

AQUISIÇÃO E REVERSÃO DE DISCRIMINAÇÕES EM RATOS DESNUTRIDOS
ACQUISITION AND REVERSAL OF DISCRIMINATIONS IN MALNOURISHED RATS

ELIMAR ADRIANA DE OLIVEIRA FELICIANO² E LUIZ MARCELLINO DE OLIVEIRA²

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO, BRASIL

DEISY DAS GRAÇAS DE SOUZA³

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS, BRASIL

RESUMO

Uma deficiência nutricional resulta em alterações morfológicas, neuroquímicas e comportamentais. O objetivo deste estudo foi avaliar a aquisição e a reversão de discriminação em ratos controles e desnutridos. As dietas contendo 16% (Controles – C) ou 6% de proteína (Desnutridos – D) foram oferecidas do nascimento até os 35 dias de idade, quando os dois grupos passaram a receber dieta comercial (recuperação alimentar para os D). Antes dos 85 dias de idade, quando foi iniciado o procedimento de discriminação, o peso corporal foi reduzido em 15% do peso *ad libitum*. Os estímulos discriminativos eram luz ou som: os grupos C e D foram distribuídos aleatoriamente para as condições de LUZ ou SOM. Após a modelagem da resposta de pressão à barra, as respostas passaram a ser reforçadas em esquema de razão variável (VR 12) durante o S^D e extintas na ausência destes estímulos (S^A). Após atingir o índice de 80 % na aquisição da discriminação, foi iniciada a reversão na função dos estímulos: as respostas passaram a ser reforçadas na ausência de LUZ ou de SOM. Os dois grupos mostraram um efeito significativo de sessões nas duas fases. Ambos os grupos, D e C, aprenderam as discriminações, chegando a índices de discriminação superiores a 80%, mas não foram observados efeitos de dieta nem de estímulo. A única diferença a ser apontada foi uma tendência de desempenho melhor na condição de S^D LUZ do que em SOM, embora não tenham sido observadas diferenças entre ratos desnutridos e controles. Na reversão, o índice de discriminação caiu para valores ao redor de 30% na primeira sessão de reversão, sugerindo persistência do controle pelo estímulo discriminativo da fase anterior no início da reversão. Isso ocorreu igualmente para todos os grupos, embora a taxa de respostas dos ratos desnutridos na condição luz mostre uma reversão mais rápida do que a dos demais grupos. Esses dados apontam a necessidade de aprimoramento nos procedimentos para identificar se ocorrem alterações na aprendizagem de discriminação decorrentes da desnutrição.

Palavras-chave: desnutrição proteica, discriminação de estímulos, reversão da discriminação, pressão à barra, ratos

ABSTRACT

A nutritional deficiency often results in multiple morphological, neurochemical and behavioral consequences. This experiment analyzed the acquisition and reversal in a discrimination learning task in control and early malnourished independent groups of rats with light or sound as discriminative stimuli. The animals received diets with 16% (Controls- C) or 6% of protein (Malnourished – M) from birth to 35 days of life. After this period, animals received commercial diet *ad libitum* until the end of the experiment (recovery period for malnourished group). Before day 85 of life, preparing for the discrimination training, the body weight was reduced in 15% of the *ad libitum* weight. During acquisition of the discrimination bar presses were reinforced with water in RV 12:1 during the S^D (Light or Sound) and extinguished during stimuli removal. After an 80% discrimination index was reached, a reversal phase was initiated in which responding was reinforced during the absence light or sound. Both groups showed a significant session effect in both phases. The malnourished discrimination performance was similar to the control animals, and there was no significant effect of diet or stimulus modality. The comparison of the rate of responding between the acquisition and reversal phases showed more significant differences in S^D than in S^D (the animals maintained the rate of responding during the old S^A) and a tendency of better performance during the light S^D than with the sound S^D. However, there were no significant differences between malnourished and control groups. These data suggest that a refinement in procedures is necessary in order to identify more subtle changes in the discrimination learning due to early malnutrition.

Key words: protein malnutrition, discrimination learning, discrimination reversal, sound, light, bar press, rats

1 Trabalho apoiado pela FAPESP. Endereço para correspondência: Luiz Marcellino de Oliveira – Departamento de Psicologia e Educação – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Laboratório de Nutrição, Desenvolvimento e Comportamento, Av. Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil. Fone: (16) 3602 3647, Fax: (16) 3602 4835. E-mail: lmaroliv@ffclrp.usp.br e deisydesouza@gmail.

2 Laboratório de Nutrição, Desenvolvimento e Comportamento- Departamento de Psicologia e Educação, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

3 Laboratório de Psicologia da Aprendizagem, Departamento de Psicologia, Universidade Federal de São Carlos.

No período de formação do Sistema Nervoso Central (SNC) em ratos a deficiência de proteína resulta em alterações morfológicas (Morgane et al., 1993; Morgane, Mokler, & Galler, 2002), neuroquímicas (Almeida, Tonkiss, Galler 1996; Wiggins, Fuller & Enna, 1984) e comportamentais (Levitsky & Strupp, 1995; Smart, 1977).

Grande parte dos estudos com ratos analisou os efeitos da desnutrição sobre o comportamento após um período de recuperação nutricional, realizando medidas dos efeitos em longo prazo da desnutrição no rato adulto. Foram relatados aumentos da locomoção no Campo Aberto (Brioni & Orsingher, 1988; Salas & Cintra, 1979); redução da atividade exploratória (Fraňková, 1968; Fraňková & Barnes, 1968); redução da exploração nas laterais em comparação com as áreas centrais da Tábua de Buracos (de Campos, 2006; de Campos & de Oliveira, 2006) e da caixa de Teste Claro / Escuro (Santucci et al, 1994). Tem sido descrita, entretanto, uma maior exploração dos braços abertos no Labirinto em Cruz Elevado (Almeida, Garcia & de Oliveira, 1993; Almeida, de Oliveira & Graeff, 1994; Pereira da Silva, & de Oliveira, 2005; Riul et al., 1998). Tem sido também mostrada uma maior sensibilidade dos animais desnutridos aos estímulos aversivos e redução do limiar de respostas ao choque (Rocinho, Almeida & de Oliveira, 1997; Smart, Watson & Dobbing, 1975); menores latências de fuga e esquiva e maior resistência à extinção (Almeida & de Oliveira, 1994; de Oliveira & Almeida, 1985; Levitsky & Barnes, 1970, 1973), bem como maiores latências das respostas em procedimentos de esquiva inibitória (Almeida et al., 1992; Lima, de Oliveira & Almeida, 1999).

