e e perdem peso, mesmo quando há alimento presente em abundância. Mrosovsky e Sherry (1980) discutem vários casos de anorexia em animais que parecem ter em comum o fato de o indivíduo estar engajado em outras atividades importantes que competem com comer, tais como, defesa de território, incubação, migração, hibernação, etc. É claro que nossos animais não estavam sob impacto de uma condição tão forte quanto reprodução e cuidado de prole - que em algumas espécies pode inclusive levar um animal a inibir seu comportamento de comer até a morte. Mas o decréscimo significativo de peso constatado sistematicamente da primeira para a segunda pesagem faz supor que talvez se esteja diante de um fenômeno de anorexia. Tendo alimento disponível a vontade, talvez o hamster se auto-prive quando retirado de uma caixa viveiro coletiva que lhe é familiar e colocado numa caixa individual nova. A exploração talvez seja uma atividade mais importante que entra em competição com comer.

Uma falha que pode ser apontada nos nossos experimentos é o uso de um período de adaptação curto. Os animais apresentaram uma perda de peso muito acentuada do primeiro dia (dia de colocação nas caixas viveiro individuais) para o segundo, perda que não havia sido recuperada no momento em que foi introduzido o procedimento de privação. Nestas condições, a privação imposta externamente talvez seja menos efetiva do que seria para animais que estivessem conseguindo manter seu peso estável.

Em vez de ser encarado como resultado de uma falha de controle, a ser contornado em estudos subseqüentes, um fenômeno de anorexia no hamster, na presença de alimento abundante, poderia ser encarado como uma preparação experimental interessante. O animal se colocou um problema de perda de peso. Como ele o resolve? Borer, Rowland, Mirow, Borer e Kelch (1979) verificaram

que, após privação imposta experimentalmente, hamsters apresentam recuperação do peso corporal, desde que a perda de peso não tenha sido muito grande (inferior a 20%), sem aumento de consumo, quando há normalização do fornecimento de alimento. Após perda de peso auto-produzida ocorre o mesmo?

É curioso que a perda de peso na ausência de privação externa, que apareceu como um resultado muito forte nos nossos experimentos, não seja referida na literatura. A perda de peso ocorreu nos animais utilizados por outros pesquisadores, não sendo notada ou negligenciada como algo desinteressante - o que parece pouco plausível - ou só ocorreu nos nossos animais? Talvez os nossos hamsters fossem pouco manipulados, em comparação com os utilizados por outros pesquisadores. A perturbação resultante do manuseio necessário para a pesagem refletiu-se num efeito inicial de anorexia. Ou, ainda, os animais no biotério são mantidos em condições muito pobres em estimulação. A mudança de caixa representa uma mudança muito brusca. O animal tem seu comportamento exploratório muito ativado, a ponto de competir com a ingestão de alimento. O início do experimento coincide também com a passagem do animal de uma condição de manutenção coletiva para uma situação individual.

Em todas as tentativas de explicação aventadas acima, a responsabilidade de um possível efeito inicial de anorexia, suposto a partir da perda de peso constatada - já que nos Experimentos 1 e 2 não se mediu diretamente o consumo de linha de base, mas apenas após a privação - é colocada em aspectos do ambiente que não o alimento. Isto parece razoável, por um lado, já que os animais continuavam tendo acesso à mesma ração que recebiam no biotério. Por outro lado, no entanto, além da ração recebiam, ao serem transferidos para as caixas viveiro individuais, sementes de girassol. Após a privação fornecia-se apenas sementes, tomando medidas de consumo sobre elas. Era prudente familiarizar o animal com este tipo de alimento durante um certo período de tempo antes da introdução do procedimento de privação. Se o alimento novo fosse a única dieta disponível no dia da transferência para as caixas individuais, daria para entender a queda de peso.

O animal é neofóbico e não come ou come muito pouco de alguma coisa que não conhece. Tendo se certificado de que não passou mal, aumenta seu consumo ao encontrar o mesmo alimento em oportunidades subsequentes. Mas o hamster não tinha apenas sementes de girassol à sua disposição. Podia escolher entre ração - que já conhecia muito bem - e sementes. A presença de um alimento novo faz um animal não comer ou comer pouco de um alimento familiar? Parece pouco plausível.

Há estudos em que o início de um experimento coincide com uma alteração completa na dieta de manutenção. Rowland (1982), por exemplo, num dos experimentos que relata, trabalhou com animais que desde o desmame receberam pelotas de ração para roedores e que, no início do experimento, passaram a receber unicamente leite adoçado. Será que uma dieta nova é suficiente para provocar queda de consumo e perda de peso? Parece que não. Seu grupo controle, com acesso a esta dieta ad libitum, apresentou níveis estáveis de consumo e de peso corporal durante o experimento, por treze dias. O consumo calórico foi aproximadamente equivalente ao constatado em outro experimento em que forneceu ração o tempo todo. Aparentemente, o animal não se ressentia de toda e qualquer novidade introduzida na sua dieta. O autor, no entanto, não apresenta dados de peso dos animais imediatamente antes da mudança de dieta.

Apesar de não terem sido feitos registros sistemáticos, observando casualmente os animais após sua transferência para as caixas viveiro individuais notava-se que sua primeira reação não era explorar o ambiente - não havia locomoção agitada nem levantamento ao longo das paredes, como se poderia imaginar - mas sim orientar-se para as sementes de girassol. Chamava atenção o fato de animais que não tinham contato com este tipo de alimento começarem a descascar prontamente e eficientemente as sementes, no seu primeiro contato. A aparência que o animal dava certamente não era de neofobia. A impressão que ele dava era de estar comendo as sementes. Mas no caso do hamster descascar sementes e comer não andam necessariamente juntos. O contato inicial aparentemente avido com as sementes poderia ser de descascamento e não de ingestão.

O estranho comportamento de descascar sementes que apareceu com tanta freqüência nas nossas condições experimentais - e ao qual novamente não se encontrou nenhuma menção na literatura - estaria competindo com a ingestão de alimento? Se alguma coisa deste tipo acontecer é pelo menos curioso.

Todas estas considerações têm um caráter muito especulativo e fica evidente a necessidade de fundamentá-las em bases empíricas mais sólidas. Depois de feitos os experimentos, o interesse se deslocou dos resultados da manipulação para a linha de base. Como o animal regula sua ingestão ao longo de um período de tempo - que certamente deve ser maior que o escolhido de início - independentemente de qualquer privação imposta externamente? O estranho comportamento de descascar sementes é uma reação a novidade, desaparecendo ao longo da familiarização com este tipo de alimento? Sendo novamente constatada a perda de peso inicial, seria importante determinar se ocorre recuperação, quando ocorre e como se alteram os níveis de consumo.

CAPÍTULO 3

EFEITOS DA PRIVAÇÃO DE ALIMENTO SOBRE O CONSUMO EM
DIFERENTES MOMENTOS DE UM CICLO DE ALTERAÇÃO DE PESO

EXPERIMENTO 3: EFEITOS DA PRIVAÇÃO SOBRE O CONSUMO DE
ALIMENTO A LONGO PRAZO, LEVANDO EM CONTA O CONTEXTO
DE REGULAÇÃO DE PESO

A idéia para o prosseguimento da análise dos efeitos comportamentais de um período de privação total de alimento no hamster Mesocricetus auratus foi sugerida pelo exame dos dados relativos a peso corporal de doze animais mantidos com alimento continuamente disponível, seis deles durante quatro semanas e os seis restantes durante seis semanas e pela leitura de um artigo de Sherry, Mrosovsky e Hogan (1980).

Vamos começar considerando os dados de peso corporal. A Figura 3.1 apresenta os dados das sucessivas pesagens. Os dados absolutos foram transformados em dados relativos. O que se encontra na figura são alterações percentuais em peso, em relação ao dia em que os animais foram transferidos para caixas viveiro individuais - o mesmo procedimento seguido nos Experimentos 1 e 2. Aparentemente, a mudança de caixas viveiro coletivas do biotério para caixas viveiro individuais é um evento que produz stress.

Todos os indivíduos, sem exceção, perderam algum peso que não conseguiram recuperar durante toda a primeira semana. No entanto, praticamente todos recuperaram a perda sofrida em algum momento: Dois durante a segunda semana, sete durante a terceira e um durante a quarta, iniciando-se então uma fase de ganho de peso. Apenas dois deixaram de exibir recuperação: Um deles estava muito perto da recuperação, mas o outro estava bastante distante.

Uma conclusão que parece se impor é a impossibilidade de pensar a privação como um evento absoluto, independente de um contexto. A privação incide num contexto de regulação de peso que deve ser considerado.

Um modo de pensar os resultados e de prosseguir a análise foi sugerido pela leitura de um artigo de Sherry, Mrosovsky e Hogan (1980), em que relatam uma pesquisa realizada com um animal bem diferente do hamster - Gallus gallus spadiceus. Os sujeitos foram galinhas. Os autores começam o artigo argumentando que o método mais comum para induzir aves e mamíferos a bus

Figura 3.1 Alterações em peso corporal exibidas por animais com alimento continuamente disponível.

Figura 3.1 Continuação.

car alimento é simplesmente limitar o acesso a alimento. Citam um estudo de Collier (1969) como exemplo, mostrando que a frequência de comportamento dirigido a alimento numa situação de condicionamento, é proporcional à perda de peso, até uma perda de 20%. Mas, logo em seguida, referem que em alguns momentos do ciclo de vida do animal a perda de peso não é acompanhada por uma maior tendência para comer. A incubação é um destes momentos e a natureza das alterações na predisposição para comer neste período é o foco da pesquisa. Constataram que o consumo de alimento diminui, resultando em perda de 9,2 a 21,9% de peso durante os vinte dias de incubação. Ocorria exatamente o contrário do que ocorria na situação de Collier. Surgiu a idéia de que a perda de peso levaria a um aumento na motivação para comer, mas que a galinha incubando seria impedida de fazê-lo por algum apego ao ninho ou aos ovos. Esta possibilidade foi testada colocando alimento e água dentro da caixa de ninho, bem perto da galinha, de tal modo que comer e beber pudessem ocorrer sem interrupção da incubação. Compararam um grupo controle, que encontrava alimento ad libitum a 40 cm do ninho, com um grupo experimental que encontrava alimento dentro da caixa de ninho. Constataram que a perda de peso durante a incubação não era devida a incompatibilidade entre incubar e comer. Apesar da disponibilidade de alimento dentro da caixa de ninho, os animais experimentais continuaram perdendo peso, não havendo diferença entre animais experimentais e de controle. O segundo experimento realizado é especialmente interessante. Procuraram determinar se o padrão de perda de peso observado durante a incubação é ativamente mantido. Para isto introduziram um período de privação de seis dias, no início ou no meio da incubação, acelerando assim a perda de peso. Um grupo foi privado por seis dias, a partir do quarto dia de incubação. Outro foi privado pelo mesmo período de tempo, a partir do oitavo dia. Havia ainda um grupo controle com alimento ad libitum. Os animais foram sensíveis aos efeitos da privação de alimento, apresentando aumentos grandes em consumo até o peso corporal aproximar-se dos níveis de controle. Mas o mais bonito deste experimento é que o nível de consumo dos dois grupos experimentais foi diferente. Eles comeram o suficiente para atingir os

níveis de perda de peso dos controles nos estágios correspondentes do período de incubação. A interpretação dada para este conjunto de resultados é que ocorre, durante a incubação, uma alteração no mecanismo que normalmente regula o equilíbrio de energia. A perda de peso é regulada, sendo o consumo ajustado para manter um padrão pré-determinado de perda de peso. Este padrão de perda de peso é ativamente defendido. A alteração em consumo e a perda de peso resultante estariam a serviço de uma particular estratégia de reprodução. A busca de alimento necessária para a manutenção de peso corporal estável demanda tempo. Uma estratégia de atenção contínua ao ninho - protegendo os ovos de predação e satisfazendo as necessidades de desenvolvimento dos embriões - teria sido acompanhada por uma alteração no mecanismo de regulação de energia.

Depois da leitura do artigo de Sherry, Mrosovsky e Hogan (1980) foi localizado um artigo de Canguilhem e Marx (1973), em que é relatada uma pesquisa realizada com o hamster europeu (Cricetus cricetus), com uma preocupação muito semelhante.

Canguilhem e Marx notaram a existência de um ciclo anual de alteração de peso em hamsters com acesso livre a alimento. O peso corporal aumentava no final de fevereiro até o final de junho e diminuía a partir do início de setembro até meados de dezembro. No período restante de tempo permanecia aproximadamente estável. Num primeiro experimento foram testados três grupos, um com acesso livre a água mas privado de alimento por duas semanas (segunda e terceira semanas de novembro), outro tratado da mesma forma mas privado por uma semana (terceira semana de novembro) e um terceiro de controle com acesso livre a alimento e a água durante todo o tempo. Todos os animais eram expostos a um ciclo de doze horas luz e doze horas escuro. Até o fim de novembro a temperatura foi mantida em 15° C e daí para frente foi diminuída para 7° C. Com alimento continuamente disponível houve perda de peso, mas com privação a perda foi acentuada. No final do período de recuperação, com alimento novamente disponível, o peso corporal dos animais em todos os três grupos apresentava-se de novo aproximadamente equivalente, como antes da privação, mas cerca de 16% mais baixo.

Num segundo experimento, Canguilhem e Marx (1973)

investigaram os efeitos de perdas de peso corporal após privação em vários períodos do ano. Uma queda de 20% de peso foi imposta por privação em quatro períodos diferentes: (a) no início do período de engorda (março-abril), (b) no meio do período de estado constante no verão (junho-julho), (c) no fim do período de perda de peso (novembro-dezembro), (d) durante o período de estado constante no inverno (dezembro-janeiro). Os animais foram mantidos constantemente num esquema de doze horas luz e doze horas escuro, sob uma temperatura de 15°C, intermediária entre as condições de verão e de inverno. O peso perdido pela privação foi recuperado e os animais finalmente atingiram o mesmo peso que animais de controle, mas o ritmo de recuperação dependia do período do ano. O ritmo de ganho de peso foi mais rápido na primavera e no verão que no outono e no inverno. Segundo os autores, seus resultados indicam que um mecanismo regulador é ativado, quando o peso corporal está abaixo do que "deveria estar", tentando compensar a diferença entre o valor real e o que "deveria ser". O mecanismo regulador funciona como um "set-point" que diminui constantemente durante o outono. Os efeitos da privação indicam que a perda de peso corporal que ocorre durante o outono não é um processo puramente passivo mas é regulado ativamente de modo a seguir um caminho pré-determinado. Numa primeira aproximação, o princípio em jogo parece ser portanto semelhante nos hamster de Canguilhem e Marx (1973) e nas galinhas de Sherry, Mrosovsky e Hogan (1980).

A leitura do artigo de Sherry, Mrosovsky e Hogan (1980) e depois também do artigo de Canguilhem e Marx (1973) sugeriu uma linha para o prosseguimento da análise do problema que começamos a investigar nos experimentos 1 e 2 - alterações no consumo após privação total de alimento. Em virtude do período curto de linha de base utilizado, a privação incidiu sobre animais que estavam numa fase de perda de peso ou de estabilização num nível rebaixado de peso. Assim, nossas conclusões sobre os efeitos comportamentais da privação valem para esta condição. Valem também para um animal que está em fase de recuperação de uma perda auto-produzida, para um animal que já conseguiu recuperar a perda e es

tá em fase de ganho de peso ou para outro que está conseguindo manter um nível elevado e estável de peso?

As conclusões de Silverman e Zucker (1976) poderiam estar igualmente limitadas por um problema desta natureza? Estes pesquisadores trabalharam com um período de linha de base de onze dias, utilizando para cálculo os oito últimos. Neste período, um hamster pelo menos não estava com consumo estável, mas com uma tendência relativamente marcada de decréscimo no início, apenas revertida nos dois últimos dias. Não são esclarecidas no artigo as razões para a eliminação dos três dias iniciais para o cálculo dos níveis de consumo de linha de base.

Na literatura encontra-se muita ênfase na diferença rato-hamster em compensação após privação. Será que eles não diferem também na sua reação a condições de stress / na perturbação diante do novo? Talvez o hamster habitue mais lentamente às manipulações que são parte da rotina experimental, em comparação com o rato, o que eventualmente pode se refletir na sua reação diferencial à privação.

Vamos nos ater aqui ao hamster, tentando responder a pergunta "Em que medida os efeitos de um período imposto de privação de alimento interagem com uma tendência já existente de alteração de peso apresentada pelo animal?"

MÉTODO

Sujeitos

Como sujeitos foram utilizados doze hamsters dourados machos, com aproximadamente sete meses no início do experimento. Estes animais foram divididos em dois grupos, um deles submetido a privação na primeira semana e o outro, na quarta semana. O peso inicial nestes dois grupos variou entre 103 e 122 gramas e entre 104 e 120 gramas, respectivamente.

Equipamento

Foi utilizada uma situação mais simples que a uti

lizada nos EXPs. 1 e 2. Os animais foram transferidos das caixas coletivas de biotério para caixas individuais de madeira (25 x 25 x 19 cm), com tela de arame no teto e na parede frontal. Nesta situação foram tomadas apenas medidas de consumo.

Para pesagem dos animais utilizou-se uma balança Filizola que permitia aproximação de 1 grama e para pesagem do alimento, uma balança Record que permitia aproximação de 0,1 grama.

Procedimento

Os animais foram pesados diariamente. Fornecia-se diariamente uma quantidade pré-fixada de sementes de girassol e uma pelota de ração. Sempre eram colocadas dez gramas de sementes, variando o peso da pelota de ração entre 3,9 e 6,8 gramas. Antes de colocar o alimento retirava-se o que restava da quantidade colocada no dia anterior. Registrava-se o consumo, separadamente para sementes e para ração, por subtração. Este procedimento foi seguido durante um mês¹.

Metade dos animais foi submetida a privação no início da 1ª semana de teste (Ad1). Após a transferência para as caixas viveiro individuais ficaram com alimento ad libitum durante vinte e quatro horas. Seguiu-se um período de privação de vinte e quatro horas. Daí para frente o acesso a alimento foi ad libitum.

A outra metade foi submetida a privação no início da 4ª semana de teste (Ad4). Os animais deste grupo ficaram com alimento continuamente disponível, a não ser por um período de privação que ocorreu na quarta semana. Na quarta semana, após um período de vinte e quatro horas com alimento ad libitum, os animais passaram por vinte e quatro horas de privação total. Em seguida, o acesso a alimento foi ad libitum novamente.

O acesso a água nunca foi interrompido durante o

¹ Com exceção dos fins-de-semana, quando os animais não eram pesados, permanecendo com uma quantidade de alimento superior ao seu consumo.

experimento. A água era fornecida através de um bebedouro (garrafa de plástico com tubo de metal) colocado no teto da caixa. O cano do bebedouro passava entre as grades do teto.

Antes do experimento, os Ss foram mantidos em caixas coletivas no biotério. Ficavam em grupos de 5-6 animais de mesmo sexo, desde o desmame até a utilização no experimento. Tinham material de ninho, alimento e água continuamente disponível. Como alimento recebiam ração do mesmo tipo que continuaram recebendo durante o experimento. Não tinham acesso a sementes de girassol, de tal modo que estas representavam um item novo na dieta.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Alterações em Peso Corporal

Foram examinadas as perdas percentuais de peso corporal provocadas por privação em cada um dos dois grupos e o grau de recuperação conseguido com a volta para a condição ad libitum. As porcentagens foram calculadas tomando-se como referência o valor da primeira pesagem, feita no momento da retirada de um animal do biotério.

Na Figura 3.2 encontram-se representados os dados do grupo privado na 1ª semana (Ad1). Examinando esta figura fica claro como cada animal lidou com a experiência de restrição alimentar. A falta de compensação imediata é evidente. A73, A76 e A81, que apresentaram as perdas percentuais maiores de peso com a privação - 5,0%, 5,6% e 6,8%, o que correspondia a 6, 6 e 7 gramas, respectivamente - conseguiram alguma recuperação, com a volta à condição ad libitum. O ganho conseguido, no entanto, foi da ordem de 1% (1 grama), não representando uma anulação do déficit. Já A79, A80 e A84, que comparativamente apresentaram perdas percentuais menores - 2,6%, 3,8% e 2,5%, o que correspondia a 3, 4 e 3 gramas, respectivamente, continuaram perdendo peso com o restabelecimento da condição ad libitum. A perda foi de 2 gramas para todos eles (1,6-1,9%).

Mas é preciso levar em conta que este era o grupo privado na primeira semana. Na verdade, eram animais mais debilitados do que sugere a figura. Com a mudança de caixa perderam em

Figura 3.2 Alterações percentuais de peso apresentadas por cada um dos seis animais privados na primeira semana de teste: (a) após privação (A → Pri, diferença da pesagem após 24 h de privação em relação ao dia anterior), (b) após normalizaçãodo acesso a alimento (Pri → Pos, diferença em relação ao dia posterior à privação).

Figura 3.2 Alterações percentuais de peso apresentadas por cada um dos seis animais privados na primeira semana de teste: (a) após privação (A → Pri, diferença da pesagem após 24 h de privação em relação ao dia anterior), (b) após normalizaçãodo acesso a alimento (Pri → Pos, diferença em relação ao dia posterior à privação).

média 3,5% do peso corporal. Com a privação a perda média subiu para 7,9%. Nos dois dias subsequentes à privação, em ad libitum, as perdas médias foram de 8,3% e de 7,7%. No outro grupo (Ad 4), que de início teve acesso irrestrito a alimento, o peso corporal também caiu. As perdas médias nos períodos correspondentes foram, respectivamente, 3,1%, 4,7%, 5,3% e 5,6%. A conclusão que parece se delinear é que a privação, incidindo em animais já sob o impacto de alguma condição de stress (no nosso caso a mudança de caixa), que coloca problemas de regulação de peso na presença de alimento ad libitum, não é compensada. Mas e o grupo privado na quarta semana, que supostamente teve tempo para se recuperar do stress da mudança? Talvez ele tivesse condições de evidenciar uma maior capacidade compensatória.

Na Figura 3.3 encontram-se representados individualmente os dados do grupo Ad 4. De forma geral, a impressão que se tem olhando esta figura é a mesma da Figura 3.2. Novamente a falha de compensação é evidente. Dois animais (A74 e A75) apresentaram alguma recuperação de peso com a volta à condição ad libitum, mas de magnitude claramente insuficiente para anular a perda sofrida por privação. Dois animais mantiveram o peso rebaixado (A77 e A83) e dois (A78 e A82) continuaram perdendo peso com a volta à condição ad libitum. O fato de ter passado mais tempo antes da incidência da privação aparentemente não representou qualquer vantagem.

De imediato, então, o hamster não é capaz de se recuperar dos efeitos de um período de restrição alimentar. E se a nossa análise for feita com base num período de tempo maior? A Figura 3.4 mostra alterações percentuais médias de peso, calculadas dia-a-dia para cada um dos dois grupos. O que se vê é que os dois grupos ~~começaram~~ muito próximos, mas se ~~separaram~~ assim que Ad 1 foi exposto a uma experiência de 24 horas sem alimento, do segundo para o terceiro dia da primeira semana. A separação ~~se manteve~~ durante toda a primeira semana. No início da segunda semana a diferença apresentou-se muito atenuada, sendo totalmente eliminada no meio desta semana. Na última semana os grupos ~~voltaram~~ a se separar novamente, quando Ad 4 que até então tinha alimento ad libitum

Figura 3.3 Alterações percentuais de peso apresentadas por cada um dos seis animais privados na quarta semana de teste: (a) após privação (A→Pri, diferença da pesagem após 24 h de privação em relação ao dia anterior), (b) após normalização do acesso a alimento (Pri→Pos, diferença em relação ao dia posterior à privação).

foi exposto a uma experiência de 24 horas sem alimento, do 23º para o 24º dia, continuando separados até a última pesagem no dia 26.

Figura 3.4 Alterações percentuais médias de peso no grupo privado na primeira semana (do 2º para o 3º dia) e no grupo privado na quarta semana (do 23º para o 24º dia).

Concluindo, verificamos que o grupo Ad 1 conseguiu se recuperar dos efeitos da experiência de restrição alimentar, já que alcançou o grupo Ad4, que de início estava em ad

libitum. Este grupo que foi privado na quarta semana provavelmente se recuperaria também se o experimento tivesse continuado por mais uma ou duas semanas. Mas, é importante notar que tanto no grupo Ad 1, quanto no grupo Ad 4, nenhum dos animais chegou a recuperar a perda de peso sofrida com a mudança de caixa. De fato não foi possível testar a idéia que sugeriu a realização do experimento - estudar os efeitos de uma privação imposta externamente em interação com um ciclo de perda e de recuperação de peso apresentado pelo animal. Estudamos os efeitos de uma privação imposta externamente em interação com um ciclo de perda e de não recuperação de peso.

Consumo de Alimento e Defecação: Efeitos de Privação e de Mudança de Caixa

A Figura 3.5 mostra dados médios de consumo (ração + girassol) para os dois grupos dia-a-dia. Esta figura foi construída com o objetivo de examinar os efeitos da privação e da mudança de caixa. Estão representados também dados relativos a defecação, que serão analisados adiante no texto.

Os dados foram submetidos a análise estatística, focalizando-se a primeira e a quarta semana para cada um dos dois grupos. Basicamente o que se fazia era comparar os níveis de consumo, dentro de cada grupo, nos dias 2, 3, 4 e 5, excluindo-se o dia da privação para o grupo Ad 1. O passo seguinte consistia em replicar a análise comparando os dias 23, 24, 25 e 26. A Tabela 3.1 apresenta um resumo das conclusões obtidas.

Para o grupo Ad 1, apesar de terem sido excluídos os dados do dia três, em que não poderia ter havido qualquer consumo em virtude da privação imposta, foi localizada uma diferença global significativa nesta medida na primeira semana. No entanto, as comparações dois-a-dois, feitas pelo teste de Newman-Keuls não permitiram situar a diferença. Utilizando, contudo, um critério de comparação não-corrigido, constatou-se que a diferença está entre o início e o final da primeira semana. Cinco de seis animais comeram menos no dia 2 que no dia 5. No entanto, o outro grupo, que não passou por privação neste período,

também apresentou uma tendência a alteração dos níveis de consumo. O consumo foi menor no início da semana que no final.

Figura 3.5 Dados médios de consumo (linha contínua) e de defecação (linha interrompida) para Ad1, privado na primeira semana (a) e para Ad4, privado na quarta semana (b). Na abscissa estão representados os dias sucessivos e na ordenada, a quantidade em gramas.