Em contraste com estes dados, alguns estudos mostraram, em animais adultos, alterações nas interações entre mães e filhotes desnutridos, quando são realizadas medidas concomitantes com o período de exposição à desnutrição (Dal Bello, Riul & de Oliveira, 2005; de Oliveira, 1985; Riul et al., 1999, Levitsky & Barnes, 1972). Os filhotes desnutridos permanecem mais tempo no ninho e em amamentação e menos tempo em ninhadas separadas, o que resulta em menor exploração das áreas fora do ninho. Observações na mesma direção foram descritas em crianças desnutridas no México, mostrando que elas permanecem maior tempo no berço ou no colo da mãe e menor tempo explorando ou brincando fora da casa ou distante da mãe (Chaves, Martinez & Yaschine, 1975). Esses dados com animais e crianças falam a favor da hipótese do *Isolamento funcional* proposta por Levitsky e Barnes (1972), segundo a qual durante a desnutrição há uma predominância dos comportamentos relacionados com alimentação, em detrimento de comportamentos relacionados ao meio ambiente.

Grande parte dos estudos com animais adultos envolve medidas de comportamento exploratório, locomoção ou desempenho em relação a estímulos aversivos, sendo poucos os estudos que avaliaram processos de aprendizagem. Em relação à aprendizagem de discriminação, alguns estudos mostraram que a desnutrição resulta em pior desempenho dos animais desnutridos em procedimentos de discriminação visual em ratos (Castro & Rudy, 1989; Celedon, Smart & Dobbing, 1982; Tonkiss & Stephens, 1981; Tonkiss et al., 1991).

Alguns estudos que avaliaram processos de aprendizagem em labirintos mostraram que animais desnutridos apresentam piores desempenhos em testes de reversão da discriminação (Barnes et al., 1966), enquanto

outros (Cravens, 1974; Smart, 1977) não mostraram diferenças de desempenho entre controles e desnutridos e poucos trabalhos mostraram um melhor desempenho dos animais desnutridos (Smart, 1976). No estudo de Smart (1976), a desnutrição protéica-calórica foi introduzida durante a gestação e a lactação. Em um dos experimentos, o autor mostrou que ratos desnutridos aprenderam a discriminação espacial melhor que os controles; entretanto, depois de alguns dias de testes já não apareciam diferenças entre grupos na discriminação no Labirinto em T. Em outro estudo com um labirinto aquático (Barnes et al., 1966), os autores analisaram a discriminação visual e a reversão da discriminação em ratos. O desempenho foi pior em ratos criados em grandes ninhadas e que após a lactação foram alimentados com dieta com níveis restritos de proteína, em comparação ao desempenho de ratos amamentados em pequenas ou médias ninhadas na lactação e que na pós-lactação receberam dieta com boa quantidade de proteína. Mesmo após três meses de recuperação nutricional, os ratos alimentados com dieta com quantidade adequada de proteína mostraram desempenhos melhores em comparação aos animais alimentados com dieta de baixa quantidade de proteína.

Em uma revisão de 34 artigos sobre aprendizagem, Smart (1977) descreveu diferenças na aprendizagem de discriminação visual e espacial e na reversão da discriminação. Em três dos nove experimentos sobre aprendizagem de discriminação visual, foi observado melhor desempenho dos controles em relação aos desnutridos; os outros seis experimentos não mostraram diferenças significantes entre grupos. Em quatro experimentos sobre discriminação espacial,

apenas um mostrou melhor desempenho dos controles em relação aos desnutridos; em três não foram encontradas diferenças significantes. Quando foi analisado o desempenho na reversão da discriminação (seis estudos), o autor comenta que apenas em um estudo foi observado um melhor desempenho dos controles em relação aos desnutridos; nos demais, as diferenças não foram significativas.

A maioria destes estudos sobre os efeitos da desnutrição em animais adultos se caracteriza por testes rápidos, em sessões de curta duração. Os estudos de aprendizagem deveriam analisar mudanças no responder, ao longo de sessões repetidas, para melhor avaliar os processos de aprendizagem (Catania, 1998/1999).

Um refinamento de procedimento para avaliar processos de aprendizagem de discriminação em ratos foi realizado por Tonkiss & Stephens (1981) que mostraram não haver diferença entre ratos desnutridos e controles diante de um estímulo luminoso que sinalizava punição, nem mesmo quando um tom de 1.000 Hz era sobreposto ao estímulo luminoso. As diferenças entre grupos apareceram quando o tom foi apresentado sozinho, e neste caso, os controles apresentaram índices de supressão diante do tom maiores do que os desnutridos, mostrando que os controles aprenderam a emparelhar TOM e LUZ, enquanto que os desnutridos não apresentaram esta eficiência em responder a duas modalidades de estímulos que sinalizavam punição.

Estudos envolvendo procedimentos de aprendizagem observacional, redundante e latente, mostraram um pior desempenho na aprendizagem em animais desnutridos (Levitsky, 1979) e na maioria dos procedimentos as diferenças entre grupos somente são observadas quando são analisados aspectos mais sutis, como

no estudo de Tonkiss & Stephens (1981). Para detectar diferenças entre grupos, as medidas devem separar desempenho de processos de aprendizagem propriamente ditos, como propõe Levistky (1979).

Na aprendizagem discriminativa o procedimento de reversão das funções dos estímulos, após a aquisição inicial é útil para descrever a resistência do controle de estímulos exercido pelo estímulo estabelecido como S^D, quando sua função muda durante a fase de extinção (Dube, Callahan, & McIlvane, 1993). Estudos sobre reversão de discriminação em ratos, sem envolver desnutrição, têm requerido aprendizagem de discriminações de posição esquerda/direita (North, 1950), discriminações entre branco/preto (Mackintosh, McGonigle, Holgate & Vanderver, 1968), discriminações de odores (Nigrosh, Slotnick & Nevin, 1975) ou, ainda, a comparação de discriminação entre estímulos visuais e olfativos (O'Grady & Jennings, 1974). Todos esses estudos têm salientado a necessidade de refinamento dos procedimentos para identificar melhor o controle de estímulos na situação de teste de discriminação.

O objetivo desse estudo foi avaliar a aquisição e a reversão da discriminação em ratos controles e desnutridos, analisando os índices de discriminação e a distribuição da taxa de respostas, utilizados como estratégia para identificar aspectos da aquisição e da reversão da discriminação que pudessem encontrar-se alterados pela desnutrição. Luz ou som foram empregados como estímulos discriminativos durante a aquisição da discriminação, para diferentes grupos de sujeitos, enquanto a ausência desses estímulos foi empregada como S^A; na reversão, a ausência de som ou de luz passou a ser correlacionada com reforço, enquanto a presença de som ou de luz passou a ser correlacionada com extinção.

MÉTODO

Sujeitos

Foram utilizados 34 ratos machos, da espécie *Rattus norvegicus*, linhagem *Wistar*, criados em biotério mantido com uma temperatura em torno de 25 °C e iluminação artificial programada para ciclos de claro e escuro, com duração de 12 horas cada um, com o início do ciclo claro às 6:00 horas. Os animais eram provenientes de ninhadas de ratos compostas no dia do parto (ratas-mães, seis filhotes machos e duas fêmeas), obtidas de cruzamentos realizados no Laboratório de Nutrição, Desenvolvimento e Comportamento. Foram compostas sucessivas ninhadas, mantidas em gaiolas de polipropileno (40x 30x 10 cm) até completar pelo menos oito animais por grupo em cada condição de dieta e de estímulo discriminativo.

No período da *lactação* (0 a 21 dias de idade) e da *pós-lactação* (22 a 35 dias de idade), os animais receberam dietas especiais, preparadas no Laboratório de Nutrição, Desenvolvimento e Comportamento contendo 16% (Controles – C) e 6% de proteína (Desnutridos – D). A dieta de 16% de proteína continha também 8% de gordura (óleo vegetal), 5% de mistura de sais minerais, 1% de mistura de vitaminas, 0,2% de colina e 69,8% de carboidrato (amido de milho). A dieta de 6% de proteína mantinha as proporções dos nutrientes utilizados na dieta de 16%, com exceção do carboidrato (79,8%)

Aos 21 dias de idade, os filhotes foram desmamados, colocados em gaiolas individuais de polipropileno (30x19x13 cm) e continuavam a receber as mesmas dietas oferecidas na lactação até 35 dias de idade. Dos 35 dias aos 81 dias de idade foi fornecida dieta comercial (Nuvilab – Nuvital, Toledo, Pr) e água

ad libitum para todos os grupos de animais, que eram pesados semanalmente.

Dos 77 aos 81 dias de idade, os animais controles e desnutridos foram pesados diariamente para a obtenção do peso corporal médio com água e dieta *ad libitum* (linha de base). Aos 81 dias de idade, foi iniciada a restrição de oferta de água (privação) para todos os sujeitos até a obtenção do peso corporal de 85% do peso, em relação à linha de base. Todos os animais adquiriram essa redução de peso após 3 ou 4 dias de restrição. Os animais foram aleatoriamente designados para quatro grupos: Controle Luz (CL), Desnutrido Luz (DL), Controle Som (CS) e Desnutrido Som (DS).

Aos 85 dias teve início a participação dos sujeitos nas sessões experimentais para o treino de discriminação.

Equipamento

Para o experimento de discriminação e reversão foram utilizadas 12 caixas de Skinner (20,4 x 24,3 x 20,5 cm), modelo FUNBEC – São Paulo, modificados pela *Insight Equipamentos Científicos*. As caixas tinham três paredes de alumínio e uma parede frontal (porta) de acrílico transparente, assim como o teto.

As caixas foram colocadas em câmaras de madeira (55 x 54 x 54 cm) para o isolamento de possíveis interferências de estímulos externos. Dentro das câmaras foram instalados sistemas de exaustão e circulação de ar (ventoinhas) e uma luz ambiente (6 Watts).

Nas fases de discriminação e reversão foi adaptada uma chapa de aço (15 x 21 cm) que cobria a porta de acrílico da câmara de isolamento, para melhor controle da iluminação. A barra, o bebedouro e a luz ambiente de cada caixa, bem como a luz e o som usados como estímulos discriminativos

(S^{Ds}) foram comandados por uma interface de 64 canais de entrada e 64 de saída, acoplada ao computador (IBM PC Pentium 2.2). A programação de todos os parâmetros do procedimento foi realizada por um programa desenvolvido especialmente para o gerenciamento do procedimento e o registro de dados deste estudo (de autoria de Eldereis de Paula, do Departamento de Física e Matemática da USP de Ribeirão Preto).

Procedimento

O experimento teve início com a modelagem da resposta de pressão à barra e fortalecimento da resposta sob esquema de reforçamento contínuo. Em seguida, foi conduzida a fase de discriminação, em que as respostas eram reforçadas em esquema de reforço intermitente na presença de um estímulo (som ou luz) e colocadas em extinção na ausência do estímulo, até o critério de estabilidade. Atingido o critério, teve início a fase de reversão da discriminação, que permaneceu em vigor durante 10 sessões experimentais. A seqüência geral do procedimento está resumida na Tabela 1.

Discriminação de som ou de luz. O treino de discriminação foi conduzido em sessões de 20 ciclos de S^D e S^A para cada grupo, de acordo com um esquema múltiplo reforço/extinção (*mult VR-Ext*). No componente com reforço foi empregado um esquema de Razão Variável (VR 12); o número médio de respostas requeridas para obtenção do reforço foi modelado gradualmente, até atingir VR 12. As respostas dos animais expostos ao Som como estímulo discriminativo eram reforçadas durante a apresentação do som (2.5 Khz) e não eram reforçadas durante o período sem som. As respostas dos animais expostos à Luz como S^D

eram reforçadas durante a apresentação da luz (1000 Lux) e não eram reforçadas durante o período de ausência total de luz (S^A). A alternância entre os componentes com S^D (som ou luz) e S^A (ausência de som ou de luz) bem como a duração dos componentes foram programados pelo *software*, que também comandava o registro das respostas, reforços e dos intervalos entre respostas.