Foi feita uma comparação adicional entre os dois grupos (teste t para comparação de médias) quanto ao consumo de

TABELA 3.1

Resumo da análise estatística comparando o total consumido e a quantidade de defecação ao longo da primeira e da quarta semanas para cada um dos dois grupos.

GRUPO	COMPARAÇÃO	CONSUMO TOTAL		DEFECAÇÃO	
		comparação geral	comparações dois a dois	comparação geral	comparações dois a dois
PRIVADO NA PRIMEIRA SEMANA (Ad1)	Primeira Semana (d.23 x 4 x 5)	$F_{2,10} = 6,56$ $p < 0,025$	-	$F_{3,15} = 39,00$ $p < 0,001$	$d.2 > d.4$ $d.2 > d.5$ e $d.3 < d.2$ $d.3 < d.4$ $d.3 < d.5$
	Quarta Semana (d.23 x 24 x 25 x 26)	$F_{3,15} = 1,75$ $p > 0,05$	-	$F_{3,15} = 1,00$ $p > 0,05$	-
PRIVADO NA QUARTA SEMANA (Ad4)	Primeira Semana	$F_{3,15} = 2,89$ $p > 0,05$ ($p < 0,10$)	-	$F_{3,15} = 10,67$ $p < 0,001$	$d.2 > d.3$ $d.2 > d.44$ $d.2 > d.5$
	Quarta Semana	$F_{2,10} = 2,65$ $p > 0,05$	-	$F_{3,15} = 84,00$ $p < 0,001$	$d.24 < d.23$ $d.24 < d.25$ $d.24 < d.26$ e $d.25 > d.23$

(d.= dia)

alimento nos dias 4, 5, 9 e 10, cujos resultados encontram-se resumidos na Tabela 3.2. Esta análise foi feita porque havíamos constatado que os Ss do grupo Ad1 recuperaram, neste período, o peso corporal perdido por privação. Isto poderia ter sido devido, pelo menos em parte, a uma compensação comportamental, ainda que não imediata. Esta possibilidade, no entanto, foi descartada. Não houve qualquer diferença significativa entre os dois grupos, devendo a recuperação de peso corporal constatada ser atribuída a mecanismos fisiológicos de ajustamento.

TABELA 3.2

Comparação do consumo total de alimento (ração + girasol) pelos dois grupos nos dias 4, 5, 9 e 10.

Dias	Valor da estatística calculada	Probabilidade associada
4	$t = 0,74$	$p > 0,05$
5	$t = 0,62$	$p > 0,05$
9	$t = 1,60$	$p > 0,05$
10	$t = 0,80$	$p > 0,05$

Para o grupo Ad4, a comparação feita dos níveis de consumo na quarta semana não revelou qualquer diferença significativa, descontando-se o dia 24, no qual, por imposição do procedimento, não havia qualquer possibilidade de consumo. Para o grupo Ad1, privado na primeira semana, a quarta semana era um período sem mudança, já distanciado da interferência experimental programada. Como se poderia esperar, não ocorreram alterações estatisticamente significativas em consumo, comparando-se os dias 23, 24, 25 e 26.

A análise dos dados de consumo, além de ter sido feita com a preocupação de avaliar o efeito da privação imposta, teve o objetivo de avaliar o efeito da mudança de caixa. Constatou-se um resultado já esperado de depressão do consumo logo de início, coincidente com a mudança de caixa, em comparação com o final da primeira semana, mais marcado, no entanto, num dos grupos que no outro. Foram examinados também os níveis de defecação, já que esta é uma medida de emocionalidade frequentemente utilizada. Novamente foram focalizadas, para fins de análise, as semanas 1 e 4. Nos dois grupos, o primeiro período de vinte e quatro horas que se seguiu à mudança de caixa estava associado a níveis aumentados de defecação, em comparação com períodos subsequentes de vinte e quatro horas, do final da primeira semana. Fica clara a perda de peso provocada por mudança de caixa: o animal apresenta aumento de defecação e uma tendência a depressão do consumo.

A privação também afetou os níveis de defecação. Sob efeito da privação, a defecação diminuiu, encontrando-se ausência total de defecação na maioria dos animais. Eventualmente isto pode estar indicando que os hamsters recorreram, como os animais de Galef (1979), à coprofagia como uma medida de emergência. Ou, ainda, pode estar indicando que em condições de privação a defecação é interrompida.

Uma outra relação nos chamou atenção, que pode ser melhor avaliada no grupo privado na quarta semana, já que o efeito da privação está desligado do efeito de mudança de caixa. No período de vinte e quatro horas imediatamente subsequente à privação a defecação foi maior que no período de vinte e quatro imediatamente anterior à privação, a despeito de não ter havido qualquer alteração significativa em consumo. Isto pode estar sugerindo que a privação tem alguma semelhança com a mudança de caixa. Para um animal mantido num ambiente em que o suprimento de alimento é constante durante todo o tempo, ficar sem alimento durante um dia é um evento novo. Pode-se imaginar que seja uma situação de incontrollabilidade (Seligman, 1975), tanto quanto uma mudança de caixa, e que este aspecto deva ser levado em con-

ta além dos aspectos fisiológicos obviamente envolvidos na privação.

Opção por tipo de alimento

Os dados disponíveis admitiam uma análise adicional do comportamento alimentar. A situação experimental permitia opção entre dois tipos de alimento - Sementes de Girassol (S) e Ração para Roedores (R). Tínhamos medidas do total consumido de um e de outro. Com base nelas foram calculadas medidas relativas de consumo:

$$\left(\frac{S}{S + R} \right) 100 \quad \text{e} \quad \left(\frac{R}{S + R} \right) 100.$$

A Figura 3.6 foi construída a partir da medida relativa para girassol. A medida relativa para ração é complementar, somando sempre o total 100%. Na figura estão representadas médias diárias, separadamente para os dois grupos.

Figura 3.6 Participação relativa de sementes de girassol no total de alimento consumido (Sementes / Sementes + Ração) 100. Estão representadas, separadamente, as médias dos dois grupos - privado na primeira semana e privado na quarta semana (Ad1 e Ad4).

A inspeção visual da figura sugere a existência de uma tendência temporal nos dados. A participação relativa de girassol no total consumido é alta de início e vai caindo com o tempo. Comparando a média do consumo relativo de sementes na primeira, na segunda, na terceira e na quarta semana, constata-se que a diferença é significativa tanto para o grupo privado na primeira ($F_{3,15} = 5,84$, $p < 0,01$), como para o grupo privado na quarta semana ($F_{3,15} = 13,40$, $p < 0,001$).

A primeira e a quarta semanas foram especialmente importantes no nosso procedimento porque nelas ocorreu uma privação. Como os dois grupos diferiam quanto ao momento em que foi introduzida a privação, possíveis diferenças entre eles na opção por tipo de alimento podem não ser triviais.

A Tabela 3.3 mostra o quadro resumo da análise estatística comparando o consumo relativo de girassol dia-a-dia, na primeira e na quarta semanas para os dois grupos. Nota-se que a opção por tipo de alimento sofreu uma alteração significativa durante a primeira semana para o grupo privado nesta semana - com maior consumo relativo de girassol no dia 2 que nos dias 4 ou 5, os dias imediatamente subsequentes à privação - enquanto nenhuma tendência comparável foi encontrada no outro grupo.

Durante a quarta semana, a medida ($S / S + R$) 100 não sofreu qualquer alteração em nenhum dos dois grupos.

TABELA 3.3

Resumo da análise estatística comparando o consumo relativo de girassol, dia a dia, na primeira e na quarta semanas.

Grupo	Medidas envolvidas na comparação	Comparação geral	Comparações dois a dois
Privado na Primeira Semana (Ad1)	Dias 2, 4 e 5	$F_{2,10} = 11,34$ $p < 0,01$	d.2 > d.4 d.2 > d.5
	Dias 23, 24, 25 e 26	$F_{3,15} = 0,29$ $p > 0,05$	-
Privado na Quarta Semana (Ad4)	Dias 2, 3, 4 e 5	$F_{3,15} = 2,11$ $p > 0,05$	-
	Dias 23, 25 e 26	$F_{2,10} = 0,04$ $p > 0,05$	-

EXPERIMENTO 4: REGULAÇÃO DE PESO CORPORAL EM ANIMAIS EM CRESCIMENTO X ANIMAIS ADULTOS

Antes de iniciar o EXP. 3, dispunhamos de dados de peso de animais com alimento continuamente disponível - durante um período de quatro semanas para seis e de seis semanas para outros seis. Estes animais não sofreram qualquer privação, tendo passado apenas por mudança de caixa. Os dados obtidos, apresentados na introdução do EXP. 3, mostraram perda de peso seguida por recuperação em torno da terceira semana para a maioria dos animais. Foram eles que nos sugeriram a pergunta "Qual o efeito de uma privação imposta externamente sobre animais que estão em fase de perda de peso / que perderam peso em comparação com animais que estão em fase de recuperação / que recuperaram seu peso? Mas os sujeitos do EXP. 3 perderam peso e permaneceram no nível rebaixado, de maneira que a segunda parte da pergunta ficou sem resposta. A principal diferença entre os dois conjuntos de animais é que os primeiros tinham cerca de três meses, quando o experimento foi iniciado, e os últimos, cerca de sete meses. Decidiu-se, então, realizar um quarto experimento com animais mais jovens.

O desenvolvimento do controle nutricional da ingestão de alimento tem sido bastante estudado. Os dados existentes na literatura apontam no sentido de uma mudança para um controle interno ligado à condição nutricional ou fisiológica do organismo, que se completa antes do desmame.

Hall, Cramer e Blass (1977) mostraram que o comportamento de sucção muda durante o curso do desenvolvimento no filhote de rato. Filhotes jovens (1-12 dias) abocanham rapidamente os mamilos da mãe e sugam, independentemente de terem sido privados ou não. Filhotes mais velhos só sugam se tiverem sido privados. Além disso, quando há leite livremente disponível, o filhote jovem suga até praticamente se afogar, enquanto o mais velho (20 dias) consome um volume que se aproxima ao que um adulto consumiria e o faz em relação a privação. Apoio adicional para um desenvolvimento do controle da ingestão é encontrado na de

monstração de que a colecistocinina - um suposto hormônio de saciedade - começa a ter efeito depressor sobre o consumo com 15 - 20 dias, mas não tem efeito com 10 dias.

Hall e Rosenblatt (1978) também favorecem a idéia de que o comportamento ingestivo do filhote jovem está sob pouco controle interno. Em filhotes de 10 dias, cargas gástricas nutritivas e não-nutritivas reduziram a ingestão de alimento (por sucção) na mesma medida. Enquanto isto, a ingestão em filhotes de 20 dias foi diferencialmente reduzida por cargas nutritivas, sugerindo o aparecimento de um controle pós-gástrico e pós-absorção do comportamento ingestivo.

Com 20 dias, o filhote de rato pode ter atingido o controle maduro da ingestão, permanecendo o controle estável a partir desta idade. Mas pode não ser assim e há algumas indicações de que de fato não é. Em idades posteriores, ocorrem alterações adicionais na programação temporal da ingestão e na padronização das refeições (Levin e Stern, 1975; deCastro e Balangura, 1975). O indivíduo torna-se sensível a fatores que alteram o nível de glicose (Lytle, Moorcroft e Campbell, 1971) e a estímulos de sede (Friedman e Campbell, 1974). Como adulto jovem sua ingestão é afetada por alterações em condições hormonais (Wade, 1972, 1976). Pode ocorrer maturação neurológica no controle da ingestão mesmo depois de 60 dias de idade (Kolb e Nonneman, 1976).

Uma idéia que surgiu no contexto do nosso programa de pesquisa, para acomodar as discrepâncias em regulação de peso, comparando-se os dados do EXP. 3 com os dados de partida, foi que animais em desenvolvimento poderiam ter menos dificuldade de ajustamento a condições de privação que animais adultos. O sistema poderia perder sua plasticidade a partir de um certo ponto.

Talvez não seja por acaso que os resultados discrepantes na literatura sobre o ajustamento do hamster a condições de privação de alimento tenham sido obtidos por Simek e seus associados. Simek, que encontrou indicações de compensação, trabalhou com hamsters de apenas seis semanas. As próprias alterações morfológicas encontradas no sistema digestivo, com hipertrofia principalmente do estômago anterior, permitindo uma utilização máxima

do suprimento aumentado de nutrientes, pode estar na dependência desta condição. Silverman e Zucker, como nós, trabalharam com sujeitos com cerca de sete meses.

Na suposição de que a idade pode ser um fator importante na regulação de peso corporal, testamos um grupo de animais em crescimento (com cerca de 2 1/2 meses de idade), seguindo um procedimento semelhante ao utilizado, no experimento anterior, com o grupo privado na quarta semana.

MÉTODO

Sujeitos

Os Ss foram seis hamsters machos com aproximadamente 2 1/2 meses, no início do experimento, obtidos a partir de criação mantida no biotério do Dep. de Psicologia Experimental (USP). O peso corporal inicial variou entre 78 e 95 gramas.

Equipamento

As caixas individuais de manutenção foram as mesmas do EXP. 3, bem como as balanças para pesagem dos animais e do alimento.

Procedimento

Em termos de procedimento, a partir do momento da transferência das caixas coletivas de biotério para as caixas individuais, a rotina seguida no EXP. 4 (Jo4) foi idêntica à do grupo privado na 4ª semana no EXP. 3. (Ad4). Mas havia uma diferença em relação às condições de manutenção no biotério, anteriores ao experimento. Enquanto os animais do EXP. 3 foram criados apenas com ração, os do EXP. 4 foram criados com ração + sementes de girassol.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os indivíduos Jovens exibiram alguma tendência compensatória após privação?

Iniciamos com esta pergunta a análise dos dados obtidos. Examinámos as perdas percentuais de peso corporal provocadas pela privação e o grau de recuperação conseguido com a volta para a condição ad libitum.

A Figura 4.1 mostra as alterações percentuais de peso apresentadas por cada um dos animais do EXP. 4 após privação e após normalização do acesso a alimento. Os dados representados na figura apontam no sentido de total ausência de compensação imediata nos indivíduos jovens. A perda de peso provocada por privação variou entre 3,4% e 6,8% - em termos absolutos, variou entre 3 e 6 gramas. Após 24 horas da normalização do acesso a alimento, nenhum animal apresentou qualquer recuperação da perda sofrida - um (All4) apresentou uma pequena perda adicional de peso (1,2%) e os demais permaneceram no nível rebaixado de peso. No segundo período de vinte e quatro horas que se seguiu à normalização do acesso a alimento, a maioria apresentou alguma recuperação, mas de magnitude evidentemente insuficiente para anular a perda sofrida (variando o ganho entre 1,2 e 2,5%).

Mas coloca-se uma segunda pergunta. Em que contexto incidiu a privação? Se os indivíduos Jovens do EXP. 4 estavam com problemas de regulação de peso, na ausência de qualquer interferência externamente imposta de privação, como os indivíduos Adultos do EXP. 3, os resultados obtidos não são surpreendentes. Com o objetivo de responder a esta pergunta foi construída a Figura 4.2. Ela mostra dia-a-dia as alterações de peso apresentadas por cada animal. Todos eles perderam peso, em maior ou menor grau, com a mudança de caixa e demoraram algum tempo para se recuperar. Mas a diferença deles em relação aos animais do experimento anterior é clara. Quando a privação foi imposta, no início da quarta semana, a maioria (quatro em seis) havia se recuperado da perda sofrida, encontrando-se em fase de ganho de peso. Os dois indivíduos que não conseguiram se recuperar totalmente apre

Figura 4.1 Alterações percentuais de peso apresentadas por cada um dos seis animais: (a) após privação (A→Pri, diferença da pesagem após 24 h de privação em relação ao dia anterior), (b) após normalização do acesso a alimento (Pri→Pos, diferença em relação ao dia posterior à privação).

Figura 4.2 Alterações em peso corporal (alterações percentuais).

sentavam uma clara tendência neste sentido, faltando muito pouco para uma recuperação completa.

Os resultados obtidos nos levam a concluir, por tanto, por uma completa ausência de compensação. Mesmo que se tenha o cuidado de levar em conta o contexto em que a privação está incidindo, como fizemos nos EXPs. 3 e 4, o hamster continua não exibindo compensação comportamental.

Pelo procedimento utilizado, no entanto, os hamsters só tiveram dois períodos de vinte e quatro horas com alimento após privação. Neste período nenhum havia recuperado o peso perdido.

Consumo Total de Alimento

A Figura 4.3 apresenta a média do consumo total de alimento (em gramas), dia-a-dia. Para fins de comparação foram representados também os dados dos animais Adultos do experimento anterior, submetidos a um procedimento correspondente.

Figura 4.3 Média do consumo total de alimento (em gramas), dia-a-dia. Para fins de comparação encontram-se representados também os dados do grupo correspondente em procedimento, do experimento anterior.

A primeira característica que salta aos olhos é que os animais Jovens e Adultos apresentaram consumo total equivalente durante a primeira semana. Nas semanas subsequentes, no entanto, o consumo total médio dos animais Jovens excedeu o dos Adultos.

Comparamos dia-a-dia o consumo total de alimento dos animais do EXP. 4 com o dos animais do EXP. 3, através do teste *t*, para comparação de médias (Winer, 1962). Apenas com duas exceções - a do dia 11 e do dia 12 - a análise estatística confirmou as tendências sugeridas pela inspeção visual da Figura 4.3. O consumo total de alimento dos animais Jovens excedeu significativamente aquele dos adultos, da segunda semana em diante (Tabela 4.1).

Opção por Alimento

O consumo total de alimento pode ser subdividido, analisando-se separadamente o consumo de sementes de girassol e o consumo de ração. É o que fizemos na Figura 4.4 que apresenta, dia-a-dia, o consumo médio de cada tipo de alimento. Novamente, para fins de comparação, foram representados também os dados do grupo correspondente em procedimento do experimento anterior.

Na Tabela 4.1 encontra-se um resumo da análise estatística comparando os dados dos Experimentos 3 e 4 e que ajuda a pensar as tendências sugeridas pela figura. É interessante notar a equivalência dos indivíduos Jovens e Adultos no que diz respeito ao consumo de ração durante todo o período experimental. No que diz respeito ao consumo de girassol, os indivíduos Jovens e Adultos apresentaram-se indiferenciados ao longo da primeira semana, diferenciando-se, no entanto, claramente daí para diante. Desde o início da segunda semana até o final do experimento, o consumo de sementes de girassol dos Jovens excedeu o dos Adultos.

Conclui-se, portanto, que a diferença em consumo total entre os Experimentos 3 e 4 deve-se à diferença em consumo de um dos itens da dieta, mas não do outro. Por que o animal faz esta opção por tipo de alimento? Qual o significado do comportamento do ponto de vista do estado nutritivo do organismo? De que

TABELA 4.1

Resumo da análise estatística comparando, dia-a-dia, os animais do EXP. 4 com aqueles do EXP. 3 quanto a peso corporal e a aspectos do seu comportamento - consumo total de alimento e opção por tipo de alimento (consumo de ração e consumo de girassol).

SEMANA	DIAS	CONSUMO TOTAL	RAÇÃO	GIRASSOL	PESO CORPORAL
1º	2	1,50	0,62	1,78	9,61*
	3	0,56	0,83	0,00	10,68*
	4	1,15	1,33	0,32	9,68*
	5	0,92	0,69	0,17	9,54*
2º	9	2,49*	1,04	3,09*	8,35*
	10	2,30*	0,64	2,81*	8,50*
	11	1,64	0,71	2,27*	8,07*
	12	2,03	0,00	3,20*	7,99*
3º	16	2,93*	0,48	3,52*	7,51*
	17	3,24*	0,61	3,96*	6,69*
	18	3,59*	1,34	2,63*	6,56*
	19	2,80*	0,82	2,71*	6,50*
4º	23	2,63*	0,28	2,27*	4,02*
	24	-	-	-	4,27*
	25	3,47*	1,07	4,16*	3,93*
	26	3,13*	0,73	6,06*	3,55*

modo o comportamento é colocado a serviço do estado fisiológico, resolvendo desequilíbrios ou evitando desequilíbrios?

Figura 4.4 Opção por tipo de alimento. (a) Média do consumo de girassol (em gramas), dia-a-dia. (b) Média do consumo de ração (em gramas), dia-a-dia. Para fins de comparação encontram-se representados também os dados do grupo correspondente em procedimento do experimento anterior.

Os dados de consumo podem ser pensados em função dos dados de peso corporal. A Figura 4.5 (a) mostra a média do

peso dia-a-dia. Os adultos apresentaram-se mais pesados que os Jovens durante todo o tempo, atenuando-se aparentemente a diferença entre eles no final do período experimental.

Figura 4.5 Alterações em peso corporal. (a) Média do peso corporal (gramas) dia-a-dia. (b) Alterações percentuais de peso. Para fins de comparação encontram-se representados também os dados do grupo correspondente em procedimento, do experimento anterior.

Voltando à Tabela 4.1, que resume a análise estatística feita, é possível verificar que a diferença de peso entre os animais do EXP. 4 e aqueles do EXP. 3 foi significativa em em todos os dias. De fato, o valor da estatística calculada (t) foi diminuindo das primeiras medidas para as últimas, mas de qual quer forma o valor mais baixo calculado era ainda superior ao teórico.

Transformando os dados brutos em diferenças percentuais, tomando como referência o peso corporal no dia da transferência das caixas coletivas do biotério para as caixas viveiro individuais, nota-se que, a despeito da discrepância inicial de peso, as perdas percentuais foram comparáveis durante toda a primeira semana (Figura 4.5 b). Daí para frente, enquanto os Jovens conseguiram anular as perdas, chegando a conseguir alguns ganhos na quarta semana, os Adultos não conseguiram se recuperar.

DISCUSSÃO GERAL

Perda de Peso por Mudança de Caixa

No EXP. 3, em que foram tomadas medidas combinadas de peso, consumo de alimento e defecação, ficou claro que a perda de peso provocada por mudança de caixa é justificada por redução do consumo de alimento, associada a aumento de defecação, comparando-se o período de vinte e quatro horas imediatamente seguinte à mudança, com os períodos de vinte e quatro horas subsequentes. No EXP. 4, as alterações relativas de peso após mudança de caixa foram muito semelhantes às encontradas no EXP. 3 (Figura 4.5) e, embora não tenha sido feita uma análise combinada de consumo e defecação, supõe-se que o mesmo deva ter ocorrido.

Weineberg e Wong (1983) estudaram especificamente a influência de novidade, como uma variável ambiental, sobre o comportamento de hamsters, focalizando, no entanto, o beber. Privaram seus sujeitos de água durante 24 horas. Em seguida, forneceram água numa caixa nova ou na própria caixa viveiro, durante trinta minutos. As diferenças comportamentais encontradas indicam claramente que o comportamento consumatório é afetado por variáveis ambientais. A latência para beber na caixa nova era maior e o consumo de água, menor. Apesar de a privação ser a mesma, os animais na caixa nova comportavam-se de forma agitada - exibindo intenso deslocamento, raspar e morder os cantos da caixa. Além disso, os níveis de cortisol no plasma apresentavam-se aumentados.

Às vezes efeitos de depressão do consumo são encontrados inclusive com mudanças menos drásticas. A simples mudança do recipiente em que o alimento é fornecido pode ser suficiente para inibir a manifestação de comportamentos consumatórios. Há relatos de ratos selvagens que deixam de comer por mais de vinte e quatro horas após uma mudança deste tipo (Barnett, 1958).

A própria privação poderia ser vista como uma forma de novidade, provocando aumento de ativação. No nosso experimento, no dia em que foi restabelecida a condição ad libitum,

após vinte e quatro horas de privação, a defecação foi maior no dia imediatamente anterior à privação, a despeito de não ter havido qualquer alteração significativa do consumo de alimento. Os efeitos da privação até certo ponto pareciam replicar os efeitos da mudança de caixa. No experimento mencionado de Weineberg e Wong imaginamos, de acordo com esta hipótese, que o seu grupo privado que recebia água na própria caixa viveiro poderia apresentar níveis aumentados de cortisol em comparação com um grupo não privado. Esta relação não foi encontrada. A discrepância, no entanto, não invalida necessariamente a hipótese. A privação de água aparentemente deixa o hamster menos afetado que a privação de alimento. Além disso, tomando medidas múltiplas de ativação talvez se encontrasse relação.

Na literatura, uma possível dimensão de novidade da privação é em larga medida negligenciada, com exceção, como já notamos, de Seligman (1975), que dá uma interpretação em termos de incontrolabilidade. Talvez ela entre como uma parte da explicação numa tentativa para entender a reação do hamster em condições de restrição alimentar, especialmente se este animal for muito reativo à novidade, em comparação com o rato branco.

Recuperação x Não Recuperação do Peso Perdido por Mudança de Caixa

O peso perdido por mudança de caixa não foi recuperado pelos indivíduos Adultos do EXP. 3 (Ad 4), mas foi recuperado pelos indivíduos Jovens do EXP. 4 (Jo 4).

Camargo, Silva e Otta (1983)¹ também constataram que hamsters - indivíduos adultos, com cerca de sete meses, como os do EXP. 3 - mantidos com ração ad libitum não recuperaram, depois de um mês, o peso perdido por mudança de caixa. Buscou-se, num primeiro momento, a explicação deste resultado, atípico em relação às nossas observações iniciais, no tipo de dieta fornecido. Borer e Kooi (1975) verificaram que hamsters, tendo escolha entre sementes de girassol e ração, consumiam menos de 25% da sua ingestão calórica diária da ração. Hamsters com acesso a sementes de girassol ganhavam mais peso que aqueles limitados a ra

¹ Num experimento realizado na disciplina "Treino de Pesquisa em Psicologia II", ministrada no curso de graduação em Psicologia da USP.

ção (Marks e Miller, 1972). Além disto, Silverman e Zucker (1976) encontraram ausência de aumento compensatório no consumo de alimento após privação em animais alimentados com ração, o que resultava numa elevada taxa de mortalidade. Com a adição de sementes de girassol, a taxa de mortalidade, mantido o mesmo esquema de privação, a despeito de não haver compensação comportamental, caiu muito. Podemos aplicar um raciocínio semelhante. Nossos Ss, não dispondo da solução comportamental de aumento compensatório do consumo para recuperar o peso perdido por mudança de caixa, dependeriam de mecanismos fisiológicos de ajustamento, cuja atuação seria facilitada pela adição de sementes de girassol, um alimento rico em gordura, à dieta. Ao contrário do que imaginamos, no entanto, a recuperação do peso perdido por mudança de caixa não se mostrou dependente da dieta. Os Ss do EXP. 3 tinham acesso a sementes de girassol, além de ração, e mesmo assim não conseguiram recuperar o peso perdido por mudança de caixa. A idade dos animais mostrou-se a variável importante.