Os períodos de som ou de luz tinham a duração variável dependendo da seqüência programada e permaneciam em vigor até que fossem obtidos três reforços na presença de cada S^D . Os valores da razão em cada componente eram selecionados aleatoriamente pelo programa. Após cada período de S^D era iniciado o componente sinalizado com S^A , também com

durações variáveis (30, 90 ou 120 s), selecionadas aleatoriamente pelo programa.

O treino foi prolongado até que o desempenho atingisse um índice de discriminação igual ou superior a 80% em seis sessões. Para a análise da estabilidade do desempenho na discriminação foram avaliadas as médias dos índices de discriminação nas últimas seis sessões. O desempenho foi considerado estável quando o índice médio das três primeiras sessões do bloco de seis sessões não diferisse em mais que 10 % da média do índice de discriminação das três últimas sessões. O critério de estabilidade foi atingido na 15^a. sessão, depois da qual foi iniciada a fase de reversão da discriminação.

Reversão da discriminação. Nesta fase, as respostas dos sujeitos (controles e desnutridos),

Tabela 1

Procedimento de treino nas fases de aquisição e reversão da discriminação com especificação dos estímulos utilizados como S^D e S^A (antecedente), respectivos procedimentos nos componentes do esquema múltiplo e duração de cada componente.

1. Treino da discriminação			Reversão da discriminação		
Antecedente $S^D - S^A$	Procedimento	Duração componente	Antecedente $S^D - S^A$	Procedimento	Duração componente
S^D - SOM (2,5 KHz)	VR 12	3 reforços	S^D - Ausência de Som	VR 12	3 reforços
S^A - Ausência de Som	Extinção	30, 90 ou 120 s	S^A - Som	Extinção	30, 90 ou 120 s
S^D - Luz (1000 Lux)	VR 12	3 reforços	S^D - Ausência de Luz	VR 12	3 reforços
S^A - Ausência de Luz Extinção	Extinção	30, 90 ou 120 s	S^A - Luz	Extinção	30,90 ou 120 s

que vinham sendo reforçadas no componente sinalizado com som, passaram a ser reforçadas no componente sem som. Portanto, a ausência de som passou a sinalizar ocasião para reforçamento (S^D) e a presença de som passou a sinalizar extinção. As respostas dos animais expostos ao S^D luz (controles e desnutridos) passaram a ser reforçadas durante o período sem luz (novo S^D) e as respostas durante o período luz (novo S^A) não foram reforçadas. A reversão da discriminação foi mantida durante 10 sessões.

Análise Estatística. Os dados de peso corporal e ingestão de dieta foram submetidos à Análise de Variância (ANOVA) de dois fatores (*dieta x dias*), com medida repetida no fator dia, seguida de uma análise *post-hoc* usando o teste *Newman-Keuls*.

Os dados dos índices de discriminação e reversão foram submetidos a uma análise não paramétrica usando o teste de *Kruskal-Wallis*, com medida repetida no fator sessão utilizando o teste de *Friedman*.

As taxas de respostas (R/s) dos grupos (S^D e S^A) nas fases de discriminação e reversão foram submetidas ao teste de *Kruskal-Wallis* seguidas por uma análise de comparação de duas amostras independentes utilizando o teste de *Mann-Whitney*. As taxas de respostas de cada grupo separadamente durante as seis sessões finais da fase da discriminação e das três sessões iniciais da fase de reversão foram analisadas pelo teste de *Wilcoxon*.

Foi considerado como nível de significância um valor de $p < 0,05$.

RESULTADOS

Peso Corporal

Com relação aos pesos das ratas-mães na lactação, a ANOVA não mostrou efeito significativo do fator dieta [$F(1, 4) = 1,16$; $p =$

$0,34$], mas apontou um efeito significativo do fator dia [$F(3, 12) = 59,70$; $p < 0,001$] e uma interação significativa entre os fatores dieta x dia [$F(3, 12) = 12,97$; $p < 0,001$], evidenciando uma perda de peso de 62,8% das ratas desnutridas em comparação com o peso no início da lactação, enquanto que as ratas controles praticamente mantiveram seus pesos, ao longo da lactação.

O peso dos filhotes na lactação mostrou um efeito significativo do fator dieta [$F(1, 4) = 34,88$; $p < 0,05$], do fator dia [$F(3, 12) = 77,30$; $p < 0,05$] e uma interação significativa entre os fatores dieta x dia [$F(3, 12) = 28,08$; $p < 0,05$], evidenciando que nesse período as diferenças de peso corporal dos animais controles e desnutridos aumentaram sensivelmente. Pela análise de comparações múltiplas, observa-se que esta diferença aparece a partir da segunda semana dessa fase, nos dias 14 e 21, com as ninhadas desnutridas chegando ao final da fase de lactação com peso cerca de 60% menor que as ninhadas controles. Aos 35 dias de idade, os controles pesavam em média 217,2 gramas $\pm 7,9$ e os desnutridos 35,2 gramas $\pm 2,7$. A oferta de dieta adequada após os 35 dias de idade (recuperação nutricional) não foi suficiente para igualar o peso dos desnutridos aos dos controles e aos 77 dias de idade, os controles pesavam em torno de 509,1 gramas $\pm 4,3$ e os desnutridos pesavam 307,7 gramas $\pm 7,5$.

Índice de Discriminação

A análise estatística dos índices de discriminação (Número de respostas em S^D / Número de respostas em $S^D + S^A \times 100$) não mostrou diferenças significativas para os fatores dieta e estímulo, mas foi significativa no fator sessão ($p < 0,05$). A Figura 1 mostra a aquisição da discriminação, medida pelo índice médio

de discriminação, para sujeitos controles e desnutridos, entre luz e ausência de luz (Painel superior - CL/ DL) e entre som e ausência de som (Painel inferior - CS / DS). Nas duas primeiras sessões o índice de discriminação ficou próximo de 50%, evidenciando responder indiscriminado na presença tanto de S^D quanto de S^A , mas aumentou gradualmente a partir da terceira ou quarta sessão e se estabilizou ao longo das sessões 10 a 15, quando foi atingido o critério de estabilidade para esta fase.

A Tabela 2 apresenta os índices de discriminação (médias) dos sujeitos de cada grupo nas últimas seis sessões da fase de discriminação e nas três primeiras sessões da fase de reversão. A análise estatística dos índices na fase de reversão mostra um perfil semelhante ao da discriminação. Não foram observadas diferenças significativas para o fator dieta (C/ D) nem para o fator estímulo (som ou luz), mas houve uma diferença significativa no fator sessão ($p < 0,05$). O índice de discriminação caiu

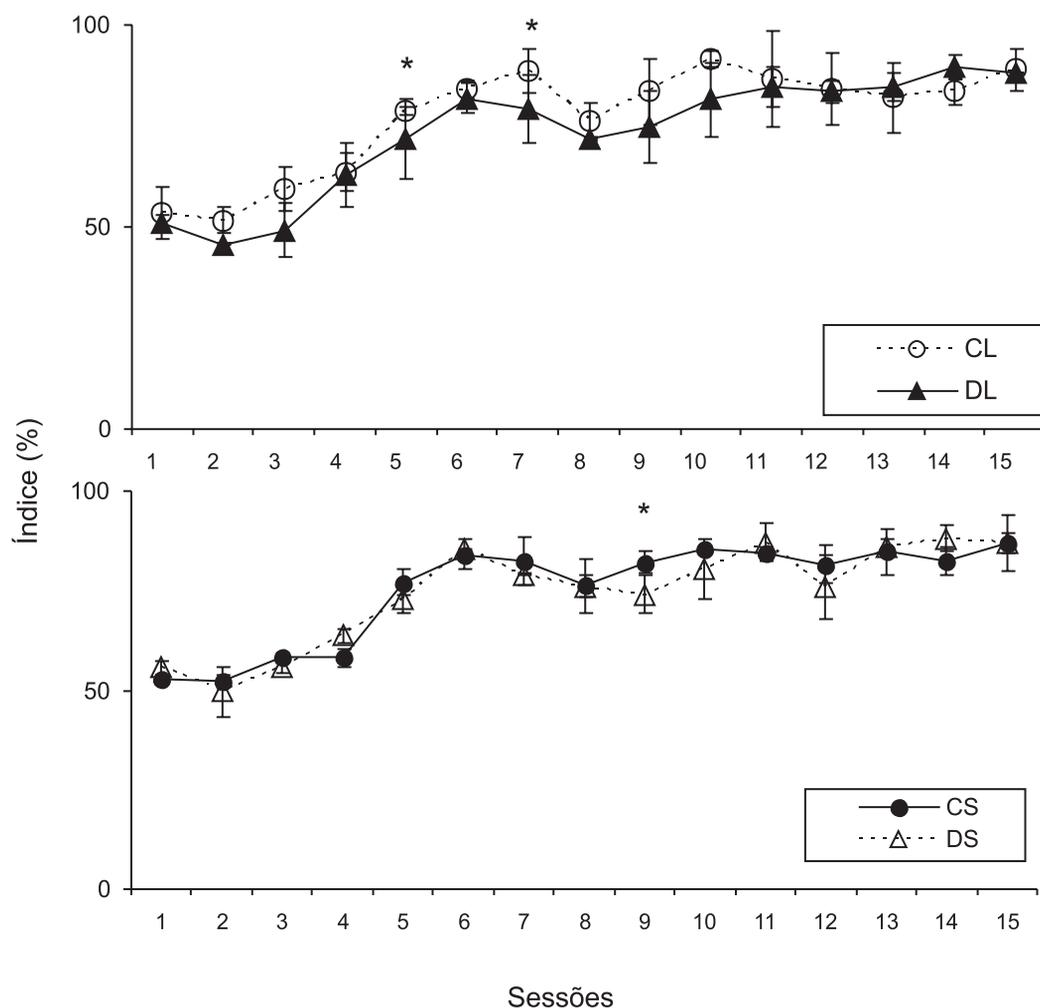


Figura 1: Média do índice de discriminação dos grupos Controle Luz (CL) e Desnutrido Luz (DL) (parte superior) e Controle Som (CS) e Desnutrido Som (DS) (parte inferior), nas sessões 1 a 15 da discriminação. As linhas verticais representam o Erro Padrão da Média. O asterisco (*) indica diferença estatisticamente significativa no fator sessão (sessões 1 a 15) de acordo com o teste de *Friedman*.

Tabela 2

Média do índice de discriminação (%) nas seis últimas sessões da fase de Discriminação e nas três sessões iniciais da fase de Reversão, para os grupos Controle Luz (CL), Desnutrido Luz (DL), Controle Som (CS) e Desnutrido Som (DS).

Grupos	Discriminação						Reversão da discriminação		
	Seis sessões finais						Três sessões iniciais		
	10 ^a .	11 ^a .	12 ^a .	13 ^a .	14 ^a .	15 ^a .	1 ^a .	2 ^a .	3 ^a .
CL	91,6	86,7	84,1	82,0	83,4	89,0	34,6	44,9	50,2
DL	81,5	84,5	83,4	84,6	89,6	88,0	28,9	66,1	47,2
CS	85,4	84,3	81,4	84,7	82,3	86,9	38,1	50,0	55,2
DS	80,4	87,0	75,9	86,1	88,1	86,9	33,2	41,4	46,9

de valores maiores que 85% na última sessão, para valores entre 28 e 38% na primeira sessão de reversão, sugerindo que o controle pelo estímulo discriminativo da fase anterior persistiu nas primeiras sessões da reversão. Isso ocorreu igualmente para todos os grupos (tanto controles quanto desnutridos) e independente da modalidade do estímulo (luz ou som). Nas duas sessões seguintes o responder tornou-se novamente indiscriminado (ao redor de 50%), antes que a nova discriminação fosse aprendida.

Taxa de Respostas Durante o S^D

Os grupos não apresentaram diferenças em relação à taxa de respostas na linha de base da discriminação (seis últimas sessões). Na fase de reversão da discriminação (sessões um, dois e três) a análise da taxa (Respostas por segundo ou R/s) no S^D não mostrou diferenças entre grupos, com exceção do grupo CL que apresentou mais respostas que o DL na sessão três da reversão. O desempenho de cada grupo nas três sessões iniciais da reversão, em comparação com a linha de base da discriminação (seis últimas sessões), mostrou

diferenças significativas para todos os grupos, com exceção do grupo DL nas sessões dois e três, como pode ser observado na Figura 2. De modo geral, no início da reversão a taxa de respostas na presença do estímulo que passou a ser correlacionado com reforço (mas diante do qual os sujeitos tinham uma história de extinção) foi menor que a taxa de respostas na presença do S^D durante a fase final da discriminação; ao longo das duas sessões seguintes, a taxa aumentou gradualmente, aproximando-se dos valores de linha de base, indicando que o novo estímulo na presença do qual as respostas estavam sendo reforçadas começou a adquirir controle discriminativo.