Os indivíduos Jovens do EXP. 4 reproduziram os dados dos quais partimos, evidenciando o impacto da mudança de caixa, como um fator de stress, numa perda abrupta de peso, mas conseguindo recuperar a perda. Nisto eles se diferenciaram claramente dos animais Adultos do EXP. 3 e do experimento de Camargo, Silva e Otta (1983).

Comparando os EXPs. 3 e 4, considerando condições de procedimento comparável, constatou-se que de início, na primeira semana, o consumo total de alimento foi equivalente para os Jovens e para os Adultos. A partir da segunda semana, no entanto, os Jovens passaram a superar significativamente os Adultos em consumo total. Decorre, então, que o ciclo Perda de Peso - Recuperação dos primeiros, distinto do ciclo Perda de Peso - Não Recuperação dos últimos, tem uma base comportamental diferente. Mas é possível que não tenha sido a perda de peso que ativou uma estratégia comportamental de aumento no consumo de alimento. O ajustamento comportamental deve estar sob controle de um programa maturacional.

Kennedy (1969) observou que, logo após o desmame,

o consumo de ratos, por grama de peso corporal, era maior que em qualquer outro período. deCastro e Balangura (1975) também observaram que o consumo total de alimento de animais em crescimento, em relação ao peso corporal, é maior que o dos adultos, sendo as refeições também maiores.

Partindo o consumo total em seus componentes, constatou-se que a diferença entre os Jovens e os Adultos manifestou-se num dos itens da dieta mas não no outro. A quantidade de ração ingerida pelos dois grupos foi idêntica. A quantidade de girassol é que foi maior para os animais em crescimento. Decorre, então, que o ciclo Perda de Peso - Recuperação tem como base comportamental um aumento na escolha de um dos itens da dieta, as sementes de girassol que são uma fonte particularmente rica de energia.

Há toda uma linha de pesquisa que pensa preferências por dieta em termos da economia nutritiva total do organismo. Foram selecionados alguns estudos que examinam a escolha de proteínas e de carboidratos em condições variadas de necessidade nutritiva. Collier et al. (1969) observaram que ratos com acesso a rodas de atividade aumentavam a seleção de carboidratos em relação a proteínas, quando comparados a um grupo sem acesso a rodas de atividade. Em temperaturas baixas ocorria o mesmo - aumento da proporção da dieta selecionada como carboidratos, com manutenção do consumo de proteína nos níveis de controle (Leshner, Collier e Squibb, 1971). O padrão de escolha muda, no entanto, durante a gravidez e a lactação - há um aumento do consumo de proteína, com manutenção do consumo de carboidratos nos níveis de controle (Leshner, Siegel e Collier, 1972), um resultado que, aliás, já havia sido obtido por Richter e seus associados, em 1938. Quando a necessidade nutricional de proteína é seletivamente alterada, ocorrem alterações específicas na ingestão de proteína. E isto acontece até numa mosca: logo após a postura de ovos, assegurando alimento para o conjunto seguinte (Rosenzweig e Leiman, 1982).

Como os ratos que faziam um tipo de escolha de dieta, quando mantidos no frio ou com rodas de atividade, e um

tipo de escolha diferente, durante a gravidez e a lactação, o padrão de auto-seleção de dieta feito pelos nossos animais Jovens pode seguir suas necessidades de crescimento.

Ausência de Recuperação Comportamental após Privação x Recuperação do Peso Perdido por Privação

No mesmo experimento já citado acima, Camargo, Silva e Otta (1983) tinham, além de um grupo ad libitum, dois outros grupos, um deles privado no primeiro período de vinte e quatro horas que se seguiu à mudança de caixa e outro privado no segundo período de vinte e quatro horas. Depois de três semanas com alimento - apenas ração - a vontade, os animais que haviam passado pela experiência de privação ainda apresentavam peso corporal significativamente inferior ao dos não privados. Esta é uma diferença em relação ao nosso Experimento 3. Apesar de não ter havido recuperação da perda de peso provocada por mudança de caixa, depois de uma semana aproximadamente, o peso perdido por privação havia sido recuperado pelo nosso grupo privado na primeira semana. O outro grupo não se recuperou, mas provavelmente também o teria conseguido se o acompanhamento tivesse sido um pouco mais longo. O mesmo vale em relação ao EXP. 4.

Na literatura, há muitas evidências de que a ação de uma dada interferência experimental pode se manifestar ou não sobre o comportamento dependendo do tipo de dieta. Marks e Miller (1972) observaram que lesões do hipotálamo medial não produzem obesidade em hamsters alimentados com ração, mas produzem obesidade em animais também com acesso a sementes de girassol. A dependência de obesidade produzida por lesão hipotalâmica em relação à dieta também está bem documentada em ratos (Scalafani, Springer e Kluge, 1976; Teitelbaum, 1955). O mesmo vale para o comer induzido em ratos por injeções de 2-Deoxi-D-Glicose, uma droga que provoca redução da utilização celular de glicose. Wade (1983) obteve um resultado semelhante, notando que o consumo calórico de hamsters alimentados com uma dieta rica em gordura era mais sensível a alterações em temperatura ambiental que o de animais alimentados com ração. Sob 23°C, hamsters alimentados com

uma dieta rica em gordura e com ração tinham consumos calóricos similares. Quando a temperatura ambiente caiu para 4-5°C, os alimentados com a dieta rica em gordura aumentaram seu consumo e os outros não.

Nestes estudos, as interferências experimentais tiveram efeito comportamental dada uma particular opção de dieta. A interferência experimental (privação) que utilizamos, no entanto, não provocou qualquer ajustamento comportamental. O peso perdido por privação deve ter sido recuperado através de um mecansmo fisiológico de ajustamento. Este resultado está de acordo com o que se sabe na literatura, como vimos na introdução geral. Borer, Rowland, Mirow, Borer e Kelch (1979) mostraram que hams - ters acabam recuperando o peso perdido por privação, desde que a perda não tenha sido excessiva (inferior a 20%), apesar de não alterarem seu padrão de refeições e de não aumentarem seu consumo de alimento a longo prazo. O tipo de dieta disponível na fase de realimentação influencia, como vimos, o ritmo de recuperação de peso. Uma dieta rica em gordura (sementes de girassol), quando fornecida em adição a uma dieta rica em carboidratos (ração), promove uma recuperação rápida de peso em animais privados.

A nossa hipótese de que indivíduos Jovens mostrariam compensação comportamental imediatamente após privação, uma capacidade perdida por indivíduos Adultos, mostrou-se incorreta. Provavelmente não está aí a explicação para a diferença dos resultados de Simek em relação ao resto da literatura, embora seus animais de fato tivessem idade menor (1 1/2 mês) que os nossos (2 1/2 meses). Independentemente do contexto em que incidiu - um ciclo de Perda de Peso / Manutenção ou de Perda de Peso / Recuperação - a privação não provocou qualquer ajustamento comportamental. É preciso considerar, contudo, que acompanhamos os animais durante pouco tempo. Talvez alguma diferença se fizesse sentir entre indivíduos Jovens e Adultos em esquemas de privação intermitente (24 horas de privação alternadas com 24 horas de acesso a alimento), mantidos por períodos longos de tempo.

Não temos dados diretos sobre isto, mas da mesma forma que é conseguida uma recuperação da perda de peso por mu -

dança de caixa no grupo Jovem e não no Adulto, talvez a recuperação da perda produzida por privação fosse acelerada no grupo Jovem. Estávamos pensando que um mecanismo comportamental de ajustamento fosse ativado com maior ou menor dificuldade em função da idade. Pode ser que alguma coisa deste tipo valha para o ajustamento fisiológico.

De qualquer modo, este mecanismo fisiológico de ajustamento demanda algum tempo, o que torna compreensíveis os elevados índices de mortalidade encontrados por Silverman e Zucker. Num esquema em que repetidamente são alternadas 24 horas de privação e 24 horas de realimentação, não há tempo para o peso perdido ser recuperado, incidindo a privação sobre animais cada vez mais debilitados.

Programamos intencionalmente um período de privação total de alimento e examinamos seus efeitos. Mas talvez tenhamos encontrado um efeito de privação que não programamos - relativo à dieta, que nos leva a pensar a questão de fomes específicas. Os Ss do EXP. 3 foram mantidos apenas com ração durante todo o período pré-experimental. Chamou atenção a participação relativa elevada de sementes de girassol, no total de alimento consumido, logo de início, que caiu com o tempo. O animal não deveria apresentar-se mais cauteloso em relação a um alimento desconhecido?

O elevado consumo de um item novo na dieta chama especial atenção pelo fato de se tratar de indivíduos adultos. De acordo com Gray e Tardif (1979), a tendência à especialização aumenta com a idade. Estes pesquisadores ofereceram a adultos (3 meses - 1 ano) e a jovens (19 - 21 dias) de quatro espécies de camundongos - Peromyscus maniculatus blandus, Peromyscus maniculatus sonoriensis, provenientes de deserto, Peromyscus maniculatus borealis, provenientes de pradarias, e Peromyscus leucopus noveboracensis, provenientes de floresta - quatro tipos de alimentos com que não tiveram contato anterior (amendoim, girassol, milho e trigo), medindo o consumo durante seis dias. Além de uma diferença no comportamento alimentar destas subespécies (as provenientes de deserto tendiam a ser mais especialistas), indicati

vas de diferenças genéticas produzidas por pressões de seleção nos ambientes de origem, encontraram diferenças atribuíveis a um fator de desenvolvimento. Em todas as quatro subespécies, a diversidade de alimentação dos Adultos foi menor que a dos Jovens. O comportamento alimentar tornou-se mais especializado com a idade. Mas neste experimento todos os alimentos oferecidos eram novos. Falta informação sobre o que aconteceria numa situação de escolha entre alimento novo e familiar.

No nosso experimento, em que as sementes de girassol eram novas e a ração, familiar, chamou atenção o elevado consumo relativo inicial de sementes de girassol. Seria interessante ter dados refeição por refeição do consumo relativo de ração e de girassol. É possível que na primeira refeição o consumo relativo de girassol fosse baixo, em comparação com as subsequentes. Ou, então, pode haver uma tendência neofóbica em condições nutritivas adequadas, mas não em condições de déficit nutritivo. Talvez o elevado consumo inicial de girassol, nas nossas medidas de 24 horas, reflita um fenômeno de fome específica. A ração de manutenção pode ser um elemento nutritivo insuficiente, recorrendo o organismo a alimentos novos numa tentativa de superar uma condição de déficit. Nossos hamsters selecionaram predominantemente girassol de início, de modo a suprir um estado de carência e depois, com o tempo, diminuíram a escolha deste item, quando ele não era mais tão necessário.

Por que os animais privados na primeira semana, no EXP. 3, exibiram uma queda no consumo relativo de girassol, imediatamente após privação? Talvez uma explicação possa ser encontrada no fenômeno das fobias alimentares, complementar ao das fomes específicas. Seria algo assim. O animal come muito de um item novo. Em seguida é privado e experimenta uma série de sensações de desconforto físico. A interpretação do hamster pode ser: Deve ser o alimento novo que comi". Há evidências (Seligman e Hager, 1972) de que, submetidos a uma sequência Alimento Novo - Alimento Familiar - Mal Estar ou então Alimento Familiar - Alimento Novo - Mal Estar, ratos tipicamente evitam o alimento novo, independentemente da relação de contiguidade com o mal-estar.

CAPÍTULO 4
PRIVAÇÃO DE ARMAZENAMENTO

EXPERIMENTO 5: PRIVAÇÃO DE ARMAZENAMENTO

Vários tipos de relações têm sido buscadas entre o comportamento de armazenar alimento e o comportamento de comer, tentando entender seus controles e o nível de integração entre os dois sistemas. Vamos rever três tipos de estudos: (a) estudos testando a possibilidade de modulação da ingestão pelo tamanho da pilha de alimento armazenada, (b) estudos neurofisiológicos analisando o grau de sobreposição dos mecanismos de controle e (c) estudos buscando relação entre o armazenamento e estados de déficit orgânico.

Estudos testando a possibilidade de modulação da ingestão pelo tamanho da pilha de alimento armazenada

Miceli e Malsbury (1982 a) publicaram um artigo com o título "Disponibilidade de uma pilha de alimento facilita comportamento materno em hamsters fêmeas virgens". Os resultados são bastante curiosos. A oportunidade de construir e manter um depósito de alimento têm efeitos dramáticos sobre a emissão de comportamentos maternos por fêmeas virgens. Hamsters foram mantidos em caixas viveiro comuns acopladas a um tunel de quase um metro de comprimento, no final do qual encontravam alimento. Um grupo "Armazenamento" encontrava 350 gramas de ração no final do tunel, que podia coletar e transportar para a caixa viveiro. Outro grupo "Armazenamento simulado" podia ver e cheirar as pelotas através de uma grade, no final do tunel, mas não podia transportá-las para a caixa viveiro. Estes animais podiam se alimentar de um suprimento de 30-40 gramas de pelotas, colocado dentro de um comedouro. Podiam se alimentar roendo alimento através do comedouro. Depois de cinco dias nestas condições foram iniciados testes de comportamento materno, colocando três filhotes de 0-4 dias num canto oposto ao ninho. Os testes foram continuados até ser atingido um critério de três filhotes recolhidos em dias consecutivos. As fêmeas testadas sob condições que admitiam armazenamento exibiam mais respostas positivas (aproximar-se, farejar, recolher para o ninho, agachar-se sobre os filhotes) e menos canibalismo.

Num segundo experimento, Miceli e Malsbury (1982 b) replicaram este resultado e estenderam suas conclusões para fêmeas lactantes. As fêmeas que podiam armazenar criaram ninhadas excepcionalmente grandes. No final de quinze dias de amamentação, o tamanho médio da ninhada dos animais que podiam armazenar era consideravelmente maior - da ordem de 14 filhotes - que o tamanho médio da ninhada daqueles que não podiam armazenar - da ordem de 4 filhotes - e também maior que costuma ser referido na literatura (Day e Galef, 1977; Marques, Malsbury e Daood, 1979). Não fizemos registros sistemáticos, mas seguramente é maior que as ninhadas obtidas em nosso laboratório. Aparentemente, Miceli e Malsbury (1982 a, b) haviam confirmado uma idéia já sugerida por Day e Galef (1977) - a idéia de que o canibalismo em relação a filhotes, típico de hamsters fêmeas durante um período crítico logo após o parto, é ajustado em função do suprimento de alimento. Miceli e Malsbury (1982 b) também mostraram que a oportunidade de armazenar alimento reduziu o canibalismo provocado por lesão de áreas do hipotálamo. Segundo os autores, esta é a primeira demonstração de que uma variável situacional ou ecológica pode amenizar os efeitos de lesões hipotalâmicas sobre comportamento maternal.

Nos estudos de Miceli e Malsbury (1982 a, b) não é feita nenhuma comparação do consumo de alimento pelos grupos "Armazenamento" e "Armazenamento simulado". Os dois grupos diferem quanto ao esforço que têm de dispender para comer. Quando se vê um animal roendo alimento de um comedouro tem-se pelo menos a impressão de que o esforço dispendido para comer é maior que o necessário se o alimento fosse colocado diretamente acessível dentro da caixa viveiro. Além disso, pode ser diferente comer de um alimento que está perto que comer de um alimento que está mais distante. Talvez tenha algum sentido considerar esta variável como uma variável confundida nos seus experimentos. A demonstração seria mais forte se o esforço estivesse equiparado.

A objeção ganha sentido se considerarmos a seguinte referência de Miceli e Malsbury (1982 b) - "a oportunidade para armazenar alimento normalmente facilita o ganho de peso (p.

862)". Os animais com oportunidade para armazenar apresentavam peso corporal mais elevado em comparação com aqueles sem esta oportunidade. Uma interpretação simples é supor que, sob condições em que a ingestão de alimento está associada a um custo elevado, o hamster tem dificuldade para regular o peso corporal, apresentando-se mais predisposto a exibir canibalismo. Miceli e Malsbury, no entanto, não discutem esta possibilidade, considerando seus resultados sugestivos de um processo mais interessante. Consideram que hamsters enfrentam períodos cíclicos de disponibilidade de alimento nos seus habitats naturais. Parece-lhes razoável supor que estes animais, nestas circunstâncias, tenham desenvolvido um mecanismo de ajustamento do consumo de alimento e do peso corporal de acordo com a disponibilidade de alimento. Dizem textualmente, "isto pode se traduzir numa redução do consumo de alimento pelos animais na condição "Armazenamento simulado", de tal modo a criar depósitos de alimento (1982 b, p. 864)". Mencionam que já está em andamento, no seu laboratório, um experimento para medir o consumo de alimento em função da condição de armazenamento para testar diretamente esta idéia.

Mas o experimento foi realizado com resultados negativos por Silverman e Zucker (1976). Nos seus experimentos sobre compensação a longo prazo após privação, Silverman e Zucker tipicamente forneciam 25-30 gramas de pelotas durante a fase de realimentação. Em virtude de uma referência a comportamento de auto-acionamento no roedor cricetídeo Oxymycterus rutilus (Vilchez e Llanos, 1971) foram levados a examinar a idéia de que os hamsters poderiam estar comendo pequenas quantidades de alimento numa tentativa de conservar sua pilha de alimento. Uma variável situacional ou ecológica estaria impedindo a manifestação mais completa de uma tendência compensatória. De fato parece muito pouco plausível que o animal se auto-prive, a ponto de ter sua própria sobrevivência seriamente ameaçada, de tal modo a garantir a sobrevivência da pilha de alimento. De qualquer modo, o teste experimental foi realizado. Silverman e Zucker ofereceram a hamsters, que haviam sido submetidos a privação, uma quantidade grande de alimento - 300 gramas - que deveria inibir o supos-

to comportamento de auto-acionamento e permitir a compensação. Forneceram 300 gramas de alimento a cada um de cinco hamsters durante períodos de doze horas de escuro que eram intercalados com períodos de doze horas de luz, em que não havia alimento. O ritmo de perda de peso destes animais foi equivalente ao dos que receberam apenas 25-30 gramas de ração. A ausência de compensação persistiu a despeito do aumento no tamanho da pilha de alimento disponível na caixa viveiro.

Apesar dos problemas de interpretação existentes no caso do resultado positivo (Miceli e Malsbury, 1982 a, b) e do resultado negativo de Silverman e Zucker (1976), no entanto, a idéia de chamar atenção para a importância de variáveis situacionais ou ecológicas parece uma idéia interessante. A quantidade de alimento fornecida, acima de um certo mínimo, não constitui um fator de influencia do consumo. Mas talvez este referencial seja usado para ajustar a atividade de armazenameto.

Estudos neurofisiológicos analisando o grau de sobreposição dos mecanismos de controle

Há dados neurofisiológicos indicando relação entre comer e armazenar. A estimulação elétrica de áreas hipotalâmicas que promovem comer pode elicir intenso comportamento de armazenamento em ratos saciados. O comportamento é semelhante ao produzido por escassez de alimento a longo prazo.

Herberg e Blundell (1967) tinham ratos com eletrodos permanentemente implantados no hipotálamo lateral, testados sob privação de alimento por 16 horas, em condições de saciação e em condições de saciação + estimulação hipotalâmica. O armazenamento era aproximadamente cinco vezes maior sob privação, associada a perda de 5-7% do peso, que sob saciação. Na condição de saciação, os animais em que a estimulação hipotalâmica não provocava comer também não armazenavam. Já naqueles em que provocava comer levou a níveis de armazenamento tão elevados quanto em condições de privação, sendo o armazenamento claramente orientado para alimento, o que era testado oferecendo pelotas de alimento e blocos de madeira.

No estudo descrito acima, os autores consideram os resultados compatíveis com a hipótese de depleção, segundo a qual o armazenamento é produzido por um mecanismo envolvido na regulação de peso corporal (Morgan et al., 1943; Wolfe, 1939). Esboçam um modelo de controle segundo o qual o hipotálamo lateral responderia a demandas metabólicas do corpo, sendo responsável pela ingestão de alimento. A interrupção da ingestão dependeria de um controle a curto prazo exercido pelo núcleo ventromedial do hipotálamo. O hipotálamo lateral seria responsável também pela motivação de armazenar, independentemente da atividade do núcleo ventro-medial. O armazenamento de alimento seria organizado por um mecanismo hipotalâmico sensível aos efeitos de déficit nutritivo a longo prazo, não estando sujeito às inibições a curto prazo que afetam o comer. Por este modelo, o núcleo ventro-medial atuaria sobre certas vias eferentes do hipotálamo lateral, mas não sobre o hipotálamo lateral como um todo.

Estudos buscando relação entre armazenamento e estados de déficit orgânico

Estes estudos já foram revistos na introdução geral. Vamos então apenas rapidamente rever a idéia central.

Constatou-se, já na década de 40, que ratos de laboratório não armazenavam alimento continuamente disponível, mas começavam a armazenar quando colocados em esquemas de privação intermitente durante alguns dias, independentemente de terem comido ou não antes do teste (Wolfe, 1939; Morgan, Stellar e Johnson, 1943). Daí surgiu a hipótese de depleção que atribui o armazenamento aos efeitos cumulativos da privação de alimento.

Os resultados existentes com o hamster na literatura são em pequeno número, mas não se ajustam bem à hipótese de déficit. O mesmo ocorre com os resultados dos EXPs. 1 e 2. Isto nos levou a pensar em mecanismos de controle diferentes para o armazenamento nesta espécie.

Hipótese de desvinculação do armazenamento de alimento de estados de carência orgânica no hamster

Talvez no hamster os controles dos comportamentos

de comer e de armazenar alimento não tenham o mesmo grau de vinculação que parecem ter no rato. O EXP. 2 mostrou que o comportamento de comer era guiado por uma avaliação do estado de carência orgânica, uma vez que era intensificado por privação em medidas tomadas a curto prazo. Já o armazenamento de alimento não exibiu a mesma intensificação, seja em medidas tomadas a curto prazo, seja em medidas tomadas a longo prazo. Aparentemente, o armazenamento não estava sob controle dos mesmos mecanismos que o comer.

A primeira vista, parece pouco plausível vincular o comer ao armazenamento, como fizeram Miceli e Malsbury (1982 a, b), numa tentativa de chamar atenção para a importância de variáveis situacionais ou ecológicas. O hamster não parece modular seu comportamento de comer pelo tamanho dos depósitos de alimento que conseguiu acumular, mas talvez module seu comportamento de armazenar em função de oscilações na disponibilidade de alimento no ambiente.

O EXP. 5 surgiu a partir desta idéia. Tenta reproduzir, numa escala de tempo reduzida, flutuações sazonais em disponibilidade de alimento. Um período de abundância foi seguido por um período de escassez - em que o alimento era apenas suficiente para garantir o consumo, de modo a excluir déficit orgânico - e depois novamente por um período de abundância. O objetivo era verificar um possível controle do armazenamento pelo estado de disponibilidade de alimento no ambiente, desvinculado de qualquer carência orgânica.

MÉTODO

Sujeitos

Foram testados doze hamsters dourados machos, com aproximadamente noventa dias, pesando 85-106 gramas no início do experimento. Os animais eram provenientes de criação mantida no biotério do Dep. de Psicologia Experimental (USP).

Equipamento

Das caixas coletivas em que eram mantidos no biotério, os animais foram transferidos para caixas individuais no início do experimento. Foram utilizadas as mesmas caixas utilizadas nos EXPs. 1 e 2, compostas por um ambiente de 50 x 31 x 29 cm, onde se encontrava um bebedouro permanentemente acessível e onde se colocava alimento novo diariamente e também, no início do experimento, material de ninho (50 tiras de papel toalha de 2,5 x 10 cm). Este ambiente ligava-se por uma pequena abertura circular (6 cm de diâmetro) a outro menor de 19 x 16 x 13 cm (compartimento de ninho), podendo o animal transitar livremente por ambos durante todo o tempo.

Para pesagem dos animais utilizou-se uma balança Filizola, que permitia aproximação de 1 grama, e para pesagem do alimento, uma balança Record, que permitia aproximação de 0,1 grama.

Procedimento

Nas caixas coletivas de biotério, em que eram mantidos em grupos de mesmo sexo, desde o desmame, os animais foram mantidos apenas com ração, de tal modo que as sementes de girassol encontradas nas caixas individuais, no início do experimento, constituíam um item novo na dieta.

A permanência nas caixas individuais foi de quatro semanas. O procedimento consistia em retirar diariamente o alimento armazenado no compartimento de ninho e o que restava na área maior.

O grupo controle encontrava diariamente¹ 300 gramas de sementes e uma pelota de ração na área maior da caixa viveiro (condição MUITO ALIMENTO). O grupo experimental foi testado na condição MUITO ALIMENTO durante as semanas 1, 2 e 4. Durante a terceira semana, recebia diariamente apenas 10 gramas de sementes e uma pelota de ração (condição POUCO ALIMENTO). Du

¹ Com exceção de sábado e domingo.

rante esta semana, os hamsters, portanto, podiam construir e reter uma pilha de alimento muito menor nos seus compartimentos de ninho. O interesse era saber se a disponibilidade de uma pilha pequena de alimento, para animais acostumados com pilhas grandes, afetaria sua disposição para armazenar.

Testamos ainda um modo alternativo de privação de armazenamento após o completamento do período de quatro semanas dos animais de controle na condição MUITO ALIMENTO. O período de teste durou duas semanas. Em cada uma destas duas semanas, no primeiro, segundo, quarto e quinto período de 24 horas os animais encontravam 300 gramas de sementes na área maior da caixa viveiro. No terceiro período de vinte e quatro horas não encontravam qualquer alimento nesta área, mas encontravam uma pilha pequena (10 gramas) ou grande (300 gramas) de sementes no compartimento de ninho. Metade dos animais foi testada com a pilha pequena na primeira semana e metade com a pilha grande, invertendo-se a condição de teste na semana seguinte.

RESULTADOS

Armazenamento de alimento no grupo controle

Calculou-se, para cada animal, a quantidade total de sementes no compartimento de ninho. Este total incluía sementes com casca íntegra, sementes totalmente descascadas, sementes parcialmente descascadas e cascas.

Um aspecto característico do armazenamento no grupo controle é a variabilidade que se manifesta tanto entre sujeitos como no desempenho de um mesmo sujeito. Isto fica claro examinando a Figura 5.1 que apresenta os dados individuais dia-a-dia.

Os níveis gerais mais baixos de armazenamento foram apresentados por A69 e A70. Níveis intermediários foram apresentados por A71 e A72. Os níveis mais elevados foram atingidos por A67 e A68. Embora se consiga determinar um padrão mais frequente de armazenamento para cada indivíduo, este padrão só pode ser determinado a grosso modo, dada a variabilidade que também

Figura 5.1 Quantidade de sementes (gramas) acumuladas no compartimento de ninho por cada um dos animais de controle, nos sucessivos dias de teste.

caracteriza o desempenho intra-sujeito.

Algum aspecto de ordem pode ser encontrado nas alterações dos níveis de armazenamento ao longo dos sucessivos dias de teste. Para todos os animais, sem exceção, os níveis de armazenamento mais discrepantes foram registrados imediatamente após a transferência para as caixas viveiro individuais (Tabela 5.1). A primeira medida aparece como resultado mais discrepante com probabilidade evidentemente superior ao acaso. Só se pode falar em resultado mais discrepante, já que esta primeira medida (2º dia= primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro individual) foi a mais alta de todas - tomando-se como critério o padrão de cada sujeito - para metade dos animais e a mais baixa para a outra metade.

Se considerarmos não mais a primeira medida em relação às subseqüentes, mas as várias semanas de teste, vamos verificar, examinando a diferença entre os valores extremos de armazenamento para cada semana, que a maior diferença ocorreu na primeira semana para quatro de seis animais e que a menor diferença ocorreu na quarta semana para quatro dos seis animais. A variabilidade de desempenho diminuiu no decorrer dos testes sucessivos.

TABELA 5.1

Dias em que foram registrados os níveis mais discrepantes de armazenamento - mais alto e mais baixo - para cada um dos animais do grupo controle.

Animal	Nível mais alto	Nível mais baixo
67	2º	11º
68	23º	2º
69	2º	10º
70	23º	2º
71	2º	9º
72	16º	2º

Armazenamento de alimento no grupo experimental

Comparando-se, para o grupo experimental, o total armazenado na condição MUITO, imediatamente antes (última medida tomada na segunda semana de teste) e imediatamente depois da experiência na condição POUCO (primeira medida tomada na quarta semana de teste) constatou-se uma tendência no sentido de efeito desta experiência ($t = 1,68$, $p < 0,10$). A quantidade média de sementes armazenadas depois da experiência de escassez de alimento apresentou-se aumentada (Figura 5.2).

Figura 5.2 Quantidade média de sementes armazenadas pelo grupo experimental, em vinte e quatro horas, imediatamente antes e depois de uma experiência de escassez de alimento.

O efeito potenciador da experiência de escassez de alimento sobre o armazenamento foi desaparecendo com o passar dos dias, mantendo-se a condição MUITO (Figura 5.3). A quantidade de sementes acumuladas no compartimento de ninho pelos animais experimentais tendeu a ser menor dois ($t = 1,70$, $p < 0,10$) ou três dias ($t = 1,67$, $p < 0,10$) após a experiência de escassez de ali -

mento que imediatamente após.

Figura 5.3 Quantidade média de sementes armazenadas pelo grupo experimental em cada um dos quatro dias que se seguiram à experiência de escassez de alimento.

Se compararmos o último dia na condição MUITO, imediatamente antes da experiência POUCO, com o primeiro dia imediatamente após esta experiência, animal por animal, vamos verificar que a intensificação do armazenamento manifestou-se em quatro dos seis animais - A62, A63, A64 e A65 (Figura 5.4). O efeito foi especialmente marcado em A62 cujo nível de desempenho de linha de base era bastante baixo. Um efeito mais tardio de intensificação do armazenamento foi encontrado em A61. Dos animais que manifestaram o efeito imediato, em dois - A62 e A63 - ocorreu desvanecimento do efeito já na segunda medida tomada após o restabelecimento da condição MUITO. Nos dois restantes - A64 e A65 - este desvanecimento demorou um pouco mais, só ocorrendo na terceira medida tomada após o restabelecimento da condição MUITO.

A primeira vista, os resultados são pelo menos sugestivos do efeito esperado. No entanto, um exame mais detalhado da Figura 5.4 coloca um problema. Apesar de o trabalho todo ter

se desenvolvido durante um mês, com uma fase de adaptação longa antes da introdução da manipulação experimental (duas semanas), o desempenho não se apresentava estável. Se o desempenho fosse estável e consistentemente inferior ao nível atingido imediatamente após uma experiência de escassez de alimento, com retorno ao nível inicial com o prosseguimento dos testes, restabelecidas as condições vigentes antes da mudança, haveria pouca dúvida em afirmar a existência do fenômeno esperado, mesmo com base em tendências da ordem de $p < 0,10$. Mas não se tinha estabilidade em desempenho intra-sujeito. Aparentemente entre sujeitos havia um sentido na variação que colocava em risco a conclusão. Chamamos a tendência encontrada "fenômeno do fim-de-semana". Para todos os animais, com exceção de um, os valores na primeira medida tomada na segunda semana (dia 9) eram superiores aos valores da última medida tomada na primeira semana (dia 5). Destes, quatro exibiram níveis menores de armazenamento na última medida da segunda semana que na primeira medida desta semana. Submetendo os dados a teste estatístico, constatou-se aumento significativo do armazenamento do final da primeira semana de teste para o início da segunda ($t = 2,43$, $p < 0,05$). Além do mais, o efeito manifestou-se na ordem de $p < 0,05$. A comparação início da segunda semana x fim da segunda semana, no entanto, não revelou uma diferença estatisticamente significativa ($t = 0,68$, $p > 0,05$) e nem mesmo uma tendência.

Voltando ao grupo controle

Fizemos para o grupo experimental a comparação do nível de armazenamento imediatamente após a experiência na condição POUCO, restabelecida a condição MUITO, com o nível de armazenamento imediatamente anterior a esta experiência. A Figura 5.5 mostra os valores médios de armazenamento para os períodos correspondentes no grupo controle. Submetendo os dados a teste estatístico, constatou-se que a diferença era significativa ($t = 2,41$, $p < 0,05$). É preciso lembrar que, enquanto no grupo experimental só se encontrou uma tendência a $p < 0,10$, no grupo controle a significância manifestou-se a nível de $p < 0,05$.

Figura 5.4 Quanti-
dade de sementes
(gramas) acumuladas
no compartimento de
ninho por cada um
dos animais experi-
mentais, nos sucessi-
vos dias de teste.

Figura 5.5 Quantidade média de sementes armazenadas pelo grupo controle, em vinte e quatro horas, no período de tempo correspondente ao "antes" e "depois" da experiência de escassez de alimento no grupo experimental.

No grupo experimental, o efeito de intensificação do armazenamento no início da quarta semana, associado à transição POUCO → MUITO, tendeu a desaparecer no decorrer dos testes sucessivos nesta semana, mantida a condição MUITO. No grupo controle, não se encontrou qualquer tendência desta natureza. Não houve diferença significativa entre o nível de armazenamento no primeiro teste da quarta semana e o nível de armazenamento no último teste desta semana ($t = 0,95$, $p > 0,05$).

Alterações em peso corporal ao longo do período de teste

Foram encontradas alterações em peso corporal ao longo do período de teste inteiramente consistentes com as já constatadas nos experimentos anteriores. Os dados absolutos de peso foram transformados em dados percentuais. Foram calculadas diferenças percentuais em relação ao peso inicial, no momento da

colocação de um animal numa caixa viveiro individual. Estes dados foram utilizados a título de ilustração do ciclo auto-produzido de PERDA DE PESO - RECUPERAÇÃO, no capítulo 2, na introdução do Experimento 3 (Figura 3.1, p.).

O fenômeno básico de perda de peso com a colocação na caixa viveiro individual apareceu em todos os animais. Apareceram variações individuais na magnitude da perda, mas alguma perda ocorreu em todos sem exceção. Ao final de quatro semanas de teste, dez sujeitos haviam recuperado o peso corporal inicial, mas dois ainda se apresentavam abaixo.

Aparentemente, a perda proporcional de peso estava relacionada ao peso corporal inicial. Tínhamos seis animais com peso inicial na faixa entre 85 e 89 gramas, quatro na faixa entre 95 e 99 gramas e dois com 105 e 106 gramas, respectivamente.

A perda inicial média, da primeira para a segunda medida, para os animais de 85-99 gramas, foi 4,4%, enquanto para aqueles de 95-99 gramas foi 6,7%. Não houve nenhuma sobreposição; todos os valores para os primeiros, com variação de 3,4 a 5,4%, colocaram-se abaixo dos valores para os últimos, que exibiram variação dentre 6,1 e 7,4%.

A média da perda máxima exibida durante o período de teste também foi menor entre os animais de peso inicial mais baixo. Foi 6,3% para aqueles de 85-89 gramas e 9,0% para aqueles de 95-99 gramas. Neste caso ocorreu alguma sobreposição entre os dois grupos, com variação de 4,5 a 7,9% para o primeiro e de 7,1 a 11,6% para o segundo.

Dos dois animais mais pesados de partida, um exibiu perda inicial de 4,7% e o outro de 6,7%. O que exibiu menor perda inicial também apresentou perda máxima relativamente baixa - 5,7% - mas o que exibiu a perda inicial maior, chegou a atingir perda máxima de 13,3%.

Apesar da variabilidade nos tempos de recuperação, alguma tendência pode ser apontada. Dos dois animais de maior peso inicial, nenhum conseguiu recuperar as perdas sofridas. Para aqueles de peso inicial intermediário, a recuperação demorou de 11 a 24 dias. Entre os de menor peso inicial, o tempo de recupera

ção variou entre 8 e 15 dias.

Descascamento como uma medida comportamental alternativa dos efeitos da privação de armazenamento

Pretendíamos efetuar uma privação de armazenam~~en~~to e para isto, depois de um período de vários dias com alimento em abundância na área maior da caixa viveiro, submetemos nossos animais a um período com pouco alimento também colocado na área maior da caixa viveiro. Este período de POUCO ALIMENTO poderia representar várias coisas do ponto de vista do animal - (a) menos alimento que o habitual fora do compartimento de ninho, (b) menos alimento que o habitual dentro do compartimento de ninho, (c) menor oportunidade para executar comportamentos de coleta fo~~r~~a do compartimento de ninho e efetuar transporte para esta região, (d) menor oportunidade para executar outros comportamentos dirigidos a sementes, principalmente no compartimento de ninho, como o descascamento.

Para o grupo experimental tínhamos medidas dia-a-dia para cada animal da quantidade de sementes descascadas total e parcialmente, no compartimento de ninho e na área maior da caixa viveiro. O descascamento poderia ser uma medida alternativa para avaliar os efeitos da manipulação experimental, em condições em que uma medida global de armazenamento mostrou-se insensível. É aconselhável usar medidas múltiplas de desempenho em estudos comportamentais e não é incomum encontrar descrições algo diferentes de um fenômeno através de diferentes medidas (Miller, 1959; Teitelbaum, 1966).

A Figura 5.6 mostra a quantidade total de sementes descascadas total e parcialmente, no compartimento de ninho e na área maior da caixa viveiro, para cada animal do grupo experimental ao longo dos testes sucessivos. No primeiro dia imediatamente depois de um período com POUCO ALIMENTO apenas um animal descascou uma quantidade maior de sementes que no dia imediatamente anterior a esta experiência. Não há necessidade de aplicar nenhum teste estatístico para afirmar que o descascamento não sofreu privação.

Figura 5.6 Quantidade total de sementes descascadas total ou parcialmente (gramas) no compartimento de ninho ou na área maior da caixa viveiro.

É inútil procurar um efeito de potenciação do comportamento de descascar pela experiência de escassez de alimento. Se em relação ao total armazenado no compartimento de ninho havia razão para dúvida, aqui os resultados são claros em apontar ausência de efeito. Mas talvez haja outras características dos resultados que mereçam ser destacadas.

Um aspecto que parece interessante é o desempenho dos animais no início da primeira semana de teste. Cinco de seis animais exibiram maior atividade de descascamento no primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro que no segundo período de vinte e quatro horas. É exatamente neste primeiro período que ocorre a maior perda proporcional de peso. Isto significa que o animal se comporta intensamente em relação a alimento num período de consumo total rebaixado. Se voltarmos à Figura 5.3 vamos verificar que, para cinco de seis animais, o total armazenado no compartimento de ninho também foi maior no primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro que no segundo. Parece que o animal come pouco, mas transporta bastante alimento que escolheu para dormir e descasca bastante deste alimento.

Conseqüências do modo alternativo de produzir privação de armazenamento

O grupo controle passou por mais duas semanas de teste em que se examinou um modo alternativo de produzir privação de armazenamento. Uma pilha pequena (10 gramas) ou grande (300 gramas) de sementes de girassol era colocada diretamente dentro do compartimento de ninho por um período de vinte e quatro horas, examinando-se os efeitos sobre o armazenamento de alimento colocado como habitualmente na área maior da caixa viveiro, no período subsequente de vinte e quatro horas.

A Figura 5.7 mostra a quantidade de sementes armazenadas após um período de vinte e quatro horas com uma pilha pequena ou grande de sementes no compartimento de ninho para cada um de seis animais. Para metade, o armazenamento foi maior após contato com uma pilha pequena (A67, A68 e A71), mas para metade ocorreu o contrário. Uma pilha pequena de sementes no comparti -

É inútil procurar um efeito de potenciação do comportamento de descascar pela experiência de escassez de alimento. Se em relação ao total armazenado no compartimento de ninho havia razão para dúvida, aqui os resultados são claros em apontar ausência de efeito. Mas talvez haja outras características dos resultados que mereçam ser destacadas.

Um aspecto que parece interessante é o desempenho dos animais no início da primeira semana de teste. Cinco de seis animais exibiram maior atividade de descascamento no primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro que no segundo período de vinte e quatro horas. É exatamente neste primeiro período que ocorre a maior perda proporcional de peso. Isto significa que o animal se comporta intensamente em relação a alimento num período de consumo total rebaixado. Se voltarmos à Figura 5.3 vamos verificar que, para cinco de seis animais, o total armazenado no compartimento de ninho também foi maior no primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro que no segundo. Parece que o animal come pouco, mas transporta bastante alimento que escolheu para dormir e descasca bastante deste alimento.

Conseqüências do modo alternativo de produzir privação de armazenamento

O grupo controle passou por mais duas semanas de teste em que se examinou um modo alternativo de produzir privação de armazenamento. Uma pilha pequena (10 gramas) ou grande (300 gramas) de sementes de girassol era colocada diretamente dentro do compartimento de ninho por um período de vinte e quatro horas, examinando-se os efeitos sobre o armazenamento de alimento colocado como habitualmente na área maior da caixa viveiro, no período subsequente de vinte e quatro horas.

A Figura 5.7 mostra a quantidade de sementes armazenadas após um período de vinte e quatro horas com uma pilha pequena ou grande de sementes no compartimento de ninho para cada um de seis animais. Para metade, o armazenamento foi maior após contato com uma pilha pequena (A67, A68 e A71), mas para metade ocorreu o contrário. Uma pilha pequena de sementes no comparti -

Figura 5.7 Quantidade (em gramas) de sementes armazenadas após um período de vinte e quatro horas com uma pilha pequena (10 gramas) ou grande (300 gramas) de sementes no compartimento de ninho, por cada um dos seis animais.

mento de ninho, portanto, não representou privação.

As duas condições pilha pequena e pilha grande no compartimento de ninho tinham um aspecto comum. Nas duas condições não havia qualquer alimento na área maior da caixa viveiro.

A Tabela 5.2 mostra a quantidade de sementes, em gramas, armazenada no dia anterior e no dia posterior à experiência com pilha grande ou com pilha pequena no compartimento de ninho. A ausência total de alimento na área maior da caixa viveiro - independentemente da quantidade existente no compartimento de ninho - estava associada a aumento de armazenamento em metade das medidas tomadas e a decréscimo, em metade.

TABELA 5.2

Quantidade (em gramas) de sementes armazenadas no dia anterior e no dia posterior à experiência com pilha grande ou com pilha pequena no compartimento de ninho.

Animal	Pilha pequena (10g)		Pilha grande (300g)	
	Antes	Depois	Antes	Depois
A67	146,3	238,6	272,5	180,1
A68	193,6	293,0	228,6	227,1
A69	125,2	108,8	128,2	112,7
A70	149,5	127,4	92,3	161,8
A71	278,7	294,8	117,3	160,8
A72	100,8	128,7	197,7	187,8

Aparentemente a atividade de acumular alimento depende apenas das condições imediatas de estimulação. O animal não vai ficar mais ou menos disposto à coleta pelo fato de ter tido muito ou pouco alimento no seu compartimento de ninho ou pelo fato de ter encontrado abundância ou escassez de alimento na área externa.

DISCUSSÃO

Ponto de partida: vinculação do armazenamento de alimento a estados de carência orgânica no hamster

Começamos nosso trabalho especulando sobre possíveis relações entre o comportamento de armazenar alimento do hamster dourado - um traço característico desta espécie, que a torna uma verdadeira praga para fazendeiros e ao qual deve seu nome popular - com o seu comportamento alimentar atípico em condições de restrição alimentar em laboratório.

Considera-se que o próprio ritmo de alimentação do rato constitui um ciclo de privação-compensação (Le Magnen, Devos, Caudillière, Louis-Silvestre e Tallon, 1973; Panksepp, 1973). O rato praticamente não armazena comida na sua toca (Boice, 1977). Come predominantemente à noite, durante seu período de maior atividade. Comparativamente, hamsters comem bastante durante o dia, num período também de baixa atividade. É possível que na natureza eles comam dos depósitos que têm armazenados, sem saírem das tocas. Estes depósitos eliminariam a necessidade de se engajarem num ciclo diário de auto-privação e compensação (Silverman, 1978).

Submetidos a privação forçada no laboratório, hamsters não comem mais - não teriam desenvolvido mecanismos para isto e pelo fato de armazenarem a falta destes mecanismos não seria fatal em condições normais - mas poderiam armazenar mais. O armazenamento seria controlado pelo estado fisiológico do organismo, sendo intensificado em condições de carência. Estávamos pensando que a compensação por aumento do consumo de alimento, após períodos de privação, seria limitada pela ação de fatores inibitórios pós-ingestivos. Mas o armazenamento estaria livre destas inibições e, dada uma caixa (toca) de dimensões razoáveis, haveria espaço para intensificação do comportamento. O hamster poderia não conseguir armazenar gordura dentro do seu corpo e, mais tarde, quando necessário, transformar esta gordura em energia, mas poderia conseguir armazenar alimento dentro da sua toca.

No EXP. 1, a perda percentual média de peso foi

7,9% para os machos e 12,0% para as fêmeas, e no EXP. 2 foi 10,3% para os machos e 11,3% para as fêmeas. Apesar desta perda de peso, não se encontrou intensificação do armazenamento em função de privação, quer a curto, quer a longo prazo. Herberg e Blundell (1967) encontraram intensificação do armazenamento em ratos por níveis de privação associados a perda de peso da ordem de 5-7% e Herberg e Stephens (1977) por perda de peso da ordem de 10%.

O efeito deveria ter aparecido, sendo verdadeira a hipótese de déficit. Pode-se argumentar que o efeito apareceria com privações maiores. Uma idéia é colocar os animais em esquemas de alimentação como os utilizados por Silverman e Zucker (1976), durante bastante tempo - por exemplo, com alternância de períodos de vinte e quatro horas com acesso a alimento e períodos de vinte e quatro horas sem acesso. É sabido que o rato torna-se mais eficiente em compensar comendo mais, quando têm experiência continuada num esquema de alimentação intermitente. Talvez o hamster se torne mais eficiente em armazenar mais nestas condições. Paramos nossos experimentos muito cedo, de tal modo que não conseguimos detectar qualquer efeito. Talvez alguma tendência seja encontrada nestas condições, mas é bom lembrar que não daria mesmo para prolongar o experimento durante muito tempo porque a taxa de mortalidade é elevada neste tipo de esquema.

Alteração da hipótese: vinculação do armazenamento de alimento a uma avaliação das condições de disponibilidade de alimento no ambiente pelo hamster

Em vez de tentarmos salvar a hipótese de déficit orgânico para explicar o armazenamento de alimento pelo hamster, começamos a considerar a possibilidade de descartá-la. As soluções desenvolvidas nesta espécie, em termos dos mecanismos que controlam o armazenamento, não precisam ser necessariamente as mesmas a que chegou o rato.

Imaginamos um modelo alternativo em que o armazenamento dependeria de uma avaliação pelo animal das condições de disponibilidade de alimento no seu ambiente. O comportamento seria controlado pela frequência com que o animal encontrasse ali-

mento no seu ambiente, sendo intensificado em condições de escassez.

Novamente estavam fazendo um raciocínio em termos de privação - compensação, depleção - repleção, só que, em vez de o hamster mensurar a quantidade de comida no seu estômago ou as reservas do seu organismo, estaria mensurando a quantidade de comida no seu ambiente. Em condições de fartura, ele se tornaria algo relaxado e em condições de escassez, muito ativo. Fantino e Cabanac (1980) formularam um modelo matemático simples para descrever o armazenamento do rato, baseado em parâmetros de peso corporal. Estávamos pensando de modo essencialmente semelhante, mas colocando parâmetros ambientais em lugar do peso.

O delineamento do EXP. 5 se encaixa dentro deste tipo de raciocínio. Depois de um período de fartura de duas semanas, foi programado um período de escassez, em que os hamsters encontravam apenas um pouco mais alimento que o necessário para comer e novamente um período de fartura de uma semana.

Os resultados de forma geral foram negativos. Pode-se dizer, no entanto, que foram resultados negativos de um tipo especialmente incômodo. Quando os dados são francamente incompatíveis com uma formulação teórica não há motivo para dúvida - uma reformulação se impõe. No nosso caso, alguns animais do grupo experimental se comportaram exatamente como deveriam ter feito pelo modelo. Foi necessário testar um grupo controle, em condições de fartura durante quatro semanas, para verificar que a alteração produzida pela manipulação experimental não excedeu a variabilidade já existente na ausência de qualquer manipulação.

Nova alteração da hipótese: o armazenamento de alimento como um comportamento sem medida

O resultado negativo é incômodo porque fica a suspeita de que a manipulação experimental não produziu efeito por características dos parâmetros escolhidos. Alterando-se estes parâmetros - aumentando a quantidade de alimento na condição MUITO, diminuindo a quantidade na condição POUCO, aumentando o tempo na condição MUITO e assim por diante - o efeito teria aparecido. É

necessário, contudo, considerar pelo menos a possibilidade de que o resultado negativo seja indicação de mecanismos diferentes daqueles que estávamos pensando inicialmente.

Consideramos inadequado vincular o armazenamento de alimento a uma mensuração do déficit orgânico pelo animal. Modificamos nossa hipótese, substituindo um tipo de mensuração por outro. O animal faria uma avaliação das flutuações sazonais de alimento no seu ambiente e ajustaria seu comportamento por esta avaliação. Mas o raciocínio, substituído o tipo de mensuração, era essencialmente o mesmo. Não conseguimos nos libertar da hipótese de déficit. O que o resultado negativo pode estar indicando é a inadequação deste modelo de pensamento. Talvez estivéssemos pensando num animal muito complicado. Um mecanismo mais simples do tipo "armazene", sem oscilações programadas, pode ser o mais eficiente para garantir o acúmulo de depósitos grandes de alimento, em condições externas propícias, permitindo ao animal sobreviver quando as condições se tornam hostis. Fenômenos de "relação - depressão" poderiam tornar o sistema menos eficiente.

Aliás, o resultado negativo de certo modo já poderia ser antecipado pelos resultados dos EXPs. 1 e 2. Nestes experimentos, a privação total de alimento não resultou em aumento do armazenamento. Os animais não só estavam num estado de déficit orgânico, como também estavam privados de armazenamento. O EXP. 5 teria mais sentido dado um resultado positivo de intensificação do armazenamento nestes dois experimentos anteriores porque ele viria resolver uma ambiguidade. Suponhamos que no EXP. 2 os animais tivessem comido mais e armazenado mais sob 24 horas que sob 0 horas de privação. O resultado sem dúvida seria compatível com a hipótese de déficit, mas ainda haveria a possibilidade de o armazenamento estar sob controle de mecanismos distintos do comer. O animal poderia estar (a) comendo mais por uma avaliação de desequilíbrio no estado orgânico e (b) armazenando mais por uma avaliação de desequilíbrio na disponibilidade de alimento no ambiente.

Em Glickman, Fried e Morrison (1967) e em Glickman (1972) encontramos a idéia de comportamento sem medida em rela -

ção à atividade de rasgar de gerbilos, que ocorre no contexto de construção de ninho. Eles supõem um mecanismo operando com a instrução "rasgue se tiver oportunidade". No nosso caso, imaginamos um mecanismo operando com a instrução "armazene alimento se tiver oportunidade".

Não imaginamos um animal sem medida como Sinclair e Bender (1978). Há muitas evidências em contrário. Até é curioso porque a medida aparece em contextos em que não prediríamos que ela estivesse. Ao contrário de Glickman, encontramos (Otta, 1979) evidências de regulação no sistema de construção de ninho, que formalmente tem muitos aspectos de semelhança com o armazenamento de alimento. Guerra (em experimentos em andamento) vem encontrando evidências muito claras de avaliação pelo animal da distância a ser percorrida para encontrar uma fonte de material de ninho.

O hamster aparece como um animal sem medida em alguns aspectos do seu comportamento. A polidipsia exagerada que aparece em condições de privação de alimento - em visível contraste com o que ocorre no rato - e os excessos em roda de atividade, com o animal aparentemente "correndo para a morte" - também encontrado em contextos de privação de alimento e em claro contraste com o que ocorre no rato (Vincent e Paré, 1976) - são exemplos. Ades (experimento em andamento) também vem encontrando exageros em roda de atividade em hamsters com alimento ad lib. Parece um paradoxo. De um lado, o animal mostra-se extremamente sensível a pequenos aumentos na distância que tem de percorrer para chegar a uma fonte rica em material para construção de ninho. De outro, apresenta-se disposto a percorrer quilômetros por coisa alguma.

Alterações de peso e comportamento: outros dados para questionar a vinculação entre os comportamentos de comer e de armazenar

As medidas de peso tomadas neste experimento são inteiramente compatíveis com aquelas tomadas nos experimentos anteriores. Na ausência de qualquer privação de alimento imposta externamente, que pudesse provocar um estado de carência, os ani

mais passavam por um ciclo bem marcado de perda de peso, seguido por recuperação, em geral depois de duas semanas.