Taxa de Respostas Durante o S^A

Não houve diferença significativa entre os grupos nas seis últimas sessões da discriminação (Linha de base). A análise estatística da taxa de respostas (R/s) no S^A nas sessões iniciais da fase de reversão não mostrou diferença entre grupos, com exceção do grupo CL que apresentou mais respostas que o DL nas sessões dois e três da reversão ($p < 0,05$).

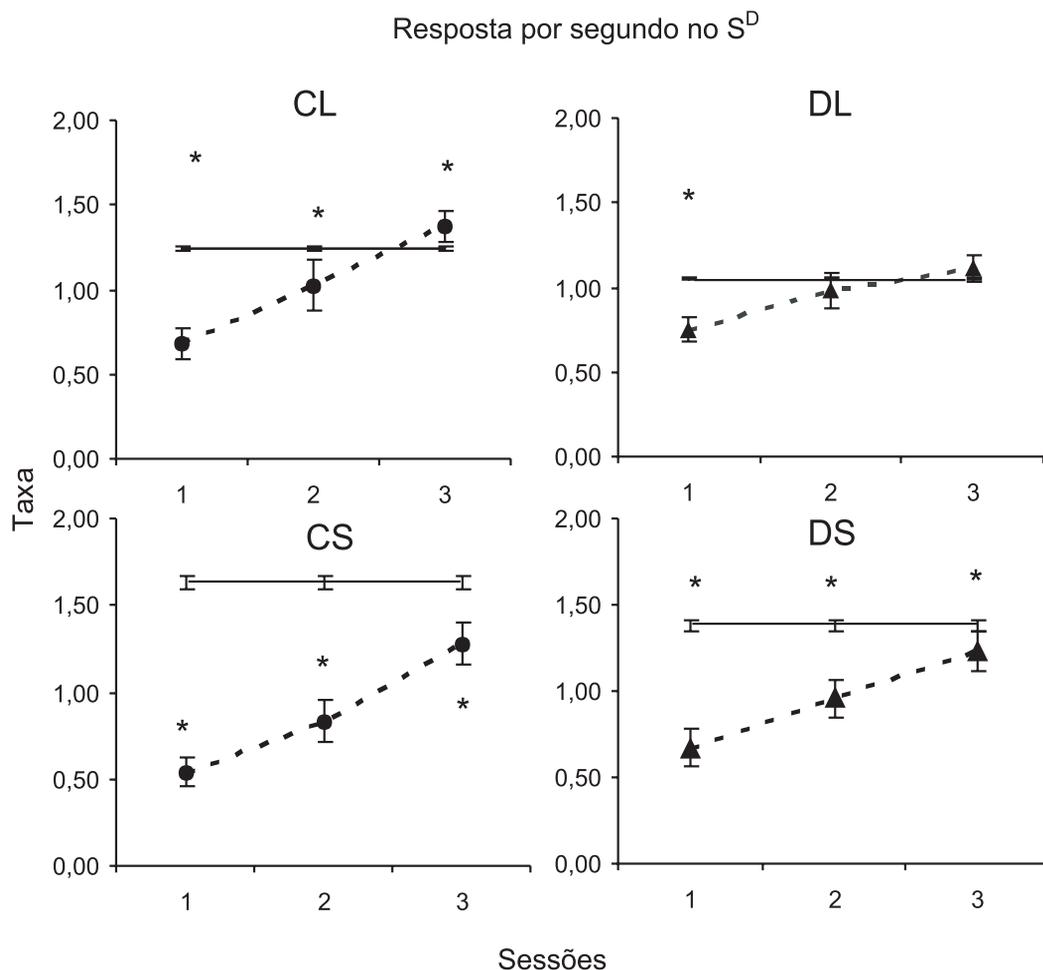


Figura 2: Taxa de respostas (R/s), durante o estímulo discriminativo (S^D) dos grupos CL/ DL (Parte Superior) e CS / DS (Parte Inferior), nas três sessões iniciais da fase de reversão (linhas tracejadas), em comparação com a taxa média nas seis sessões finais da fase de discriminação ou linha de base (linhas cheias). As linhas verticais representam o Erro Padrão da Média. O asterisco (*) indica diferença estatisticamente significativa nas sessões da reversão (um, dois e três) em comparação às seis últimas sessões da discriminação de acordo com o teste de *Wilcoxon*.

A comparação do desempenho de cada grupo nas sessões um, dois e três da reversão com a linha de base da discriminação mostrou diferenças significativas para todos os grupos ($p < 0,05$) com exceção do grupo DL na sessão um, como mostra a Figura 3. O responder na presença do novo S^A (na presença do qual os sujeitos tinham uma história de reforço) foi sistematicamente maior que a observada no final da discriminação, com exceção do Grupo DL, para o qual a taxa diminuiu ao longo das três

sessões de reversão, aproximando-se das taxas de linha de base.

DISCUSSÃO

A avaliação dos pesos corporais na lactação (dias 0, 7, 14 e 21) confirmou os efeitos da dieta de 6% de proteína, que estão de acordo com dados obtidos anteriormente no mesmo laboratório (Riul et al., 1999; Pereira da Silva & de Oliveira, 2005). No primeiro dia da lactação