Constatamos que a perda de peso era especialmente marcada no primeiro período de vinte e quatro horas que se seguia à transferência para a caixa viveiro nova. Esta perda abrupta de peso poderia ocorrer num contexto geral de indiferença em relação a alimento, de elevada prioridade de atividades exploratórias. Provavelmente uma pessoa que fosse informada do fenômeno de perda de peso prediria isto. Mas não foi isto que aconteceu. No grupo experimental, cinco de seis animais armazenaram quantidades maiores de sementes no compartimento de ninho no primeiro período de vinte e quatro horas na caixa viveiro em comparação com o período subsequente de vinte e quatro horas. A menor diferença foi de 20 gramas e a maior, de 82 gramas. Um alimento que é comido em pequena quantidade é armazenado. Mas a coisa fica mais complicada se considerarmos que o alimento é "quase comido". Se tomarmos também os dados de descascamento para o grupo experimental (no grupo controle esta medida não foi tomada), vamos verificar que a quantidade de sementes descascadas foi maior no primeiro período de vinte e quatro horas que no segundo para cinco de seis animais. Neste caso, a menor diferença foi de 4 gramas e a maior, de 53 gramas. Isto quer dizer que o animal realmente não quer comer porque tinha tudo para fazê-lo. Levou as sementes à boca e retirou a casca com os dentes. Por que não a comeu?

Pelo modelo de Herberg e Blundell (1967), que apresentamos na introdução, o hipotálamo lateral (centro da fome) seria sensível a desequilíbrios no estado nutritivo do organismo, determinando o início do comer. Com o tempo, o hipotálamo ventromedial (centro da saciedade) entraria em ação, inibindo o comer. O armazenamento, no entanto, ficaria livre desta inibição. O hipotálamo ventromedial exerceria uma ação inibitória sobre a parte do hipotálamo lateral controlando o comer, mas não sobre a parte controlando o armazenamento. Este modelo fazia sentido com os estudos sobre as relações entre privação e armazenamento no rato. O armazenamento estava na dependência de estados de défi -

cit relativamente duradouros, mas não de estados de fome-saciedade a curto prazo. O modelo era ainda bastante inicial, mas parecia atraente porque dava um quadro unificado dos comportamentos de comer e de armazenar alimento, sugerindo uma sobreposição dos sistemas de controle.

Nossos hamsters aparentemente colocam problemas para a generalidade do modelo de Herberg e Blundell (1967). Em vez de comerem, se saciarem de comida e, uma vez garantido o bem estar orgânico, começarem a armazenar, garantindo então uma reserva ambiental, como deveriam ter feito pelo modelo, inverteram as coisas. Garantiram a reserva ambiental, colocando em risco o bem estar orgânico. Em vez de apontar para uma sobreposição dos sistemas de controle dos comportamentos de comer e de armazenar alimento, estes dados são sugestivos de dissociação.

Falta de informação sobre o hamster no seu ambiente de origem

Os resultados disponíveis levam a pensar no hamster como um animal ajustado a um ambiente com abundância de alimento em certas épocas do ano e escassez em outras. O rato parece um animal ajustado a ambientes com disponibilidade de alimento mais constante durante o ano, não levando a uma necessidade tão grande de acumulação. Ou, ainda, os alimentos que consome podem não se prestar a armazenamento.

Mas isto é pura especulação. O trabalho se ressent de falta de informação sobre o ajustamento do animal no seu ambiente de origem. Foram localizados dois estudos de campo realizados com o hamster (Eibl-Eibesfeldt, 1953; Dieterlen, 1959), mas são estudos gerais que examinam o armazenamento apenas perifericamente. Falta em relação ao armazenamento de alimento pelo hamster um estudo com o espírito da pesquisa realizada por Tinbergen (1972) com a raposa Vulpes vulpes. Ele acompanhou as incursões de raposas numa colônia de gaivotas estabelecida num local de dunas de areia. No auge da estação reprodutiva, a predação era muito grande, encontrando-se um grande número de indivíduos, tanto adultos como jovens, mortos. Mas nem todas as presas ficavam expostas. Os ovos eram enterrados na areia e cuidadosa -

mente cobertos. O armazenamento era do tipo "espalhado". A raposa nunca pegava um conjunto de ovos e enterrava num mesmo lugar. O comportamento parecia ter como uma função enganar os corvos que ocasionalmente acompanhavam as raposas nas suas expedições predatórias. Mas, por outro lado, parecia sem sentido. Tinbergen ficou observando cuidadosamente os lugares em que havia ovos escondidos, mas não conseguiu encontrar qualquer evidência de que tivessem sido recuperados. As raposas aparentemente esqueciam. Mas, terminada a estação reprodutiva, quando as gaivotas e seus filhotes sobreviventes haviam deixado a localidade, uma visita casual mostrou que não houve esquecimento algum. Quando não tinham mais as gaivotas para predação, as raposas se alimentavam dos seus ovos que deixaram enterrados. Recuperavam ovos que haviam enterrado cerca de dois meses antes.

Estas observações são muito sugestivas quanto ao valor de sobrevivência do comportamento de armazenar alimento para a raposa. Seria muito importante se houvesse um estudo comparável sobre o armazenamento de alimento no hamster. Por mais que o laboratório seja informativo e forneça possibilidades de controle, há aspectos do comportamento que ganham um significado mais claro quando se solta o animal da gaiola.

Embora não nos esclareça sobre questões centrais que ficam em relação a características adaptativas do armazenamento no hamster, Walter Cromberg vem fazendo observações que são ilustrativas do ponto em questão (comunicação pessoal). Seu interesse principal está voltado para escavação e simplesmente coloca um hamster num cercado grande, cheio de terra. Nestas condições, o animal cava uma toca subterrânea e se fecha lá embaixo, tampando a entrada com terra solta. Pelotas de alimento são carregadas lá para baixo. O aspecto que nos chamou atenção nas suas observações foi a constatação de que estas pelotas mofam muito rapidamente, se ficam em contato com a terra da superfície. O hamster dá um jeito de revestir sua toca subterrânea com o pouco material que tem disponível na situação - recolhe gravetos que encontra misturados na terra e retira lascas de madeira do cercado - de tal modo a aumentar em muito a conservação do alimento estocado.

EXPERIMENTO 6: PRIVAÇÃO DE ARMAZENAMENTO EM FUNÇÃO DE DIFERENTES CONTEXTOS DE CRIAÇÃO

Em virtude da natureza dúbia dos resultados do Experimento 5, procuramos estudar a Privação de Armazenamento em condições que maximizassem as chances de o efeito aparecer. Estudamos a privação de armazenamento em função de diferentes contextos de desenvolvimento.

Foram localizados alguns estudos focalizando desenvolvimento na literatura sobre armazenamento de alimento. Há pesquisas examinando o efeito de experiência com alimento sólido a ser armazenado, durante o desenvolvimento, sobre o comportamento adulto. Wolfe (1939) constatou que ratos criados com pelotas armazenavam mais que ratos criados com alimento em pó e Rosenblatt (1950) constatou que ratos criados com uma dieta líquida transportavam pelotas para a caixa viveiro, mas deixavam-nas espalhadas no chão, enquanto ratos criados normalmente colocavam-nas em pilhas.

Há ainda estudos examinando os efeitos de períodos de total privação de alimento. Hunt (1941) submeteu ratos, imediatamente após o desmame, ao que chamou de frustração alimentar infantil. Esta frustração consistia em acesso a alimento apenas 10 minutos, a intervalos irregulares que variavam de nove a trinta e seis horas, durante quinze dias. Depois desta experiência, os animais permaneceram com alimento ad libitum durante cinco meses. Foram feitos testes de armazenamento, depois de cinco meses, em duas condições: (a) de completa saciação e (b) de restrição alimentar. Os efeitos da frustração alimentar infantil não apareceram nos animais adultos saciados, mas apareceram após privação. Os ratos que haviam passado por uma experiência de restrição alimentar na época do desmame armazenaram cerca de duas vezes e meia mais que os controles, mantidos em condições ad lib.

Segundo Hunt (1941), os animais de controle estariam reagindo apenas à fome moderada provocada pelo esquema de restrição alimentar a que foram submetidos na idade adulta, enquanto os animais experimentais estariam reagindo a uma fome con

dicionada antecipatória. Uma explicação simples por alteração diferencial de peso foi descartada. Depois de cinco meses ad lib, os animais experimentais haviam alcançado em peso os controles.

O fenômeno básico encontrado por Hunt (1941), de que os efeitos de uma frustração alimentar precoce podem persistir até a idade adulta e influenciar o comportamento de armazenar, foi reproduzido por Hunt, Schlosberg, Solomon e Stellar (1947), numa série de réplicas modificadas, embora de forma menos marcada. Resultados negativos foram, no entanto, obtidos por Stephens (1982), com vários procedimentos de subnutrição incidindo em diferentes períodos do desenvolvimento.

Depois da década de 40, o interesse pelo estudo do armazenamento declinou. Declinou o interesse pelo estudo do armazenamento em geral e também pelos aspectos de desenvolvimento envolvidos. A idéia para o prosseguimento da pesquisa foi retomar alguma coisa da preocupação presente nos artigos sobre desenvolvimento do armazenamento, especialmente os de Hunt (1941), Hunt et al. (1947) e Stephens (1982).

No Experimento 5, animais que tiveram alimento em abundância passaram por um período de escassez, em que ficava garantido o consumo, mas era eliminado o excesso. A pergunta básica em jogo era:

"Como o hamster, que parece reagir pouco a um estado fisiológico de carência de alimento, reage quando privado de armazenamento?"

No Experimento 6, esta pergunta básica ficou assim modificada:

"Uma experiência de privação de armazenamento tem seu efeito modificado por um contexto diferencial de desenvolvimento?"

MÉTODO

Sujeitos

Os Ss foram 24 hamsters dourados machos com aproximadamente três meses no início do experimento. O peso corporal médio, de início, foi 88,5 gramas, com variação entre 79 e 103 gramas. Todos os Ss eram provenientes de criação feita no biotério do Departamento de Psicologia Experimental (USP).

Equipamento

142.

O experimento foi dividido em duas fases que chamamos "criação" e "período de teste". Durante o "período de criação", os animais ficaram no biotério em caixas de madeira coletivas, primeiro com a mãe e todos os filhotes da ninhada e, mais tarde, a partir de 30 dias quando era efetuado o desmame, em grupos apenas de machos (com variação de 2 a 4 por caixa). Durante o "período de teste" foram transferidos para caixas viveiro individuais, compostas por um compartimento de ninho pequeno e escuro acoplado a uma área maior e mais clara, tendo o animal acesso permanente aos dois ambientes através de uma pequena abertura circular. Estas caixas foram as mesmas utilizadas nos experimentos 1, 2 e 5.

Para pesagem dos animais foi utilizada uma balança Filizola, que permitia aproximação de 1 grama, e para pesagem do alimento, uma balança Record, que permitia aproximação de 0,1 grama.

Procedimento

O esquema abaixo ilustra o procedimento adotado:

PERÍODO DE CRIAÇÃO		PERÍODO DE TESTE			
MUITO		MUITO	MUITO	MUITO	G_{MM}
MUITO		MUITO	POUCO	MUITO	G_{MP}
POUCO		MUITO	MUITO	MUITO	G_{PM}
POUCO		MUITO	POUCO	MUITO	G_{PP}

Os animais diferiam quanto à história de criação e quanto ao tratamento que sofreram durante o período de teste.

Ninhadas de hamsters foram criadas, a partir do nascimento: (a) com MUITO ALIMENTO (sementes de girassol e pelo-

tas de ração para roedores) ou (b) com POUÇO ALIMENTO (de mesmo tipo). Este procedimento foi mantido desde o nascimento até aproximadamente noventa dias de idade, quando foi iniciado o período de teste. Os parâmetros do fator quantidade foram definidos arbitrariamente. Na condição MUITO ALIMENTO fornecia-se 500 gramas de ração e 500 gramas de girassol e na condição POUÇO ALIMENTO, 50 gramas de ração e 50 gramas de girassol. O alimento era trocado duas vezes por semana, do primeiro ao segundo mês, e depois três vezes por semana, do segundo ao terceiro mês.

No início do período de teste, os animais foram transferidos das caixas coletivas para caixas viveiro individuais. Todos os animais, independentemente de sua história de desenvolvimento, encontraram sementes de girassol em abundância (300 gramas e também uma pelota de ração) espalhadas no chão da área maior da caixa viveiro. Depois de nove dias nesta condição, com troca diária de alimento¹, mantendo-se constante a quantidade fornecida, metade daqueles criados com muito alimento e metade daqueles criados com pouco ficaram com pouco alimento durante um dia (10 gramas de girassol e uma pelota de ração). Em seguida, voltaram a encontrar alimento em abundância na área maior da caixa viveiro. Os animais restantes serviram como controles, ficando com alimento em abundância durante todo o tempo.

RESULTADOS

Efeito das condições de criação

Uma primeira informação que pode ser extraída dos dados obtidos diz respeito a um possível impacto das condições de criação. O comportamento nas caixas viveiro individuais, dada uma estimulação padrão, poderia apresentar-se diferenciado em função da história prévia.

A Figura 6.1 foi construída com o objetivo de extrair este tipo de informação. Nela encontra-se representada a

¹

Exceto nos fins de semana.

quantidade média de sementes de girassol armazenada no compartimento de ninho dia-a-dia, em função das condições de criação. Além dos dois grupos disponíveis no presente experimento, para esta variável (MUITO e POUCO), lançamos mão de dados obtidos no experimento anterior. Em termos da quantidade de alimento presente durante todo o período de criação, os animais do EXP. 5 eram aproximadamente comparáveis à condição POUCO, com a diferença de que dispunham apenas de ração. Não tinham, portanto, qualquer contato prévio com girassol (NADA).

Figura 6.1 Quantidade média de sementes de girassol armazenadas no compartimento de ninho em função das condições de criação - apenas com ração (NADA), com pouco alimento, mas incluindo sementes (POUCO) ou com alimento em abundância (MUITO).

O exame da Figura 6.1 mostra, de imediato, o impacto das condições de criação. Os animais que mais armazenaram sementes de girassol nos seus compartimentos de ninho foram aqueles criados sem este elemento na sua dieta.

A impressão que fica da inspeção visual da figura

é confirmada pela análise estatística (análise de variância). Dispunhamos de medidas comportamentais de seis dias em que todos os animais se encontravam sob condições de estimulação imediata padronizada e constante, possibilitando assim uma comparação. A análise global dos dados de armazenamento foi estatisticamente significativa para todos os dias, com exceção de um, como se pode ver pela Tabela 6.1. As comparações dois-a-dois (teste de Newman-Keuls) mostram que o efeito global foi devido à superioridade da condição NADA sobre as outras duas - POUCO e MUITO - que não se diferenciaram entre si.

TABELA 6.1

Resumo da análise estatística comparando os níveis de armazenamento nas condições NADA, POUCO e MUITO. Dispunhamos de seis medidas, tomadas em condições equivalentes, para fazer estas comparações.

Medida	Comparação geral Nada x Pouco x Muito	Comparações dois a dois
dia 2	$F_{2,33} = 3,75$ $p < 0,05$	Nada > Muito
dia 3	$F_{2,33} = 2,34$ $p > 0,05$	-
dia 4	$F_{2,33} = 5,85$ $p < 0,01$	Nada > Muito Nada > Pouco
dia 5	$F_{2,33} = 3,39$ $p < 0,05$	Nada > Pouco
dia 9	$F_{2,33} = 7,26$ $p < 0,01$	Nada > Muito Nada > Pouco
dia 10	$F_{2,33} = 10,40$ $p < 0,001$	Nada > Muito Nada > Pouco

Embora a análise estatística não tenha revelado diferenças significativas entre as condições POUCO e MUITO, parece haver uma tendência na Figura 6.1 que pode não ser inteiramente desprovida de sentido. No dia 2 - o que corresponde à primeira medida de armazenamento tomada após um período de vinte e quatro horas - os animais que mais armazenaram foram aqueles que nunca tinham tido acesso a girassol e aqueles que menos armazenaram foram aqueles que tinham tido acesso a este tipo de alimento em abundância. Os que tiveram acesso a girassol, porém em pequena quantidade, situaram-se numa posição intermediária. No dia 3, esta tendência se manteve. Daí para frente, os grupos POUCO e MUITO apresentaram-se indiferenciados.

Os resultados foram então examinados quanto à existência de possíveis tendências temporais. Para cada uma das três condições separadamente (NADA, POUCO, MUITO), comparou-se o total armazenado nos dias 2, 3, 4 e 5 através do teste de análise de variância para medidas repetidas. Os dados relativos aos dias 9 e 10 não foram incluídos nesta análise, por não terem sido obtidos em dias consecutivos. Os resultados da análise estatística encontram-se resumidos na Tabela 6.2. Apesar de as médias da Figura 6.1 sugerirem algumas tendências temporais, a análise estatística mostrou que elas não passam de variações casuais. De fato, o total armazenado não apresentou qualquer variação sistemática de dia-para-dia em qualquer uma das condições experimentais.

Neste ponto da análise, recorreremos aos dados disponíveis sobre peso corporal. A criação apenas com ração poderia produzir uma carência específica no organismo. Dentro desta linha de raciocínio, esperaríamos que os animais criados sem girassol (condição NADA) tivessem peso corporal mais baixo que os demais. A Figura 6.2, construída sobre dados médios, mostra de imediato que, havendo alguma diferença, ela ocorre em sentido contrário ao previsto pela hipótese. O peso médio dos animais na condição NADA foi algo superior ao daqueles das duas outras condições. A diferença existente nos dados foi, no entanto, insuficiente para se traduzir numa diferença estatisticamente signifi-

TABELA 6.2

Resumo da análise estatística comparando os níveis de armazenamento ao longo dos dias 2 a 5 nas várias condições.

Condição	Valor da estatística calculada	Probabilidade associada
Nada	$F_{3,33} = 1,44$	$p > 0,05$
Pouco	$F_{3,33} = 0,51$	$p > 0,05$
Muito	$F_{3,33} = 1,27$	$p > 0,05$

Figura 6.2 Média do peso corporal dos animais das condições NADA, POUCO e MUITO.

cativa. A Tabela 6.3 mostra um resumo da análise estatística comparando os dados de peso corporal nas condições NADA, POUCO e MUITO, dia-a-dia. A conclusão que fica é que as diferenças existen-

tes em peso corporal estão dentro da faixa de flutuação esperada pelo acaso.

TABELA 6.3

Resumo da análise estatística comparando o peso corporal dos animais nas condições NADA, POUCO e MUITO.

Medida	Comparação geral Nada x Pouco x Muito	
	Valor da estatística	Probabilidade associada
dia 1	$F_{2,33} = 1,89$	$p > 0,05$
dia 2	$F_{2,33} = 0,67$	$p > 0,05$
dia 3	$F_{2,33} = 0,60$	$p > 0,05$
dia 4	$F_{2,33} = 0,57$	$p > 0,05$
dia 5	$F_{2,33} = 0,89$	$p > 0,05$
dia 8	$F_{2,33} = 1,86$	$p > 0,05$
dia 9	$F_{2,33} = 1,76$	$p > 0,05$
dia 10	$F_{2,33} = 2,43$	$p > 0,05$

Um outro aspecto de comportamento, além do total de sementes acumuladas no compartimento de ninho (armazenamento), que se mostrou sensível às condições de criação foi o descascamento. Consideramos a quantidade total de sementes descascadas total ou parcialmente, seja no compartimento de ninho, seja na área maior da caixa viveiro. A Figura 6.3 mostra a quantidade média de sementes tratadas desta forma nas condições NADA, POUCO e MUITO.

Fica evidente, de imediato, que o descascamento foi bem mais intenso na condição NADA que nas demais. A Tabela 6.4 apresenta um resumo da análise estatística comparando os dados comportamentais para as três condições, separadamente para cada um dos seis dias. Esta análise confirma a significância das diferenças sugeridas.

Figura 6.3 Quantidade média de sementes de girassol descascadas total ou parcialmente (seja no compartimento de ninho, seja na área maior da caixa viveiro), em função das condições de desenvolvimento - NADA, POUCO, MUITO.

Para o grupo que apresentou o comportamento em grau mais intenso, constatou-se uma alteração sistemática nos níveis de descascamento com o passar dos dias (Tabela 6.5). O descascamento foi diminuindo com o tempo.

Reação a uma experiência de escassez de alimento na idade adulta

Uma outra informação que pode ser extraída do presente experimento diz respeito aos efeitos de uma privação curta de armazenamento na idade adulta.

A Figura 6.4 mostra, individualmente, a quantidade (em gramas) de sementes armazenadas pelo grupo com uma histó-

TABELA 6.4

Resumo da análise estatística comparando a quantidade de sementes descascadas nas condições NADA, POUCO e MUITO. Dispunhamos de seis medidas, tomadas em condições equivalentes, para fazer estas comparações.

Medida	Comparação geral		Comparações dois a dois
	Nada x Pouco	x Muito	
dia 2	$F_{2,27} = 22,94$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito
dia 3	$F_{2,27} = 28,23$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito
dia 4	$F_{2,27} = 16,05$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito
dia 5	$F_{2,27} = 16,47$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito
dia 9	$F_{2,27} = 26,32$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito
dia 10	$F_{2,27} = 28,68$	$p < 0,001$	Nada > Pouco Nada > Muito

TABELA 6.5

Resumo da análise estatística comparando a quantidade de sementes descascadas ao longo dos dias 2 a 5 nas várias condições.

Condição	Valor da estatística calculada	Probabilidade associada
Nada	$F_{3,15} = 3,73$	$p < 0,05$
Pouco	$F_{3,33} = 1,67$	$p > 0,05$
Muito	$F_{3,33} = 0,60$	$p > 0,05$

Figura 6.4 Quantidade (em grammas) de sementes armazenadas pelo G P-P imediatamente antes (barras não hachuradas) e imediatamente depois (barras hachuradas) de uma experiência de escassez de alimento. Para fins de comparação, são apresentados também os níveis de armazenamento do G P-M nos dias correspondentes. Cada conjunto de duas barras representa um animal.

Figura 6.5 Quantidade (em gramas) de sementes armazenadas pelo G M-P imediatamente antes (barras não-hachuradas) e imediatamente depois (barras hachuradas) de uma experiência de escassez de alimento. Para fins de comparação, são apresentados também os níveis de armazenamento do G M-M nos dias correspondentes. Cada conjunto de duas barras representa um animal.

ria de desenvolvimento com alimento escasso (condição POUCO), imediatamente antes (barras não hachuradas) e imediatamente depois (barras hachuradas) da experiência de escassez de alimento na idade adulta (G P-P). Apesar da variação individual nos níveis de desempenho, todos os hamsters tinham quantidades maiores de sementes de girassol estocadas nos seus compartimentos de ninho no dia que se seguiu à experiência com alimento escasso. A diferença para mais variou de 12,6 a 96,4 gramas.

Para fins de comparação, são apresentados, na mesma figura, os níveis de desempenho, nos dias correspondentes, do G P-M, o grupo com história de desenvolvimento comparável (condição POUCO), mas que não passou pela experiência de escassez de alimento na idade adulta. Um animal apresentou decréscimo de armazenamento (da ordem de 4,5 gramas) e os outros cinco apresentaram algum aumento - variando entre 4,3 e 54,1 gramas.

A Figura 6.5 foi construída da mesma forma que a Figura 6.4, mas com base nos dados dos grupos com uma história de desenvolvimento com alimento abundante (condição MUITO). No G M-P - que passou pela experiência de escassez de alimento na idade adulta - todos os animais apresentaram algum aumento de armazenamento após esta experiência, embora a magnitude de aumento fosse especialmente pequena para dois indivíduos. No grupo como um todo, o grau de intensificação do armazenamento variou entre 0,2 e 100,3 gramas.

Ainda na Figura 6.5 são apresentados, para fins de comparação, os níveis de desempenho nos dias correspondentes para G M-M, o grupo com história de desenvolvimento comparável (condição MUITO) e que não passou por qualquer experiência de escassez de alimento na idade adulta. Neste grupo, três animais apresentaram decréscimo de armazenamento - variando o grau de decréscimo entre 8,6 e 49,5 gramas - e três apresentaram aumento - variando entre 8,8 e 95,5 gramas.

A Tabela 6.6 mostra o resumo da análise estatística comparando os níveis de armazenamento ANTES e DEPOIS da experiência de escassez de alimento para os grupos G P-P e G M-P e os níveis de armazenamento nos dias correspondentes para os gru-

pos controle G P-M e G M-M. Por esta análise, é possível verificar que apenas o grupo G P-P apresentou aumento significativo do armazenamento.

TABELA 6.6

Resumo da análise estatística comparando os níveis de armazenamento ANTES e DEPOIS da experiência de escassez de alimento para os grupos G P-P e G M-P e os níveis de armazenamento nos dias correspondentes para os grupos controle G P-M e G M-M.

Grupos	Valor da estatística calculada	Probabilidade associada
P-P	t= 3,85	p < 0,05
P-M	t= 2,19	p > 0,05
M-P	t= 2,41	p > 0,05
M-M	t= 0,46	p > 0,05

DISCUSSÃO

As condições de desenvolvimento como um determinante do comportamento

Qualidade versus quantidade de alimento

Os resultados do EXP. 6, em conjunto com os do EXP. 5, nos permitem concluir que o armazenamento é sensível às condições de desenvolvimento. Mas a que aspecto das condições de desenvolvimento? Imaginávamos que a quantidade de alimento disponível deveria ser um fator importante. Um animal que praticamente encontrasse alimento a seus pés a todo momento, onde quer que

estivesse, deveria diferir de outro acostumado com um ambiente menos pródigo. Para o experimentador, os parâmetros de quantidade manipulados eram claramente diferenciados. Para os hamsters, no entanto, a diferença pode não ter sido tão evidente. Com medo de confundir a condição POUCO ALIMENTO com um efeito de carência orgânica, talvez tenhamos confundido POUCO com MUITO ALIMENTO. O fato é que os níveis de armazenamento dos animais criados com muito e com pouco alimento não se diferenciaram. O problema pode estar nos parâmetros específicos manipulados ou talvez este fator não seja levado em conta pelo animal.

O armazenamento não foi afetado pelo fator quantidade, mas mostrou-se claramente dependente da qualidade da dieta de criação em relação à dieta de teste. Os animais criados apenas com ração armazenaram quantidades significativamente maiores de sementes de girassol nos seus compartimentos de ninho que animais cuja dieta de criação incluía este tipo de alimento.

O total de sementes descascadas caminhou no mesmo sentido que o total armazenado. Os animais criados apenas com ração exibiram níveis mais elevados de descascamento em relação àqueles criados com adição de sementes de girassol à dieta.

"Fome específica" e armazenamento

Poderíamos procurar dar sentido ao efeito constatado da qualidade da dieta sobre o armazenamento no contexto da hipótese de déficit. Animais criados com ração sobrevivem, mas seu estado nutritivo é precário. Há amplas evidências de fomes específicas, já discutidas no Capítulo 3. Do mesmo jeito que se formam fobias alimentares com uma rapidez que desafia as teorias associativas - um rato que come um alimento e passa mal passa a evitar este alimento, mesmo que o intervalo de tempo entre comer e passar mal seja grande e que a oportunidade de aprendizagem seja única - existem fomes específicas. O tipo de dieta que permite recuperação de um estado de déficit é identificado com igual prontidão e ingerido preferencialmente a outros tipos. O hamster criado apenas com ração, quando tem acesso a sementes de girassol, come este alimento e se recupera do estado de déficit em

que se encontrava. Associa as sementes a esta recuperação, passando a consumi-las preferencialmente e a armazenar grandes quantidades delas.

Mas parece difícil explicar pela hipótese de déficit o maior descascamento na condição NADA em comparação com as condições POUCO e MUITO. Este estranho comportamento continua a espera de uma explicação.

Não dá para excluir totalmente uma hipótese de déficit na interpretação dos resultados de armazenamento obtidos. Mas é bom lembrar que, se existe déficit, ele não se traduziu em alteração de peso corporal. A condição NADA não se diferenciou significativamente das condições POUCO e MUITO em peso corporal, embora se diferenciasse significativamente em comportamento.

Outras interpretações

Outros fatores ligados a características do material fornecido poderiam ter uma participação no efeito comportamental encontrado.

As características de estímulo do material armazenado foram relativamente negligenciadas em estudos de armazenamento. Há, contudo, alguns resultados sobre os efeitos desta variável. Bindra (1948) constatou que ratos armazenavam pelotas de alimento com sacarina, mesmo na ausência de privação, sugerindo que a disponibilidade de material apropriado é suficiente para instigar o comportamento. Scelfo e Hammer (1969) compararam o armazenamento de pelotas com sacarose com o de pelotas de ração em hamsters não privados. Há evidências de preferência por gosto doce entre estes animais - com maior consumo de soluções de sacarose e de sacarina em relação a água pura (Carpenter, 1956). As pelotas com sacarose foram coletadas em maior quantidade. Os autores consideram que seus resultados revelam a importância do gosto - uma variável puramente sensorial - como um determinante do armazenamento.

A variável gosto poderia entrar como um determinante do armazenamento nas nossas condições também. No entanto, essa variável não explica a diferença entre os animais criados

sem sementes de girassol e aqueles criados com este item em sua dieta. Dada equivalência do fator sensorial, o armazenamento deveria apresentar-se indiferenciado.

Mas os resultados de Scelfo e Hammer (1969) admitem uma explicação alternativa, em termos de novidade. Para examinar a influência deste fator foi realizado um conjunto de experimentos (Hammer, 1972). De início, examinou-se o armazenamento apenas de ração. Em seguida, os animais tinham escolha entre pelotas de ração não adulteradas e adulteradas com ácido cítrico, um gosto relativamente aversivo para hamsters, segundo dados de Carpenter (1956) e também de Pfaffman (1964). Ainda assim, o armazenamento das pelotas de gosto azedo excedeu o das não adulteradas. Jogando depois ração com ácido cítrico contra ração com sacarose, encontrou-se preferência por este último tipo. O autor jogou então ração com sacarose contra um material não comestível (bolinhas de vidro) e as bolinhas de vidro ganharam. Uma sugestão que fica destes resultados é que qualquer material novo deve ser preferido a um material familiar, independentemente de seus atributos sensoriais. Uma outra pista neste sentido é obtida examinando-se o desempenho ao longo de cinco dias sucessivos em cada situação de teste, constatando-se queda da preferência relativa no quinto dia, o que sugere desvanecimento da novidade.

Em lugar de, ou talvez além de, refletir "fome específica", o maior armazenamento na condição NADA pode simplesmente refletir um efeito de novidade. Numa condição nutritiva que não é inteiramente satisfatória, o organismo pode estar predisposto a buscar o novo. Um controle do armazenamento por um fator de novidade, desligado de qualquer déficit, fica, no entanto, como uma idéia a ser explorada.

Talvez seja importante notar que, para alguns animais das nossas condições POUCO e MUITO, níveis rebaixados de armazenamento praticamente significaram ausência de armazenamento - ex: 1,2 g, 1,3 g, 1,5g. Isto lembra o comportamento que costuma ser descrito para o rato - ele não come no lugar onde encontra alimento, mas costuma antes carregá-lo para um lugar refugiado, que pode ser a própria toca. Quantidades da ordem de 1 grama

sem sementes de girassol e aqueles criados com este item em sua dieta. Dada equivalência do fator sensorial, o armazenamento deveria apresentar-se indiferenciado.

Mas os resultados de Scelfo e Hammer (1969) admitem uma explicação alternativa, em termos de novidade. Para examinar a influência deste fator foi realizado um conjunto de experimentos (Hammer, 1972). De início, examinou-se o armazenamento apenas de ração. Em seguida, os animais tinham escolha entre pelotas de ração não adulteradas e adulteradas com ácido cítrico, um gosto relativamente aversivo para hamsters, segundo dados de Carpenter (1956) e também de Pfaffman (1964). Ainda assim, o armazenamento das pelotas de gosto azedo excedeu o das não adulteradas. Jogando depois ração com ácido cítrico contra ração com sacarose, encontrou-se preferência por este último tipo. O autor jogou então ração com sacarose contra um material não comestível (bolinhas de vidro) e as bolinhas de vidro ganharam. Uma sugestão que fica destes resultados é que qualquer material novo deve ser preferido a um material familiar, independentemente de seus atributos sensoriais. Uma outra pista neste sentido é obtida examinando-se o desempenho ao longo de cinco dias sucessivos em cada situação de teste, constatando-se queda da preferência relativa no quinto dia, o que sugere desvanecimento da novidade.

Em lugar de, ou talvez além de, refletir "fome específica", o maior armazenamento na condição NADA pode simplesmente refletir um efeito de novidade. Numa condição nutritiva que não é inteiramente satisfatória, o organismo pode estar predisposto a buscar o novo. Um controle do armazenamento por um fator de novidade, desligado de qualquer déficit, fica, no entanto, como uma idéia a ser explorada.

Talvez seja importante notar que, para alguns animais das nossas condições POUCO e MUITO, níveis rebaixados de armazenamento praticamente significaram ausência de armazenamento - ex: 1,2 g, 1,3 g, 1,5g. Isto lembra o comportamento que costuma ser descrito para o rato - ele não come no lugar onde encontra alimento, mas costuma antes carregá-lo para um lugar refugiado, que pode ser a própria toca. Quantidades da ordem de 1 grama

podem significar que o hamster encheu suas bolsas bucais na área maior da caixa viveiro e foi comer no compartimento de ninho. Pa-
recem refletir muito mais uma disposição para comer que uma dis-
posição para armazenar. No laboratório pode-se chegar, então, a
encontrar condições em que o hamster apresenta-se bem diferente
do que conta a literatura - um armazenador prodigioso, uma praga
para fazendeiros.

Nossos experimentos sobre consumo em situação de
dupla escolha (ração e girassol) mostram que, independentemente
da condição de desenvolvimento, o consumo de girassol excede o
de ração. Não dá para saber se isto se deve ao gosto do girassol
ou à identificação deste alimento como um item nutritivo impor-
tante. Mas, qualquer que seja a razão, conclui-se que em algumas
condições ela é insuficiente para instigar o armazenamento. Se
tivessemos oferecido alimentos novos a estes animais - milho,
amendoim, etc. - teria ocorrido armazenamento? A interpretação
de Hammer (1972) sugere que sim.

A reação a uma experiência de escassez de alimento depende da
história de desenvolvimento?

Há alguma indicação nos nossos dados de que a rea-
ção a uma experiência de escassez de alimento ocorre (os dados
do experimento anterior eram dúbios), mas que o efeito depende
da história de desenvolvimento do indivíduo. O grupo P-P, criado
com alimento em quantidade apenas superior ao necessário para su-
prir suas necessidades orgânicas, ao passar por uma experiência
comparável, mais tarde, reagiu com intensificação do armazenamen-
to. O grupo M-P, que tinha uma história de desenvolvimento di-
ferente - foi criado permanentemente com alimento em abundância-
não reagiu da mesma forma à mesma experiência.

Existem evidências na literatura de que indivíduos
com diferentes histórias de desenvolvimento podem se comportar
de forma idêntica em condições ambientais favoráveis, diferençan-
do-se, contudo, claramente quando as condições se tornam menos
favoráveis. Spencer-Booth e Hinde (1971) notaram que filhotes de
macacos rhesus, um ano ou mais depois de uma experiência de sepa-

ração curta da mãe (uma ou duas semanas), não se diferenciavam de animais de controle sem qualquer história prévia de separação, quando as observações eram feitas nos próprios cercados viveiro. Quando as observações eram feitas num ambiente estranho, no entanto, apareciam diferenças marcantes em comportamento. Os macacos com uma história prévia de separação apresentavam-se muito mais tímidos e cautelosos, demorando mais para iniciar a exploração do ambiente e dedicando menos tempo à exploração.

Mas Spencer-Booth e Hinde (1971) estudaram um aspecto de comportamento bastante diferente e, além disso, trabalharam com um primata. Considerando a literatura mais diretamente relacionada, nossos resultados parecem bastante compatíveis com os de Hunt (1941) e de Hunt, Schlosberg, Solomon e Stellar (1947). Ratos com uma experiência de privação de alimento na história de desenvolvimento, quando adultos, armazenavam tanto quanto ratos que não passaram por este tipo de experiência, em testes realizados em condições de saciação. Mas armazenavam significativamente mais em testes antecédidos por um período de privação.

No entanto, é preciso lembrar que, embora próximo enquanto preocupação geral, nosso experimento difere dos realizados por estes autores. Não trabalhamos com privação de alimento mas com privação de armazenamento. É tentador generalizar as conclusões obtidas. Uma experiência de déficit nutritivo durante o desenvolvimento deixa o organismo mais suscetível para reagir a uma experiência semelhante mais tarde. O que os nossos resultados parecem indicar é que, mesmo em condições de saciação, o indivíduo avalia o estado do ambiente em que se encontra, armazenando informação sobre a abundância e sobre a escassez de alimento. Escassez de alimento durante o desenvolvimento funciona como uma espécie de sensibilização, podendo se traduzir em desempenho diferenciado em algumas condições.

Finalmente, uma palavra de cautela

Interpretamos nossos resultados como indicativos de que a experiência precoce de escassez de alimento deixa o in

divíduo mais suscetível a reagir a uma experiência semelhante mais tarde. Indivíduos criados com abundância de alimento reagem menos intensamente à mesma experiência. A análise estatística justifica esta conclusão.

É preciso, contudo, introduzir uma nota de cautela. Considerando como sugestivas tendências da ordem de $p < 0,10$, teríamos alterações em desempenho no G M-P - no sentido de aumento do armazenamento após a experiência com pouco alimento - e no G P-M - sugestivas de uma tendência temporal de aumento do armazenamento, o mesmo problema que já enfrentamos no EXP. 5.

CAPÍTULO 5

CONCLUSÕES GERAIS E DIREÇÕES PARA A PESQUISA FUTURA

A maioria dos animais tem algum sistema interno que responde, direta ou indiretamente, ao equilíbrio de energia, modulando a ingestão de alimento. A regra parece ser uma regulação bastante precisa do peso corporal, essencial para a saúde tanto dos animais como do homem, e efetuada através de mecanismos de controle comportamentais e fisiológicos. Ocorrem flutuações por ação de fatores fisiológicos e ambientais. Podem ocorrer erros a curto prazo, mas a longo prazo a regulação é notavelmente precisa. (Wade, 1976; Rozin, 1976).

Como o hamster se situa em relação a este princípio geral? O que aprendemos com a pesquisa realizada?

Vamos começar resumindo as conclusões mais significativas que decorrem dos nossos resultados para, então, apontarmos algumas direções de pesquisa que parecem se apresentar como potencialmente promissoras.

Comportamento alimentar

Num primeiro momento, procuramos reencontrar o fenômeno básico descrito na literatura: a dificuldade do hamster em usar efetivamente uma estratégia comportamental de comer aumentado para resolver problemas de perda de peso colocados por privação. Replicamos o fenômeno básico de ausência de compensação a longo prazo coexistindo com uma tendência a compensação a curto prazo. De fato, o animal recorre a uma estratégia comportamental de início, mas não consegue mantê-la durante muito tempo. Em medidas tomadas a curto prazo após privação (uma hora) encontra-se aumento de consumo, mas não em medidas tomadas a longo prazo (vinte e quatro horas). Pode-se especular o que isto significa em termos dos mecanismos de controle envolvidos. Toda ingestão envolve critérios complexos de parada. No rato estes critérios são modulados pela privação e há uma ampliação dos momentos de parada. No hamster, pode-se pensar que não haja modulação ou uma modulação muito pequena - os critérios de parada são inflexíveis. Ou, ainda, podem eventualmente estar implicados fatores adicionais que funcionam como impedimentos no caminho da compensação.

Os experimentos em que replicamos o fenômeno de ausência de aumento compensatório no consumo de alimento a longo

prazo, após privação, pareciam ter como defeito básico o uso de uma linha de base curta demais. Isto porque os animais perderam por privação praticamente tanto peso quanto haviam perdido, apenas alguns dias antes, por mudança de caixa. Voltando à literatura, constatamos que Silverman (1978) eliminou os três dias iniciais do seu período de linha de base, um detalhe que havia nos escapado na primeira leitura e que não merecia destaque no texto e que agora parecia importante. O raciocínio foi o seguinte. Se um animal tem dificuldades na regulação de seu peso corporal, em condições ad libitum, como se pode esperar que tenha menos dificuldades para resolver problemas de regulação de peso corporal colocados por uma privação imposta externamente?

Para o prosseguimento da pesquisa, decidiu-se ampliar a linha de base, deixando bastante tempo para o animal resolver suas dificuldades de regulação de peso, na ausência de qualquer interrupção do acesso a alimento, para então examinar sua estratégia para lidar com um problema de privação imposto externamente.

Queríamos estudar a estratégia utilizada pelo animal para lidar com um problema de privação de alimento, imposto externamente, em interação com um ciclo de perda de peso - recuperação. Mas, apesar de termos ampliado a linha de base, só conseguimos estudar o efeito de privação de alimento num contexto de perda de peso - não recuperação. Não encontramos ajustamento comportamental em nenhum dos dois grupos (o que ficou sem alimento na primeira semana e aquele que passou pela mesma experiência na quarta semana). Encontramos, no entanto, a despeito desta ausência de ajustamento comportamental, recuperação do peso perdido por privação no grupo privado na primeira semana. Apesar de não ter conseguido recuperar o peso perdido por mudança de caixa, este grupo recuperou, em cerca de uma semana, o peso perdido por privação. O outro grupo, privado na quarta semana, provavelmente também teria se recuperado, se o acompanhamento tivesse sido um pouco mais longo.

Parece necessário diferenciar dois tipos de privação. Uma privação é aquela que ocorre por mudança de caixa. Do ponto de vista operacional, ela se distingue da outra por não implicar em corte do contato com alimento. É "auto-produzida". A

outra privação é aquela que ocorre por retirada efetiva do alimento. Pode-se perguntar até que ponto ambas são aspectos de um mesmo fenômeno básico. Sob impacto de uma condição de novidade ambiental o animal se colocaria problemas de perda de peso com as dificuldades associadas de recuperação, já bem conhecidas no caso de restrições alimentares experimentalmente impostas. Os mecanismos em jogo seriam essencialmente os mesmos. No entanto, é possível que processos pelo menos parcialmente diferentes sejam postos em jogo após cada tipo de privação. Esta alternativa é sugerida pelo fato de a recuperação da privação por retirada efetiva de alimento ser mais rápida que a recuperação da privação "auto-produzida".

É importante lembrar que a recuperação do peso perdido por retirada efetiva do alimento não se deve a uma estratégia comportamental - já que não houve qualquer alteração dos níveis de consumo - e sim a um mecanismo de ajustamento fisiológico. Isto também parece interessante. Se, de um lado, os mecanismos de interrupção do comer são rígidos ou existem fatores inibitórios pós-ingestivos que impedem a utilização da solução comportamental para superar o problema, parece haver também mecanismos fisiológicos de ajustamento que se constituem numa solução alternativa para o problema. O hamster tem dificuldade para usar a solução comportamental, mas dispõe de uma solução fisiológica, um pouco mais lenta, para o problema. Isto mostra que o princípio geral de regulação de peso corporal, colocado de início, não é violado. Mostra que o mesmo fim pode ser atingido por meios alternativos.

Continuamos, no entanto, tentando estudar o problema da privação de alimento, num contexto de perda de peso - recuperação. O hamster poderia ter dificuldade de recorrer à alternativa comportamental, mas poder-se-ia encontrar um conjunto de condições propícias para que ele utilizasse esta solução. Uma razão que nos ocorreu para explicar a não recuperação nos nossos animais, já que tínhamos evidências anteriores de recuperação, era a idade. Aparentemente, animais mais velhos e mais pesados se ressentem mais com a mudança de caixa e têm dificuldade em recuperar o peso perdido, quando comparados com indivíduos mais jovens, de menor peso inicial. Fizemos uma tentativa utilizando

hamsters com 2 1/2 meses, em lugar daqueles de 7 meses, que não permitiram responder ao problema de partida. Os indivíduos jovens também perderam peso pela mudança de caixa, mas conseguiram recuperar a perda. Podíamos, então, responder à pergunta formulada. Iriam recorrer a uma solução comportamental se introduzíssemos um problema de privação? Constatamos que, a despeito de as condições teóricamente serem favoráveis, a resposta foi negativa.

Resumindo, o hamster tipicamente não recorre a mecanismos comportamentais de comer aumentado para resolver problemas de regulação de peso colocados por privação. Existem, no entanto, mecanismos fisiológicos de regulação de peso, no caso da privação provocada, mas eles são lentos. Trata-se de entender a lentidão do processo, não sua inexistência. O hamster não usa, usa pouco ou não usa tão intensamente quanto poderia o mecanismo comportamental de recuperação ou defesa do peso. A capacidade de recuperação não ingestiva é muito importante; indica talvez o motivo pelo qual o hamster não ingere mais após privação. O mecanismo fisiológico de recuperação de peso é uma alternativa para a adaptação do animal, mas por que terá a espécie optado por privilegiar um mecanismo mais lento? Em que condições um mecanismo mais rápido é mais adequado?

A conclusão não é que a solução comportamental a longo prazo está totalmente ausente no hamster. Um dos poucos indivíduos sobreviventes de Silverman e Zucker (1976) conseguiu efetuar um grau considerável de compensação, quando submetido repetidamente a um esquema alternado de privação e de acesso a alimento. Embora a solução comportamental não esteja totalmente ausente no hamster, a maioria dos indivíduos morre antes de conseguir recorrer a ela. Ou, ainda, o mecanismo de ajustamento comportamental pode estar presente numa pequena parcela de indivíduos. As condições de pressão seletiva a que a espécie foi submetida, no curso da evolução, não devem ter sido tais que privilegiassem o fortalecimento deste traço.

Sabe-se que o tipo de dieta disponível na fase de realimentação influencia o ritmo de recuperação de peso. Sementes de girassol, quando fornecidas em adição a ração, promovem recuperação mais rápida de peso após privação que ração apenas. Isto nos levou a usar uma situação de escolha entre sementes de

girassol e ração. Pensamos que o hamster poderia não usar a estratégia comportamental mais óbvia de comer aumentado, para resolver seu problema de perda de peso provocado por privação, mas, ainda assim, poderia recorrer a algum tipo de estratégia comportamental. A opção por alimento poderia ser uma estratégia usada. Se uma dieta rica em gordura promove recuperação rápida de peso - via mecanismos de ajustamento fisiológico - talvez o animal aumentasse seu consumo relativo de girassol, após privação, numa situação de opção.

Nossos resultados não revelaram nada neste sentido. Após privação, incidindo num contexto de adaptação longo à caixa viveiro (grupos privados na quarta semana), não se encontrou qualquer alteração no consumo relativo de girassol, quando comparado com o consumo relativo de ração, seja no grupo mais jovem que teve este alimento como parte de sua dieta de criação, seja no grupo mais velho que não teve. Quando a privação incidiu num contexto de adaptação curto à caixa viveiro (grupo privado na primeira semana, para o qual o girassol era um item novo na dieta), encontramos, ao contrário da previsão inicial, um de crêscimo significativo do consumo relativo de girassol quando comparado com o consumo relativo de ração. Uma explicação talvez esteja numa associação errônea de efeitos de mal-estar provocados pela privação, ao consumo imediatamente anterior de um alimento novo.

Estes foram os resultados sobre opção de alimento diretamente ligados ao problema da privação. Mas apareceram outros resultados sobre opção de alimento que podem ter interesse. Entre os animais que não tiveram girassol como parte da sua dieta de criação, o consumo relativo de girassol foi elevado de início, diminuindo depois com o passar do tempo. Além disso, o consumo de girassol e de ração era equivalente de início para animais jovens e adultos. Com o passar do tempo, o consumo de ração continuou indiferenciado, mas o consumo de girassol pelos animais jovens aumentou, excedendo significativamente o dos adultos. Isto significa que o ciclo perda de peso - recuperação, apresentado pelos animais jovens - que tiveram girassol como parte de sua dieta de criação - teve como base uma estratégia comportamental de consumo aumentado de um dos itens da dieta, numa situação de escolha,

mas não do outro. Fica, no entanto, a pergunta de porque os animais não usaram esta estratégia de escolha preferencial de gi-rassol, em resposta à privação que ocorre por retirada efetiva do alimento.

Silverman e Zucker (1976) encontraram aumento de consumo de alimento em hamsters submetidos a um procedimento de diluição de dieta. Estes animais não tiraram qualquer proveito do mecanismo de consumo aumentado, quando foram submetidos a privação e receberam dieta não diluída. O fenômeno de ausência de compensação após privação se manteve. Da mesma forma, na nossa pesquisa, animais que estavam num processo de consumo aumentado de alimento, associado a recuperação do peso perdido por mudança de caixa e ao período de crescimento em que se encontravam, tam bêm não efetuaram compensação comportamental, quando submetidos a condições de restrição alimentar. Algum fator ligado à privação deve impedir o acesso mais completo à solução comportamental. É importante notar que este fator é específico à privação, já que a solução comportamental existe em outros contextos, como diluição da dieta e crescimento + recuperação do peso perdido por mudança de caixa.

Comportamento de descascar sementes

Um comportamento inesperado, a que nenhum dos artigos fazia qualquer menção, foi o comportamento de descascar sementes. Apareceu fortemente, já nos primeiros experimentos em que estávamos procurando reencontrar o fenômeno de ausência de aumento compensatório, a longo prazo, no consumo de alimento após privação.

Uma circunstância em que o descascamento se apresentou aumentado foi o período inicial do experimento, imediatamente após mudança de caixa. Exatamente neste período havia uma tendência a depressão do consumo de alimento, acompanhada por aumento de defecação, sugerindo emocionalidade aumentada e resultando na prática em perda de peso corporal, tanto quanto por privação. No decorrer dos dias sucessivos de contato com o material e com a situação, o descascamento diminuiu significativamente.

O descascamento parece se constituir numa resposta à novidade. Colocando um hamster numa gaiola com grades, es-

tranha, nota-se que o animal se agarra às grades e que rói exageradamente. Se tivéssemos introduzido as sementes de girassol depois de um período grande de adaptação à caixa viveiro nova, talvez o descascamento não ocorresse. Descascar sementes poderia ser equivalente a roer as grades e não ter nenhuma relação com uma motivação ingestiva.

Os resultados obtidos sugerem, contudo, que o descascamento não reflete simplesmente um aumento em ativação geral, provocado pela novidade do ambiente. Desde o primeiro dia de mudança de caixa, o descascamento era significativamente maior nos animais que não tiveram este alimento como parte de sua dieta prévia, em comparação com aqueles que tiveram contato prévio. Nestes últimos, o descascamento era praticamente nulo. No grupo sem contato prévio, o descascamento diminuiu com o tempo, mas depois de uma semana ou mais de acesso a girassol e de adaptação à caixa, ainda era maior em comparação com o grupo que teve contato prévio. Isto significa que não se trata simplesmente de uma resposta de ativação geral, produzida por um eventual stress associado à mudança de caixa, que por acaso aparece canalizada para as sementes de girassol e que poderia muito bem aparecer em relação a qualquer outro material. O contato prévio com o material tem de ser levado em conta como um fator importante.

A ocorrência de descascamento "puro" intenso pode ser relacionada com a ingestão maior de girassol por animais que não dispunham deste item na dieta prévia, nos estudos focalizando consumo. Pode-se pensar numa "neofilia" de padrões instintivos ou típicos-da-espécie, lembrando um efeito de privação, que se equilibra com o contato.

É interessante a idéia de que cadeias típicas de comportamento podem dissociar-se, em algumas condições. Poder-se-ia pensar que o descascamento, por ser um requisito da ingestão do miolo da semente - não é possível imaginar uma ingestão que não passe pelo descascamento - e por ser um comportamento que envolve custo - como mostram os experimentos de Kaufman e Collier (1981) com Rattus norvegicus - deveria ocorrer sempre em associação com ingestão da semente. A dissociação constatada - que se

assemelha à "resistência à saciação" de que fala Morgan (1974) em relação a padrões adquiridos, não necessariamente típicos da espécie - mostra que elos iniciais de uma seqüência podem obedecer a processos motivacionais próprios (sem prejuízo de supô-los integrados aos elos subseqüentes). Tudo depende das condições em que é processada a análise da seqüência.

É estranho que o descascamento não tenha sido encontrado por outros pesquisadores que estudaram comportamento alimentar no mesmo animal. Realmente eles trabalharam com poucos tipos de alimentos diferentes e em geral não ofereciam opção para o animal. Mas alguns ofereceram sementes de girassol como alimento. Voltamos a um dos trabalhos em que isto foi feito - o de Silverman e Zucker (1976) - à busca de uma informação que tivesse escapado. Logo ficou claro porque o descascamento não foi notado. As sementes eram previamente descascadas e amassadas, provavelmente por causa de uma preocupação geral de desencorajar o armazenamento, obrigando o animal a comer no próprio comedouro.