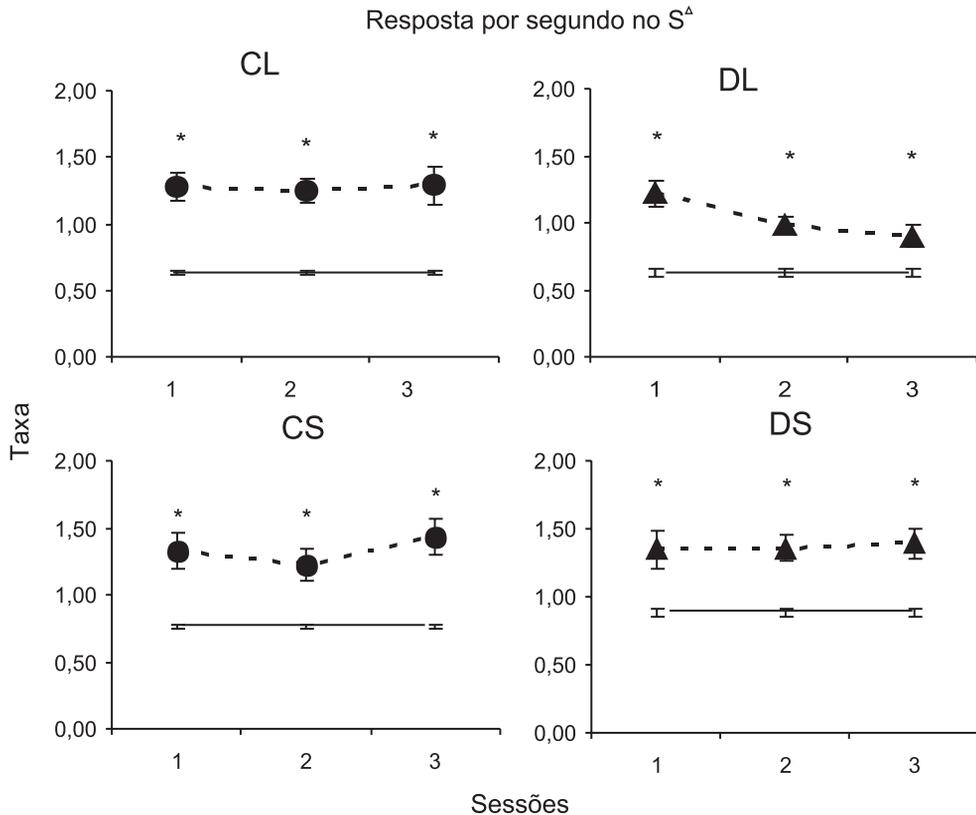


Figura 3: Taxa de respostas (R/s) durante o S^A dos grupos CL e DL (Parte Superior) e CS e DS (Parte Inferior), nas três sessões iniciais da reversão (linhas tracejadas). As linhas cheias representam a taxa média nas seis sessões finais da discriminação (linha de base). As linhas verticais representam o Erro Padrão da Média. O asterisco (*) indica diferença estatisticamente significativa entre as taxas finais na discriminação e as taxas no início da reversão, de acordo com o teste de *Wilcoxon*.

as ratas-mães não apresentaram diferenças significativas de pesos, mas com a introdução das dietas as ratas-mães desnutridas perderam mais peso que as ratas-mães controles, ao longo desse período. A evolução do peso corporal dos filhotes mostrou claramente os efeitos da dieta, desde que aos 35 dias de idade os ratos desnutridos mostraram uma acentuada redução do peso (83,8%) em relação aos pesos dos controles. A recuperação nutricional não foi suficiente para igualar os pesos entre desnutridos e controles, isto é, mesmo depois de 46 dias de recuperação nutricional com dieta à vontade, o peso dos desnutridos ainda estava abaixo dos controles (39,6 %). Esses dados indicam que o controle

de dieta gerou os efeitos nutricionais que permitiram caracterizar os grupos com perfis claramente diferentes – nutridos e desnutridos-necessários para a avaliação comportamental proposta para o estudo.

A comparação entre desnutridos e controles na discriminação de luz ou som mostrou que não ocorreram diferenças entre grupos, principalmente quando se analisa apenas os índices de discriminação (razão baseada no número de respostas), como mostrado na Figura 1. Esse resultado está de acordo com estudos que também não mostraram diferenças entre desnutridos e controles na aquisição da discriminação (Levitsk, 1979) e

nos quais eram conduzidas poucas sessões de treino e as medidas eram baseadas apenas em número de respostas.

No presente estudo, a análise detalhada da fase de aquisição da discriminação até um critério de estabilidade e da nova aquisição quando as funções dos estímulos foram revertidas, tinha por objetivo verificar se ocorriam diferenças ao longo do processo de aprendizagem e não apenas nos resultados finais. A análise da taxa de respostas durante a discriminação (Figuras 2 e 3) mostrou pequenas diferenças entre grupos que não foram observadas na análise dos índices de discriminação. Essa constatação sugere que análises mais refinadas podem permitir visualizar melhor a distribuição das respostas e detectar possíveis diferenças entre controles e desnutridos ao longo do processo de aprendizagem. Embora a análise estatística não tenha evidenciado diferenças significativas entre os grupos no índice de discriminação na fase de aquisição, a distribuição de taxas no S^D e no S^A permitiu identificar um padrão diferente para os animais desnutridos, que sugere uma reversão mais rápida para esse grupo; isto é, as taxas que eram mais baixas na ausência de luz e mais elevadas em sua presença, de acordo com as contingências em vigor na fase de discriminação, mantiveram essa tendência na primeira sessão de reversão, mas a partir da segunda sessão estavam totalmente invertidas, mostrando que o comportamento dos animais se ajustou às novas contingências da fase de reversão. Para os demais grupos, a taxa no S^D também aumentou ao longo das sessões iniciais de reversão (indicando sensibilidade ao reforço), porém para esses, diferentemente do Grupo DL, as taxas no S^A mantiveram-se elevadas. Essas diferenças nas taxas de respostas foram sutis e

não permitiram distinguir entre os grupos, mas sugerem que essa análise poderá ser mais útil do que as análises que consideram apenas os índices de discriminação.

Apesar disso, os resultados deste estudo têm um alcance limitado para a interpretação de processos de aprendizagem e o controle das variáveis que afetam o desempenho ainda continua como um desafio; novas contingências ou mudanças em procedimentos podem levar a uma melhor análise da aprendizagem de discriminação. Por exemplo, embora no presente estudo o procedimento tenha sido planejado para estabelecer o controle por estímulos exteroceptivos (luz ou som), o responder também pode ter sido afetado pela interferência de estímulos proprioceptivos associados com o padrão de responder gerado pelo esquema de razão variável. O padrão estável em alta frequência do responder gerado por esse esquema, tanto na aquisição da discriminação como na reversão, pode ter mascarado os efeitos mais sutis do controle do responder pelos estímulos som ou luz. O emprego de outros esquemas de reforço, que gerem taxas intermediárias e regulares, como os esquemas de intervalo variável, poderia ajudar a elucidar essa questão.