Comportamento de armazenar alimento

Uma característica comum aos estudos sobre a adaptação comportamental do hamster a condições de privação de alimento é a focalização apenas do consumo, sendo a situação montada de modo a desencorajar o animal a exibir armazenamento. Apesar disso, o armazenamento acaba entrando nos esforços explicativos para a ausência de compensação após privação. Silverman e Zucker (1976) propuseram, como já vimos, que a característica de consumo aumentado, após privação, teria sido perdida ao longo da evolução ou não teria aparecido em virtude do armazenamento de alimento, um traço típico desta espécie. Na verdade, esta foi a hipótese de partida do nosso trabalho. Acreditávamos que o armazenamento, enquanto uma atividade que modifica o meio externo ao animal e não o meio interno, pudesse exibir compensação.

Na verdade, os dois primeiros experimentos com que iniciamos o trabalho, e que se encontram relatados no Capítulo 2, não representam uma mera réplica de um fenômeno já bem descrita. Estávamos tentando pensar o comportamento alimentar e o armazenamento como duas estratégias que se integram, uma perspec

tiva da qual sentimos falta na literatura.

Contrariamente à expectativa, o armazenamento de alimento não exibiu qualquer intensificação após privação. Os depósitos de sementes acumulados nos compartimentos de ninho tinham tamanhos muito variáveis, mas não se encontrou qualquer relação significativa com privação. Apareceu, contudo, um efeito significativo inesperado de sexo - as fêmeas armazenaram menos que os machos (de forma geral, comportaram-se menos em relação a alimento: também comeram menos e descascaram menos sementes) - que indiretamente também é contrário a uma hipótese de déficit, porque proporcionalmente as fêmeas perderam mais peso que os machos.

O armazenamento no hamster, ao contrário do que ocorre no rato, não parecia estar diretamente relacionado ao déficit nutritivo do organismo, a despeito de as perdas de peso exibidas pelos animais caírem dentro da faixa na qual se esperaria o efeito.

Mas se poderia pensar num outro mecanismo de integração entre o comer e o armazenamento que representasse uma solução para o problema do ponto de vista do animal. O comportamento poderia estar "ligado-ao-estímulo" ("stimulus bound"), como Glickman (1973) pensava que o comportamento dirigido a material de ninho fosse. A regra poderia ser: "Colete alimento, sempre que tiver oportunidade". De qualquer modo, em princípio, a regra poderia ser esta com um adendo: "Intensifique a atividade, em condições de déficit. Mas não foi isto o que encontramos.

Uma possibilidade é pensar numa espécie de com - pensação que se daria por ausência de fatores inibitórios. Mas, neste caso, não haveria controle, um mecanismo "stimulus bound" daria conta do armazenamento. Isto coloca a questão de quando termina o comportamento, se não há fatores inibitórios como na ingestão. Mais lógico é pensar que estes fatores existem, mas que eles não sofrem as restrições existentes no caso da ingestão propriamente dita.

Diferentes fatores podem estar implicados na modulação do armazenamento. Entre eles podem estar características da toca. Experimentos feitos por César Ades e José Carlos Sariego (comunicação pessoal) mostram que existem processos de medida

e critérios de terminação para o armazenamento de material de ninho. A quantidade armazenada depende do espaço disponível na toca, tal como avaliado pelo animal, não se tratando de uma ques-tão de mera restrição física do espaço. É bem possível que critérios deste tipo também estejam presentes no caso do armazenamento de alimento. A existência de processos de medida/terminação, que é plausível no caso do armazenamento de alimento, e comprovada no caso do armazenamento de material de ninho, leva a restringir a visão do armazenamento como "stimulus bound". A regra poderia ser: "Colete sempre que tiver oportunidade, e dentro de condições de espaço da toca e outras condições relevantes, ligadas ao aspecto do alimento armazenado".

Em nossos próprios estudos a respeito do comportamento de construção de ninho no hamster (Otta, 1979), ao contrário de Glickman (1973), não encontramos comportamento rigidamente ligado a estímulo. Encontramos plasticidade e modulação pela experiência passada de contato ou não com material de ninho. E isto parecia surpreendente porque a sobrevivência era perfeita-mente possível na ausência de um ninho, nas condições de temperatura utilizadas. Como o armazenamento de alimento tem tantas semelhanças formais com a acumulação de material de ninho, pensamos que ele também poderia exibir flutuações, em função da experiência passada de contato ou não com alimento, ainda que desvinculadas de um estado de déficit orgânico.

A idéia básica foi tentar reproduzir, no laboratório, numa escala de tempo reduzida, flutuações sazonais em disponibilidade de alimento. O comportamento de animais controle, submetidos apenas a condições de abundância, foi comparado com o comportamento de animais experimentais, submetidos a um período de escassez de alimento, intercalado entre períodos de abundân-cia. Os resultados foram sugestivos de um efeito de privação de armazenamento, desvinculado de condições de déficit - indicando alguma intensificação do comportamento, após a experiência de escassez, mas não foram totalmente inequívocos. O efeito mostrou-se fraco, com os procedimentos utilizados. Eventualmente, no entanto, podem ser encontradas evidências de um efeito mais forte, com outras condições experimentais.

Foi encontrado, no entanto, um efeito claro de modo

dulação do armazenamento em função do tipo de dieta com que os animais foram mantidos durante o período de pré-teste. Animais criados apenas com ração armazenaram quantidades significativamente maiores de sementes de girassol, em comparação com aqueles criados com uma dieta composta (ração + sementes). Este efeito de intensificação do armazenamento de um item ausente da dieta de manutenção, quando este item torna-se disponível, está associado a maior atividade de descascamento de sementes e a maior consumo proporcional de sementes por animais mantidos durante o pré-teste com uma dieta formada unicamente por ração.

Pode-se pensar, e há algumas evidências neste sentido na literatura sobre armazenamento de alimento, que haja uma tendência para armazenar o novo. Pode ser útil, para um animal que não é um especialista extremo, uma tendência oportunista, de estocagem de alimentos alternativos. De qualquer modo, é curioso que o hamster tenha uma tendência a buscar o novo, quando se trata de seu comportamento alimentar e de armazenamento, e ao mesmo tempo se apresenta neofóbico, quando se trata de alterações ambientais.

No entanto, este efeito de dieta eventualmente admite uma explicação em termos de déficit nutritivo. Animais criados com ração não diferiam significativamente em peso daqueles criados com ração + girassol, o que exclui uma interpretação em termos de um estado agudo de déficit. Não fica totalmente excluída, contudo, uma interpretação em termos de algum déficit nutritivo específico.

Os resultados sobre o efeito da dieta de manutenção durante o pré-teste, apesar de ainda deixarem algumas dúvidas de interpretação, apontam no sentido de uma modulação do armazenamento, em algumas circunstâncias, em função da experiência com alimento. Aproximam-se, assim, em certo sentido, dos nossos primeiros resultados sobre construção de ninho. É estranho, no entanto, que esta característica de modulação do armazenamento não tenha aparecido como resposta à privação total de alimento.

Passamos a sistematizar, a seguir, algumas perguntas que surgiram ao longo do trabalho, e que podem servir como sugestões para pesquisas futuras que venham a ser realizadas em

torno do mesmo tema.

Direções para a Pesquisa Futura

Referencial geral

A análise da natureza dos mecanismos internos envolvidos na manutenção do equilíbrio nutritivo e na correção de desequilíbrios, utilizando o hamster como sujeito, é um caminho de pesquisa que já está sendo ativamente seguido. É o que indica um exame dos números recentes da revista Physiology & Behavior, uma publicação que dá ênfase especial a artigos que examinam as relações entre nutrição e comportamento. De algum tempo para cá, basta abrir um número da revista, para logo encontrar um artigo sobre controle da ingestão no hamster. O artigo de Silverman e Zucker (1976), que serviu de estímulo para o nosso trabalho, aparece inevitavelmente citado.

A análise comportamental, no entanto, poderia ser ampliada. Uma alternativa de natureza geral para a pesquisa comportamental é a ampliação das opções disponíveis para o animal e uma tentativa de pensar um sistema de padrões interligados. Evidentemente, as vantagens decorrentes de uma aproximação do real têm de ser ponderadas em função do aumento decorrente da dificuldade de análise.

Talvez a pesquisa fisiológica, de elucidação dos mecanismos internos envolvidos na manutenção do equilíbrio nutritivo e na correção de desequilíbrios, tenha também a lucrar com influências como a de Hirsch (1973) que propõe uma mudança de ênfase de um enfoque homeostático para um enfoque que chame atenção para fatores ecológicos e para a história evolucionária. Diferenças entre espécies podem estar relacionadas ao nicho ecológico particular a que se adaptaram ao longo da evolução. Entre os fatores ecológicos potencialmente relevantes podem ser citados o tipo de alimento preferencialmente consumido, o modo dominante de alimentação, o padrão de refeições, o tipo de estratégia forrageadora utilizada por cada espécie.

A homeostase pode depender de processos variados, não sendo sempre do tipo alça-fechada como supõe muitos fisiólogos. Ela é válida em certas condições ecológicas ou em certas condições da ecologia do laboratório. Em outras palavras, variáveis

ambientais podem afetar a maneira como o animal lida com problemas de regulação e deixam suas alças mais abertas do que costumam pensar os teóricos em motivação.

A pesquisa fisiológica deve se integrar com a pesquisa comportamental. Diferentes mecanismos comportamentais e fisiológicos podem ser vistos como soluções diversas para o problema de regulação de peso. A perspectiva da etologia provê um contexto potencial para compreender os padrões de alimentação e a regulação do consumo em espécies bastante diferentes. Nós nos ressentimos da falta de informação sistemática sobre o animal estudado no seu habitat de origem. Mas algumas relações começam a se estabelecer dentro da perspectiva geral de reencontro de princípios gerais a partir de um trabalho centrado no animal.

Uma direção de pesquisa seria retomar, a partir deste referencial, o estudo do próprio rato ou de outras espécies conhecidas, tentando ver se nelas não há algo semelhante ao constatado no hamster, fenômenos que possam ser atribuídos aos mesmos mecanismos que subjazem à não-compensação, à pouca compensação ou à compensação diferente existente no hamster.

Comportamento alimentar

Algumas direções de pesquisa podem ser visualizadas focalizando especificamente o comportamento alimentar. A análise da estrutura do comportamento alimentar no hamster, em condições ad libitum - o controle da ingestão de alimento de refeição para refeição - constitui uma direção possível. Na verdade, o estudo da padronização de refeições constitui um problema em si, independentemente de qualquer relação com privação. Em ratos adultos, encontra-se correlação positiva (deCastro e Balangura, 1975) entre o tamanho de uma refeição e o tempo que se segue até começar outra refeição, o que reflete uma estratégia regulatória. O comportamento é pós-prandial, com o valor nutritivo de uma refeição determinando a duração do intervalo seguinte. Mas não há relação pré-prandial, isto é, não há correlação entre a duração de um intervalo e o tamanho da refeição seguinte. Um tempo grande antes de uma refeição não prediz que um animal vai comer muito. Este resultado parece interessante porque discrepa de estudos com privações impostas, indicando uma relação linear

entre porcentagem de peso perdida e comportamento. O padrão de alimentação livre do próprio rato parece apresentar dificuldades para um modelo homeostático simples.

Segundo Hirsch (1973), a cobaia, ao contrário do rato, não exhibe uma relação pós-prandial forte, embora alguns indivíduos apresentem o padrão. Seria interessante determinar como o hamster se apresenta em relação a este aspecto.

Uma outra questão diz respeito ao estudo de mudanças ontogenéticas no controle da ingestão de alimento. Pode-se ganhar uma compreensão melhor do padrão regulatório do adulto, estudando o desenvolvimento do comportamento alimentar e identificando os processos, à medida em que eles começam a entrar em ação.

Há ainda a análise do padrão alimentar após privação. Muitas análises feitas da reação à privação baseiam-se em dados globais de consumo. Pode haver interesse em investir mais num tipo de medida que tome como unidade a refeição. Comparando o padrão refeição a refeição, após privação e em condições de alimentação livre, é possível identificar exatamente onde se situa o efeito de aumento compensatório a curto-prazo e quando o efeito se perde. Esta descrição vai ser útil para a elucidação dos mecanismos envolvidos.

Uma outra linha possível para a pesquisa futura, que pode mostrar-se frutífera, é aprofundar a análise da seleção de alimentos pelo hamster. Existem formas extremas de especialistas que comem só um tipo de alimento. Neste caso, o reconhecimento de alimentos provavelmente está sob controle genético, podendo independar de experiência. Só trabalhamos com uma situação de dupla escolha, mas esta situação já mostrou uma série de ajustamentos. O hamster exhibe uma escolha de alimento relativamente plástica. Quando o organismo pode escolher entre vários alimentos aceitáveis, que não são todos equivalentes do ponto de vista nutritivo, colocam-se problemas de manutenção de equilíbrio nutritivo, que são bem mais complicados que os enfrentados pelo especialista extremo. Pode-se determinar em que medida a manutenção de um estado de equilíbrio nutritivo depende do comportamento, estudando a auto-seleção de dieta. Uma idéia é privar o animal de alimentos específicos. Na nossa situação de dupla escolha

- ração e girassol - poderíamos verificar os efeitos de um período curto de privação - de um dia, digamos - de ração e depois de girassol. É provável que sejam efetuados ajustamentos compensatórios, evidenciando a participação do comportamento na manutenção do equilíbrio nutritivo.

Três classes gerais de problemas se colocam em relação aos mecanismos de regulação de peso corporal no hamster. Uma classe de problemas diz respeito aos mecanismos internos subjacentes ao controle do comportamento alimentar - início, manutenção e término - em condições de alimentação livre. Em outras palavras, quais são as bases da fome e da saciedade. Trata-se de entender os mecanismos envolvidos na manutenção do equilíbrio nutritivo, em complementação ou como uma outra face do problema da elucidação dos mecanismos envolvidos na correção de desequilíbrios.

Uma outra classe de problemas refere-se à especificação dos mecanismos que permitem a um organismo, que perdeu peso por privação, recuperar a perda. Se não há aumento de consumo, então deve estar havendo aumento na eficiência de utilização do alimento, na fase de realimentação. A natureza precisa do processo - variações na eficiência com que o alimento ingerido é absorvido, variações em ritmo metabólico - aguarda elucidação.

Finalmente, há o problema da rigidez dos critérios de parada da ingestão ou de eventuais fatores inibitórios pós-ingestivos que impediriam o prosseguimento da tendência compensatória iniciada a curto-prazo, após privação. Há muitas hipóteses, mais ou menos fundamentadas empiricamente, mas seguramente ainda não se tem um quadro explicativo integrado. Não faltam inclusive hipóteses francamente antagônicas para explicar o fenômeno. Seria interessante localizar as bases fisiológicas para a transição, que se constata a nível comportamental, de consumo aumentado a curto-prazo, após privação, para ausência de compensação a longo-prazo.

Estudos utilizando procedimentos de fístulas e de cargas gástricas podem ser informativos para a identificação dos fatores iniciais e finais na ingestão. Ratos com fístulas esofágicas e submetidos a privação exibem ingestão aumentada, quando

comparados com controles não submetidos a privação. Hamsters poderiam igualmente ter um mecanismo bucal sensível a privação. Eventuais inibições poderiam estar se dando em outros níveis, a serem determinados.

Ainda uma outra linha de investigação poderia consistir na análise de diferenças individuais em mecanismos de ajustamento comportamental a privação. Os dados de Silverman e Zucker (1976) mostram que existem alguns poucos hamsters compensadores. A compensação comportamental não é, então, um traço totalmente ausente na população. Através de cruzamento seletivo talvez se conseguisse produzir linhagens de indivíduos compensadores e não-compensadores. Da mesma forma, numa população de ratos, um estudo detalhado poderia mostrar diferenças individuais na plasticidade/rigidez de mecanismos de ajustamento comportamental a privação.

Comportamento de descascar alimento

O comportamento de descascar sementes pode ser pensado em interação com o comportamento alimentar. Localizamos um estudo, na literatura, focalizando explicitamente o comportamento de descascar sementes no rato, que pode ser utilizado, em conjunto com os dados obtidos na presente pesquisa, como base para a formulação de perguntas a serem submetidas a teste. Trata-se de um estudo de Kaufman e Collier (1981), que se situa numa linha geral (Lea, 1978) em que se estabelece analogia entre um reforçador (como visto em psicologia) e uma mercadoria (como vista em economia). Há inúmeras demonstrações de que um animal, quando se trata de conseguir comida, não leva em conta apenas a sua fome (enquanto estado fisiológico), mas também os custos da obtenção de alimento. Kaufman e Collier (1981) estudaram os efeitos do custo no manuseio de sementes na alimentação em ratos ou, dizendo de outro modo, a economia no consumo. Ofereceram sementes com casca e sem casca e verificaram que o custo do descasamento é levado em conta no forrageamento. As sementes de baixo custo, sem cascas, foram preferidas em várias condições experimentais. O rato parece interagir com seu ambiente de forma econômica, comportando-se como um organismo que otimiza o aproveitamento de nutrientes, obtendo um máximo de lucro com um dispêndio

dio mínimo de energia. Os resultados ajustam-se à relação custo - benefício que Allison (1979) denomina demanda - decréscimo no consumo de uma mercadoria (comportamento alimentar, no caso), com o aumento do custo desta mercadoria (a casca representa um aumento do custo, no caso).

Regina C. Wielenska e Sérgio Poggetti Filho¹ replicaram parte da pesquisa de Kaufman e Collier (1981), porém em situação de restrição temporal (o alimento permanecendo por 60 minutos e não por vinte e quatro horas) e em condições de privação (22 horas). Mediram o consumo de sementes de girassol com e sem cascas, em sucessivas sessões de exposição a este alimento. Em cada sessão, o animal encontrava alimento numa forma. Os resultados, como os de Kaufman e Collier (1981), apontam no sentido de um equilíbrio entre esforço e consumo. O consumo de sementes sem casca foi maior que o de sementes com casca. Houve, contudo, aumento do consumo das sementes com casca ao longo das sessões, o que sugere um possível efeito de treino. O animal melhora sua habilidade de descascar e ingere uma quantidade maior de sementes.

A proposta é fazer a mesma pesquisa com o hamster, talvez trabalhando com animais mantidos com e sem adição de sementes de girassol à sua dieta, durante o período de pré-teste. Pelos dados de que já dispomos, antecipamos uma aplicação mais difícil de um raciocínio de otimização.

Comportamento de armazenar alimento

Começamos a pensar o comportamento de armazenar alimento em interação com o comportamento alimentar. A idéia com que terminamos o trabalho é que o armazenamento não é meramente um comportamento "ligado-ao-estímulo". A regra é mais complicada que simplesmente "armazene se tiver oportunidade". Apareceram

1 Num trabalho realizado sob orientação do Dr. César Ades, na disciplina "Etologia", ministrada no curso de pós-graduação em Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia da USP (1983).

efeitos, cuja investigação mereceria retomada e aprofundamento, de modulação do desempenho em função da história prévia de contato com alimento, surgindo a qualidade do alimento como uma dimensão importante.

Talvez uma linha interessante de pesquisa seja explorar mais as características do ambiente de desenvolvimento - em termos de estabilidade ou diversidade da dieta - como um determinante do armazenamento e do consumo de alimento. O ambiente pode ser constante ou, ao contrário, variável e imprevisível no tipo e na quantidade de alimento recebida por dia.

Encontramos este tipo de preocupação em Gray e Tardif (1979) em relação ao comportamento alimentar. Estes autores constataram que camundongos Peromyscus leucopus selvagens eram mais diversificados nas suas escolhas de alimento que sua primeira geração criada em laboratório. A explicação sugerida é que os camundongos criados no laboratório foram expostos a condições relativamente estáveis, enquanto aqueles selvagens foram expostos a condições supostamente flutuantes. Flutuações no tipo e na abundância de alimento podem ser determinantes ambien-tais prováveis da diversidade na escolha de alimentos.

A hipótese destes autores é que a diversidade na alimentação de P. leucopus adultos é influenciada pela experiên-cia precoce do indivíduo com dietas estáveis ou flutuantes. Fizeram um experimento para testar esta idéia. Um grupo recebeu alimento diferente cada dia, em quantidade também diferente. O tipo de alimento foi escolhido randômicamente entre quatro possibilidades (castanha do Pará, côco, aveia e gergelim). A quantidade também era variável em torno de uma média (= 2,5 gramas, a quantidade aproximada de alimento consumida por um animal adulto por dia). O grupo estável recebeu uma dieta constante de 0,7 gra-mas de cada alimento diariamente (2,8 gramas no total). Assim, as dietas dos dois grupos eram semelhantes ao longo de um período grande de tempo. O que diferia era o padrão de apresentação do alimento - um padrão previsível e outro imprevisível. Os resultados apoiam a hipótese de que a experiência precoce afeta a di-versidade de alimentação. Indicam que o desenvolvimento em am-bientes imprevisíveis, que flutuam muito, produz padrões alimen-tares diversificados, enquanto o desenvolvimento em ambientes

estáveis produz padrões alimentares mais específicos.

Gray e Tardif (1979) estudaram apenas o consumo de alimento. Seria interessante investigar o armazenamento dentro da mesma preocupação geral.

O armazenamento foi muito estudado - não no hamster, mas no rato - nas décadas de 40 e 50. Hoje encontram-se apenas estudos esporádicos. No que diz respeito ao hamster, o estudo do comportamento alimentar tem despertado interesse muito maior. Mas os autores com frequência lembram do armazenamento e de possíveis relações com as características do comportamento alimentar na discussão dos seus resultados. Propomos que o armazenamento deixe de ser lembrado apenas na hora de discutir resultados, mas que entre, desde o início, no planejamento das pesquisas. A perspectiva é a de obter uma visão mais integrada e unificada do comportamento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ades, C. (1972) A teia e a caça da aranha Argiope argentata. Instituto de Psicologia (USP): tese de doutoramento.
- Alcock, J. (1979) Animal behavior - an evolutionary approach. Massachusetts: Sinauer.
- Allison, J. (1979) Demand economics an experimental psychology. Behavioral Science, 24, 403-415.
- Baker, R. A. (1955) The effects of repeated deprivation experience on feeding behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 48, 37-42.
- Bauer, E. R. e Stebbins, M. M. (1972) Refeeding after differential severity of deprivation. Physiology and Behavior, 9, 489-491.
- Barnes, R. H. e Fiala, G. (1958) Effects of the prevention of coprophagy in the rat. Journal of Nutrition, 65, 103-114.
- Barnes, D. S. e Mrosovsky, N. (1974) Anorexia, food deprivation and hybernation. Physiology and Behavior, 12, 265-270.
- Barnett, S. A. (1958) Experiments on "neophobia" in wild and laboratory rats. British Journal of Psychology, 49, 195-201.
- Bindra, D. (1948) The nature of motivation for hoarding food. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 41, 211-218.
- Blass, E. M. e Hall, W. G. (1976) Drinking termination: interactions among hydratational, orogastric, and behavioral controls in rats. Psychological Review, 83, 356-374.
- Blundell, J. E. e Herberg, L. J. (1973) Effectiveness of lateral hypothalamic stimulation, arousal, and food deprivation in the initiation of hoarding behavior in naive rats. Physiology and Behavior, 10, 763-767.
- Boice, R. (1977) Burrows of wild and albino rats: effects of domestication, outdoor raising, age, experience, and maternal state. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 91, 649-661.
- Bolles, R. C. (1961) The interaction of hunger and thirst in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 54, 580-584.

- Bolles, R. C. (1975) Theory of motivation. Nova York: Harper.
- Borer, K. T. (1974) Absence of weight regulation in exercising hamsters. Physiology and Behavior, 12, 589-597.
- Borer, K. T. e Kooi, A. A. (1975) Regulatory defense of the exercise-induced weight elevation in hamsters. Behavioral Biology, 13, 301-310.
- Borer, K. T., Rowland, N., Mirow, A., Borer, R. C., Jr. e Kelch, R. P. (1979) Physiological and behavioral responses to starvation in the golden hamster. American Journal of Physiology, 236, E105-E112.
- Boyle, P. C., Storlien, L. H. e Keeseey, R. E. (1978) Increased efficiency of food utilization following weight loss. Physiology and Behavior, 21, 261-264.
- Camargo, A. E., Silva, T. C. da e Otta, E. (1983) Regulação de peso corporal em hamsters, após privação e em condições de acesso contínuo a alimento. Caderno de Resumos da XIII Reunião Anual de Psicologia de Ribeirão Preto, resumo nº 23.
- Campbell, C. S., Tabor, J. e Davis, J. D. (1983) Small effect of brown adipose tissue and major effect of photoperiod on body weight in hamsters (Mesocricetus auratus). Physiology and Behavior, 30, 349-352.
- Canguilhem, B. e Marx, C. (1973) Regulation of body weight of the European hamster during the annual cycle. Plugers Archiv - European Journal of Physiology, 338, 169-175.
- Carpenter, J. A. (1956) Species differences in taste preference. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 49, 139-144.
- Cizek, L. J. e Nocenti, M. R. (1965) Relation between water and food ingestion in the rat. American Journal of Physiology, 208, 615-620. Citado em Wright (1976).
- Coates, P. M. e Cross, B. A. (1954) The influence of suckling on food intake and growth of adult female rats. Journal of Endocrinology, 10, 363-367.
- Collier, C. (1969) Body weight loss as a measure of motivation in hunger and thirst. Annals of the New York Academy of Sciences, 157, 594-608.

- Collier, G., Leshner, A. I. e Squibb, R. L. (1969) Dietary self-selection in active and nonactive rats. Physiology and Behavior, 4, 74-82.
- Curio, E. (1976) The ethology of predation. Berlim: Springer.
- Deane, H. W. e Lyman, C. P. (1954) Body temperature, thyroid and adrenal cortex of hamsters during cold exposure and hibernation, with comparisons to rats. Endocrinology, 55, 300-315.
- Day, C. S. D. e Galef, B. G. Jr. (1977) Pup cannibalism: one aspect of maternal behavior in golden hamsters. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 91, 1179-1189.
- deCastro, J. M. e Balangura, S. (1975) Ontogeny of meal patterning in rats and its recapitulation during recovery from lateral hypothalamic lesions. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 89, 791-802.
- Dieterlen, F. (1959) Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (Mesocricetus auratus Waterhouse). Zeitschrift für Tierpsychologie, 16, 47-103.
- Di Girolamo, M. e Rudman, D. (1966) Species differences in glucose metabolism and insulin responsiveness of adipose tissue. American Journal of Physiology, 210, 721-727.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1953) Zur Ethologie des Hamsters (Cricetus cricetus L.). Zeitschrift für Tierpsychologie, 10, 204-254.
- Ewer, R. F. (1968) Ethology of mammals. Londres: Logos Press.
- Fantino, M. e Cabanac, M. (1980) Body weight regulation with a proportional hoarding response in the rat. Physiology and Behavior, 24, 939-942.
- Finger, F. W. e Reid, L. S. (1952) The effect of water deprivation and subsequent satiation upon general activity in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 45, 368-372.
- Fitts, D. A. e Wright, J. W. (1979) Control of feeding during saline consumption and fluid deprivation in hamsters. Physiology and Behavior, 22, 963-969.
- Fitts, D. A. e Wright, J. W. (1980) Control of body fluids and saline intake in hamsters. Behavioral and Neural Biology, 30, 68-79.

- Fitzimons, J. T. e Le Magnen, J. (1969) Eating as a regulatory control of drinking in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 67, 273-282.
- Fleming, A. S. (1976) Ovarian influences on food intake and body weight regulation in lactating rats. Physiology and Behavior, 17, 969-978.
- Fleming, A. S. (1978) Food intake and body weight regulation during the reproductive cycle of the golden hamster (Mesocricetus auratus). Behavioral Biology, 24, 291-306.
- Fregly, M. J. (1967) Effect of hydrochlorothiazide on preference threshold of rats for NaCl solution. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 125, 1079-1082.
- Fregly, M. J. e Kim, K. J. (1970) Specificity of the sodium chloride appetite of hydrochlorothiazide rats. Physiology and Behavior, 5, 595-599.
- Friedman, M. I. e Campbell, B. A. (1974) Ontogeny of thirst in the rat: effects of hypertonic saline, polyethylene glycol, and vena cava ligation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 87, 37-46.
- Galef, B. G. Jr. (1979) Investigation of the functions of coprophagy in juvenile rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 93, 295-305.
- Gerall, A. A. e Thiel, A. R. (1975) Effects of perinatal gonadal secretion on parameters of receptivity and weight gain in hamsters. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 89, 589.
- Glickman, S. E. (1973) Responses and reinforcement. Em R. A. Hinde e J. S. Stevenson-Hinde (Eds.) Constraints on Learning. Londres: Academic Press.
- Glickman, S. E., Fried, L. e Morrison, B. A. (1967) Shredding of nesting material in the Mongolian gerbil. Perceptual and Motor Skills, 24, 474-475.
- Gray, L. e Tardif, R. R. (1979) Development of feeding diversity in deer mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 93, 1127-1135.

- Gumma, M. R. e South, F. E. (1970) Hypothermia and behavioral thermoregulation by the hamster (Mesocricetus auratus). Animal Behaviour, 18, 504-511.
- Gumma, M. R., South, F. E. e Allen, J. N. (1967) Temperature preferences in golden hamsters. Animal Behaviour, 15, 534-537.
- Hall, W. G., Cramer, C. P. e Blass, E. M. (1977) The ontogeny of suckling in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 91, 1141-1155.
- Hall, W. G. e Rosenblatt, J. S. (1978) Development of nutritional control of food intake in suckling rat pups. Behavioral Biology, 24, 413-427.
- Hammer, L. R. (1972) Further hoarding preferences in hamsters. Psychonomic Science, 26, 139-140.
- Hamilton, C. L. (1969) Problems of refeeding after starvation in the rat. Annals of the New York Academy of Sciences, 157, 1004-1017.
- Harder, W. (1949) Zur Morphologie und Physiologie des Blindarmes der Nagetiere. Vert. Dtch. Zool. Ges., 95-109. Citado em Leon (1974).
- Kolb, B. e Nonneman, A. G. (1976) Functional development of prefrontal cortex in rats continues into adolescence. Science, 193, 335-336.
- Herberg, L. J. e Blundell, J. E. (1967) Lateral hypothalamus: hoarding behavior elicited by electrical stimulation. Science, 155, 349-350.
- Herberg, L. J. e Stephens, D. N. (1977) Interaction of hunger and thirst in the motivational arousal underlying hoarding behavior in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 91, 359-364.
- Hinde, R. A. e J. S. Stevenson-Hinde (1973) Constraints on Learning. Londres: Academic Press.
- Hirsch, E. (1973) Some determinants of intake and patterns of feeding in the guinea pig. Physiology and Behavior, 11, 687-704.

- Ho, K. J. (1979) Circadian rhythm of cholesterol biosynthesis: dietary regulation in the liver and small intestine of hamster. International Journal of Chronobiology, 6, 39-50. Citado em Rowland (1982).
- Höetzel, D. e Barnes, R. H. (1966) Contributions of the intestinal microflora to the nutrition of the host. Vitamins and Hormones, 24, 115-171.
- Holland, J. G. (1954) The influence of previous experience and residual effects of deprivation on hoarding in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 47, 244-247.
- Hunt, J. McV. (1941) The effects of infant feeding-frustration upon adult hoarding in the albino rat. Journal of Abnormal and Social Psychology, 36, 338-360.
- Hunt, J. McV., Schlosberg, H., Solomon, R. L. e Stellar, (E. (1947) Studies of the effects of infantile experience on adult behavior in rats: I, Journal of Comparative and Physiological Psychology, 40, 291-304.
- Jacobs, D. L. (1945) Food habits of the golden hamster. Journal of Mammalogy, 26, 199.
- Jonson, K. M., Lyle, J. G., Edwards, M. J. e Penny, R. H. C. (1975) Problems in behavioural research with the guinea pig: a selective review. Animal Behaviour, 23, 632-639.
- Kaufman, L. W. e Collier, G. (1981) The economics of seed handling. The American Naturalist, 118, 46-60.
- Kennedy, G. C. (1953) The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. Proc. Roy. Soc. B., 140, 578-592. Citado em Silverman (1978).
- Kennedy, G. C. (1969) Interaction between feeding behavior and hormones during growth. Annals of the New York Academy of Sciences, 157, 1049-1061.
- Keppel, G. (1973) Design and analysis: a researcher's handbook. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- Kershaw, T. G., Neame, K. D. e Weiseman, G. (1960) The effect of semi-starvation on absorption by the rat small intestine in vitro and in vivo. Citado em Levitsky et al. (1976).

- Kumaresan, P. e Turner, C. (1968) Effect of pregnancy on food consumption and mammary gland growth in rats. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 192, 957-960.
- Kutscher, C. L. (1969) Species differences in the interaction of feeding and drinking. Annals of the New York Academy of Sciences, 157, 539-552.
- Kutscher, C. L. (1971) Hematocrit, plasma osmolality, and plasma protein concentration as estimators of plasma volume in hooded rats during food and water deprivation. Physiology and Behavior, 7, 283-285.
- Kutscher, C. L. (1973) Food-deprivation polydipsia in gerbils: lack of adaptive value and termination with carbohydrate feeding. Physiological Psychology, 1, 125-128. Citado em Wright (1976).
- Kutscher, C. L., Sillman, R. D. e Weiss, I. P. (1968) Food-restriction polydipsia in hamsters. Psychonomic Science, 11, 243-244.
- Lanier, D. L., Estep, D. Q. e Dewsbury, D. A. (1974) Food hoarding in muroid rodents. Behavioral Biology, 11, 177-187.
- Lawrence, D. H. e Mason, W. A. (1955) Food intake in rats as a function of deprivation intervals and feeding rhythms. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 48, 267-271.
- Lea, S. E. G. (1978) The psychology and economics of demand. Psychological Bulletin, 85, 441-466.
- Le Magnen, J. e Devos, M. (1970) Metabolic correlates of meal onset in the free food intake of rats. Physiology and Behavior, 5, 805-814.
- Le Magnen, J., Devos, M., Caudillière, J. P., Louis-Sylvestre, J. e Tallon, S. (1973) Role of lipostatic mechanism in regulation by feeding of energy balance in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 84, 1-23.
- Leon, M. (1974) Maternal pheromone. Physiology and Behavior, 13, 441-453.
- Leon, M. e Moltz, H. (1972) The development of the pheromonal bond in the albino rat. Physiology and Behavior, 8, 683-686.

- Leshner, A. I., Collier, G. H. e Squibb, R. L. (1971) Dietary self-selection at cold temperatures. Physiology and Behavior, 6, 1-3.
- Leshner, A. I., Siegel, H. I. e Collier, G. (1972) Dietary self-selection by pregnant and lactating rats. Physiology and Behavior, 8, 151-154.
- Levin, R. e Ster, J. M. (1975) Maternal influences on ontogeny of suckling and feeding rhythms in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 89, 711-721.
- Levitsky, D. (1970) Feeding patterns of rats in response to fasts and changes in environmental conditions. Physiology and Behavior, 5, 291-300.
- Levitsky, D., Faust, I. e Glassman, M. (1976) The ingestion of food aand the recovery of body weight following fasting in the naive rat. Physiology and Behavior, 17, 575-580.
- Levitsky, D. e Collier, G. (1968) Effects of diet of deprivation on meal eating behavior in rats. Physiology and Behavior, 3, 137-140.
- Lockard, R. B. e Owings, D. H. (1974) Seasonal variation in moonlight avoidance by bannertail kangaroo rats. Journal of Mammalogy, 55, 189-193.
- Lutton, C. e Chevallier, F. (1973) Coprophagie chez le rat blanc: aspects quantitatifs et relation chronologique avec les prises alimentaires. Journal de Physiologie, 66, 219-228.
- Lyman, C. P. (1954) Activity, food consumption and hoarding in hibernators. Journal of Mammalogy, 35, 545-552.
- Lytle, L. D., Moorcroft, N. H. e Campbell, B. A. (1971) Ontogeny of amphetamine anorexia and insulin hyperphagia in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 77, 388-393.
- Marks, H. E. e Miller, C. R. (1972) Development of hypothalamic obesity in the male golden hamster (Mesocricetus auratus) as a function of food preference. Psychonomic Science, 27, 263-265.
- Mayer, J. (1953) Glucostatic mechanisms of regulation of food intake. New Engl. J. Med., 249, 13-16. Citado em Silverman (1978).

- Mayer, J. (1955) Regulation of energy intake and the body weight: the glucostatic theory and the lipostatic hypothesis. Annals of the New York Academy of Sciences, 63, 15-42.
- Meiske, J. C., Salsbury, R. L., Hoefer, J. A. e Luecke, R. W. (1958) Effect of starvation and refeeding on some activities of rumen microorganisms in vitro. Journal of Animal Science, 17, 774-781.
- Marques, D. M., Malsbury, C. W. e Daood, J. T. (1979) Hypothalamic knife cuts dissociate maternal behaviour, sexual receptivity and estrous cyclicity in female hamsters. Physiology and Behavior, 23, 347-355.
- Miceli, M. O. e Malsbury, C. W. (1982) Availability of a food hoard facilitates maternal behaviour in virgin female hamsters. Physiology and Behavior, 28, 855-856.
- Miceli, M. O. e Malsbury, C. W. (1982) Sagittal knife cuts in the near and far lateral preoptic area - hypothalamus disrupt maternal behaviour in female hamsters. Physiology and Behavior, 28, 857-867.
- Mickelson, O. (1956) Intestinal synthesis of vitamins in the non-ruminant. Vitamins and Hormones, 14, 1-95.
- Miller, N. E. (1959) Liberalization of basic S-R concepts. Em Koch, S. (Ed.) Psychology, a study of a science. Nova York: McGraw-Hill.
- Morgan, M. J. (1974) Resistance to satiation. Animal Behaviour, 22, 449-466.
- Morgan, C. T., Stellar, E. e Johnson, O. (1943) Food deprivation and hoarding in rats. Journal of Comparative Psychology, 35, 275-295.
- Morin, L. P. e Fleming, A. S. (1978) Variation of food intake and body weight with estrous cycle, ovariectomy, and estradiol treatment in hamsters (Mesocricetus auratus). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 92, 1-6.
- Mrosovsky, N. e Sherry, D. F. (1980) Animal anorexias. Science, 207, 837-842.
- Mueller, H. C. (1974) Food caching behaviour in the American kestrel (Falco sparverius). Zeitschrift für Tierpsychologie, 34, 105-114.

- Myer, J. S. e Kowell, A. P. (1971) Eating patterns and body weight change of snakes when eating and when food deprived. Physiology and Behavior, 6, 71-74.
- Nims, L. F. e Sutton, E. (1954) Adrenal cholesterol, liver glycogen, and water consumption of fasting and X-irradiated rats. American Journal of Physiology, 177, 51-56.
- Niby, J. e Thiessen, D. D. (1980) Food hoarding in the Mongolian gerbil (Meriones unguiculatus): effects of food deprivation. Behavioral and Neural Biology, 30, 39-48.
- Ota, K. e Yokoyama, A. (1967 a) Body weight and food consumption of lactating rats: effects of ovariectomy and of arrest and resumption of suckling. J. Endocrinology, 38, 251-261.
- Ota, K. e Yokoyama, A. (1967 b) Body weight and food consumption of lactating rats nursing various sizes of litters. J. Endocrinology, 38, 263-268.
- Otta, E. (1979) Construção de ninho no hamster: uma análise motivacional. Instituto de Psicologia (USP): dissertação de mestrado.
- Panksepp, J. (1973) Reanalysis of feeding patterns in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 82, 78-94.
- Paré, W. P. (1974) Feeding environment and the activity-stress ulcer. Bulletin of the Psychonomic Society, 4, 546-548..
- Paré, W. P. e Houser, V. P. (1973) Activity and food restriction effects on gastric and glandular lesions in the rat: the activity stress ulcer. Bulletin of the Psychonomic Society, 2, 213-214.
- Paré, W. P. e Temple, L. J. (1973) Food deprivation, shock stress and stomach lesions in the rat. Physiology and Behavior, 11, 371-375.
- Pfaffman, C. (1964) Taste, its sensory and motivating properties. American Scientist, 52, 187-206.
- Premack, D. e Kintsch, W. A. (1970) A description of free responding in the rat. Learning and Motivation, 1, 321-336.

- Raibaud, P., Dickinson, A. B., Sacquat, E., Charlier, E., Charlier, H. e Moquot, G. (1966) The microflora of the alimentary tract of the rat: II. Quantitative study of the various genera of microorganisms present in the stomach and intestine of conventional rats. Quantitative variations from one individual to another as a function of age. Ann. Inst. Pasteur, 110, 861-876.
- Richter, C. P. (1938) Changes in fat, carbohydrate, and protein appetite in vitamin B deficiency. American Journal of Physiology, 124, 596-602.
- Richter, C. P. e Rice, K. K. (1945) Self-selection studies on coprophagy as a source of vitamin B complex. American Journal of Physiology, 143, 344-354.
- Ritter, R. C. e Balch, O. K. (1976) Ocurrence of insulin induced feeding but absence of 2-deoxy-D-glucose induced feeding in hamsters. Physiologist, 19, 340.
- Ritter, R. C. e Balch, O. K. (1978) Feeding in response to insulin but not 2-deoxy-D-glucose in the hamster. American Journal of Physiology, 234, E20-E24.
- Rosenblatt, J. S. (1950) Hoarding or hauling? Citado em Hinde (1970). Animal Behaviour. Tokio: McGraw-Hill Kogakusha.
- Rosenzweig, M. R. e Leiman, A. L. (1982) Physiological Psychology. Toronto: Heath.
- Ross, S., Smith, W. I. e Woesner, B. L. (1955) Hoarding: an analysis of experiments and trends. The Journal of Genetic Psychology, 52, 307-326.
- Rowland, N. (1978) Effects of insulin and 2-deoxy-D-glucose on feeding in hamsters and gerbils. Physiology and Behavior, 21, 291-294.
- Rowland, N. (1982) Failure by deprived hamsters to increase food intake: some behavioural and physiological determinants. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 96, 591-603.
- Rozin, P. (1964) Comparative biology of feeding patterns and mechanisms. Federation Proceedings, 23, 60-65.

- Rozin, P. (1976) The selection of foods by rats, humans, and other animals. Em Advances in the Study of Behaviour, J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, E. Shaw e C. Beer (Eds.), vol. 6, pp. 21-76. Nova York: Academic Press.
- Salber, P. e Zucker, I. (1974) Absence of salt appetite in adrenalectomized and DOCA treated hamsters. Behavioral Biology, 10, 295-311.
- Scalafani, A., Springer, D. e Kluge, L. (1976) Effects of quinine adulteration on the food intake and body weight of obese and non-obese hypothalamic hyperphagic rats. Physiology and Behavior, 16, 631-640.
- Scalafani, A. e Eiseinstein, D. (1980) 2-deoxy-D-glucose fails to induce feeding in hamsters fed a preferred diet. Physiology and Behavior, 24, 641-643.
- Scott, J. P. (1958) Animal Behavior. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Scelfo, L. M. e Hammer, L. R. (1969) Stimulus preferences in hoarding. Psychonomic Science, 17, 155-156.
- Seligman, M. E. P. (1975) Desamparo. São Paulo: EDUSP (tradução de 1977).
- Seligman, M. E. P. e Hager, J. L. (1972) Biological boundaries of Learning. Nova York: Appleton-Century-Crofts.
- Sherry, D. F., Mrosovsky, N. e Hogan, J. A. (1980) Weight loss and anorexia during incubation in birds. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 94, 89-98.
- Silverman, H. J. e Zucker, I. (1976) Absence of post-fast food compensation in the golden hamster (Mesocricetus auratus). Physiology and Behavior, 17, 271-286.
- Silverman, H. J. (1978 a) Failure of 2-deoxy-D-glucose to increase feeding in the golden hamster. Physiology and Behavior, 21, 859-864.
- Silverman, H. J. (1978 b) Noncompensatory post-fast feeding in the golden hamster (Mesocricetus auratus). Universidade da Califórnia: tese de doutoramento.

- Simek, V. (1968) Influence of intermitent fasting on morphological changes of the digestive system and on the activity of some enzymes in the golden hamster (Mesocricetus auratus). Vestník Československé Společnosti Zoologické (Acta Soc. Zool. Bohemoslavaca), 32, 89-95.
- Simek, V. (1969) Influence of short-term and long-term intermitent fasting on morphological changes of the digestive system of the golden hamster (Mesocricetus auratus). Vestník Československé Společnosti Zoologické, 2, 151-161.
- Simek, V. (1974) Energy metabolism of golden hamsters adapted to intermitent feeding: influence of season and sex. Physiologia Bohemoslavaca, 23, 437-446.
- Simek, V. e Petrášek, R. (1974) The effects of two-time different feeding regimens on food intake, growth rate and lipid metabolism in golden hamster (Rodentia). Vestník Československé Společnosti Zoologické, 2, 152-159.
- Simek, V. (1975) Effect of sex and season on the production and deposition of lipid and glycid reserves on intermittently starving golden hamster. Physiologia Bohemoslavaca, 24, 183-190.
- Sinclair, J. D. e Bender, D. O. (1978) Compensatory behaviors: suggestion for a common basis from deficits in hamsters. Life Sciences, 22, 1407-1412.
- Smith, G. P. e Epstein, A. N. (1969) Increased feeding in response to decreased glucose utilization in the rat and monkey. American Journal of Physiology, 217, 1083-1087.
- Smith, W. I. e Ross, S. (1950) Hoarding behavior in the golden hamster (Mesocricetus auratus). Journal of Genetic Psychology, 77, 211-215.
- Sodoyez, J. C., Luyck, A. S. e Lefebvre, P. J. (1967) Biologic properties of a transplantable islet-cell tumor of the golden hamster. II. Insulin content of the tumor and some metabolic characteristics of the tumor bearing animals. Diabetes, 16, 415-417.
- Spencer-Booth, Y. e Hinde, R. A. (1971) Effects of brief separations from mothers during infancy on behaviour of rhesus monkeys 6-

- 24 months later. Journal of Child Psychology and Psychiatry, 12, 157-172.
- Steffens, A. B. (1969) Bloodglucose and FFA levels in relation to meal patterns in the normal and the ventromedial hypothalamic rat. Physiology and Behavior, 4, 215-225.
- Steffens, A. B. (1970) Plasma insulin content in relation to blood glucose level and meal pattern in the normal and hypothalamic hyperphagic rat. Physiology and Behavior, 5, 147-151.
- Stephens, D. N. (1982) Hoarding behaviour and the defence of body weight in adult rats, following undernutrition during different periods of early development. Quarterly. J. Exp. Psychol., 348, 183-194.
- Stellar, E. (1943) The effect of epinephrine, insulin, and glucose upon hoarding in rats. Journal of Comp. Psychol., 1, 21-32.
- Stellar, E. e Morgan, C. T. (1943) The roles of experience and deprivation in the onset of hoarding behavior in the rat. Journal of Comparative Psychology, 1, 47-56.
- Teitelbaum, P. (1955) Sensory control of hypothalamic hyperphagia. Journal of Comparative and Physiol. Psychol., 48, 156-163.
- Teitelbaum, P. (1966) The use of operant methods in the assessment and control of motivational states. Em Honig, W. K. (Ed.) Operant Behavior. Nova York: Appleton-Century-Crofts.
- Thomas, D. W. e Mayer, J. (1968) Meal taking and regulation of food intake by normal and hypothalamic hyperphagic rats. Journal of Comp. and Physiol. Psychol., 66, 642-653.
- Tigner, J. C. e Wallace, R. J. (1972) Hoarding of food and non-food items in blind, anosmic and intact albino rats. Physiology and Behavior, 8, 943-948.
- Tinbergen, N. (1972) Food hoarding by foxes. Em The animal in its world. Londres: Allen, pp. 315-328.
- Tonge, T. A. e Oatley, K. (1973) Feeding and arteriovenous differences of bloodglucose in rats after injection with 2-deoxy-D-glucose and after food deprivation. Physiology and Behavior, 10, 497-505.
- Verplank, W. S. e Hayes, J. R. (1953) Eating and drinking as a function of maintenance schedule. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 46, 327-333.

- 24 months later. Journal of Child Psychology and Psychiatry, 12, 157-172.
- Steffens, A. B. (1969) Bloodglucose and FFA levels in relation to meal patterns in the normal and the ventromedial hypothalamic rat. Physiology and Behavior, 4, 215-225.
- Steffens, A. B. (1970) Plasma insulin content in relation to blood glucose level and meal pattern in the normal and hypothalamic hyperphagic rat. Physiology and Behavior, 5, 147-151.
- Stephens, D. N. (1982) Hoarding behaviour and the defence of body weight in adult rats, following undernutrition during different periods of early development. Quarterly. J. Exp. Psychol., 348, 183-194.
- Stellar, E. (1943) The effect of epinephrine, insulin, and glucose upon hoarding in rats. Journal of Comp. Psychol., 1, 21-32.
- Stellar, E. e Morgan, C. T. (1943) The roles of experience and deprivation in the onset of hoarding behavior in the rat. Journal of Comparative Psychology, 1, 47-56.
- Teitelbaum, P. (1955) Sensory control of hypothalamic hyperphagia. Journal of Comparative and Physiol. Psychol., 48, 156-163.
- Teitelbaum, P. (1966) The use of operant methods in the assessment and control of motivational states. Em Honig, W. K. (Ed.) Operant Behavior. Nova York: Appleton-Century-Crofts.
- Thomas, D. W. e Mayer, J. (1968) Meal taking and regulation of food intake by normal and hypothalamic hyperphagic rats. Journal of Comp. and Physiol. Psychol., 66, 642-653.
- Tigner, J. C. e Wallace, R. J. (1972) Hoarding of food and non-food items in blind, anosmic and intact albino rats. Physiology and Behavior, 8, 943-948.
- Tinbergen, N. (1972) Food hoarding by foxes. Em The animal in its world. Londres: Allen, pp. 315-328.
- Tonge, T. A. e Oatley, K. (1973) Feeding and arteriovenous differences of bloodglucose in rats after injection with 2-deoxy-D-glucose and after food deprivation. Physiology and Behavior, 10, 497-505.
- Verplank, W. S. e Hayes, J. R. (1953) Eating and drinking as a function of maintenance schedule. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 46, 327-333.

- Vilchez, C. A. e Llanos, J. M. E. (1971) Circadian rhythms in the feeding activity of Oxymycterus rutilans. Role played by light and food availability. J. Interdiscipl. Cycle Res., 2, 73-77.
- Vincent, G. P. e Paré, W. P. (1976) Activity-stress ulcer in the rat, hamster, gerbil and guinea pig. Physiology and Behavior, 16, 557-560.
- Wade, G. N. (1972) Gonadal hormones and behavioral regulation of body weight. Physiology and Behavior, 8, 523-534.
- Wade, G. N. (1976) Sex hormones, regulatory behaviors, and body weight. Em Advances in the Study of Behavior, J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, E. Shaw, C. Beer (Eds.) Nova York: Academic Press.
- Walsh, L. L. (1980) Differences in food, water, and food-deprivation water intake in 16 strains of rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 94, 775-781.
- Wade, G. N. (1983) Dietary obesity in golden hamsters: reversibility and effects of sex and photoperiod. Physiology and Behavior, 30, 131-137.
- Weinber, J. e Wong, R. (1983) Consummatory behavior and adrenocortical responsiveness in the hamster. Physiology and Behavior, 31, 7-12.
- Williams, R. e Campbell, B. (1961) Weight loss and quinine milk ingestion as measures of "hunger" in infant and adult rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 54, 220.
- Wodinsky, J. (1977) Hormonal inhibition of feeding and death in Octopus: control by optic gland secretion. Science, 198, 948-951.
- Wolfe, J. B. (1939) An exploratory study of food hoarding in rats. Journal of Comparative Psychology, 28, 97-108.
- Wong, R. e Jones, W. (1978) Saline intake in hamsters. Behavioral Biology, 24, 474-480.
- Wright, J. W. e O'Kelly, L. I. (1973) Deviations in body fluids during fasting in rats: failure of ADH treatment and non-nutritive bulk in preventing the occurrence of plasma hypovolemia. Physiology and Behavior, 11, 791-800.

- Wright, J. W. (1976) Effect of hunger on the drinking behavior of rodents adapted for mesic and xeric environments. Animal Behaviour, 24, 300-304.
- Zucker, I. (1971) Light-dark rhythms in rat eating and drinking behavior. Physiology and Behavior, 6, 115-126.
- Zucker, I. e Stephan, F. K. (1973) Light-dark rhythms in hamster eating, drinking and locomotor behaviors. Physiology and Behavior, 11, 239-250.
- Zucker, I., Wade, G. N. e Ziegler, R. (1972) Sexual and hormonal influences on eating, taste preferences and body weight of hamsters. Physiology and Behavior, 8, 101-111.