Uma outra alternativa, que vem sendo empregada em nosso laboratório e que tem se mostrado eficiente para evidenciar diferenças entre desnutridos e controles na discriminação de estímulos, consiste em um procedimento em que uma única resposta produz os estímulos (S^D , S^A) em cada tentativa, diminuindo os efeitos dos esquemas de reforçamento.

Os estímulos discriminativos empregados e os procedimentos de treino de discriminação também são relevantes. Um dado preliminar obtido no mesmo laboratório mostra que a

manipulação da saliência dos estímulos Linha e Triângulo, pelo aumento da intensidade da iluminação que projeta os estímulos na caixa, ou pela introdução gradual do S^A (*fading in*), como no procedimento desenvolvido por Terrace (1963), tem resultado em maior rapidez na aprendizagem de discriminação entre linha e triângulo, e também em diferenças mais claras entre desnutridos e controles na rapidez de aprendizagem de discriminação de estímulos.

Com relação ao fator dieta, os resultados do presente estudo não mostraram diferenças significativas em nenhuma das medidas da aprendizagem de discriminação, no animal adulto, que possam ser atribuídas à dieta pobre em proteína no início da vida, a qual poderia ter levado a uma maior motivação nos animais desnutridos, indicada por um maior valor reforçador dos estímulos alimentares. Segundo alguns estudos, animais desnutridos responderam mais que animais controle na busca de alimento e água (Barnes, Neely, Kwong, Labadan, & Fraňková, 1968; Smart & Dobbing, 1977) e mostraram indícios de maior motivação para estímulos de natureza alimentar, evidenciada pela maior ingestão, maior armazenamento ou maior derramamento de alimento (Barnes et al., 1968). No presente estudo, o longo período de exposição à privação e o número maior de sessões de treino podem ter produzido um efeito adaptativo à situação de privação, o que não ocorreu nos outros estudos (privações agudas e testes com poucas tentativas). Neste estudo, os desempenhos nas fases de discriminação e reversão podem ter sido controlados mais pelo procedimento e pelas contingências em cada fase, do que por variáveis motivacionais.

Os dados do presente estudo também mostraram desempenhos semelhantes quando

se comparou luz e som na análise da taxa de respostas e dos índices de discriminação. Quando ocorreram diferenças, elas mostraram melhor desempenho na presença da luz, o que está em desacordo com relatos de uma evidente melhor capacidade filogenética dos ratos na percepção de som do que de luz: os ratos respondem a frequências de som de até 40 kHz no início da vida e a capacidade de percepção de certos aspectos da luz (mesmo sem envolver cores) é mais limitada em ratos, principalmente em albinos, como mostraram Prusky et al. (2002). No entanto, nas situações de aprendizagem a capacidade perceptiva interage com contingências de reforço e os tipos de interação podem ser responsáveis pela variabilidade encontrada em diferentes estudos.

Em uma comparação de modalidades de estímulos (som, luz e odor) na reversão da discriminação, Nigrosh et al. (1975) verificaram que os ratos apresentaram melhor desempenho diante de odor em comparação ao desempenho diante de som e luz, mostrando que os desempenhos em sucessivas aprendizagens de discriminação e reversão podem ser muito afetadas pelas diferentes modalidades de estímulos.

O'Grady & Jennings (1974) compararam o desempenho de discriminação usando um aparelho com três pistas, onde podiam ser apresentados os estímulos olfatórios ou luminosos, durante o treino de discriminação ou de reversão. Após completar dez reversões sucessivas, o grupo treinado com S^D brilho era exposto à reversão para estímulos olfatórios por cinco reversões sucessivas. O grupo treinado com S^D estímulo olfatório era exposto à reversão com o estímulo brilho. Aparentemente os sujeitos treinados com S^D brilho reverteram mais rapidamente do que os treinados com o S^D olfato, o que é contraditório com o estudo de Nigrosh et al. (1975). Apesar da diferença de

desempenho dos sujeitos em relação aos estímulos, todos os sujeitos apresentaram significativamente menor número de erros quando reverteram para a situação original de treino.

Os estudos que se preocuparam em analisar os efeitos da desnutrição sobre aprendizagem mostram muitas variações de procedimentos, refletindo a dificuldade em separar as variáveis que afetam a capacidade de aprendizagem, daquelas que alteram o desempenho nas diferentes situações de testes (Barret & Frank, 1987; Levitsky, 1979). Os resultados da reversão deste estudo, que mostraram um desempenho semelhante entre desnutridos e controles, uma vez que não houve efeitos de dieta nem de estímulo, estão de acordo com outros achados na mesma direção (Cravens, 1974). No entanto, não confirmam os resultados da literatura em procedimentos de reversão da discriminação em labirintos aquáticos que sugeriram melhor desempenho dos controles (Barnes et al., 1966), nem os estudos que mostraram melhor desempenho para os desnutridos (Smart, 1976).

O presente estudo mostrou que, sob as condições empregadas, animais nutridos e desnutridos aprenderam a discriminar entre presença e ausência de luz ou entre presença e ausência de som e que reverteram essa discriminação quando as contingências também foram revertidas. No entanto, não foram encontradas diferenças significativas no desempenho, em função da condição nutrição. Os resultados confirmam alguns dados da literatura, mas estão discrepantes de outros, o que sugere que há necessidade de um melhor controle das variáveis que afetam o desempenho discriminativo e que ainda continua um desafio esclarecer melhor sob que condições a desnutrição afeta a aprendizagem

discriminativa em ratos e que novas contingências ou procedimentos podem levar a uma melhor análise da aprendizagem em situações complexas.

REFERÊNCIAS

- Almeida, S. S., de Oliveira, L. M., & Graeff, F. G. (1991). Early protein malnutrition changes exploration of the elevated plus-maze and reactivity of anxiolytics. *Psychopharmacology*, *103*, 513-518.
- Almeida, S. S., Soares, E. G., Bichuette, M. Z., Graeff, F. G., & de Oliveira, L. M. (1992). Effects of early postnatal malnutrition and chlordiazepoxide on experimental aversive situations. *Physiology & Behavior*, *51*, 1195-1199.
- Almeida, S. S., Garcia, R. A., & de Oliveira, L. M. (1993). Effects of early malnutrition and repeated testing upon locomotor and exploratory behaviors in the elevated plus-maze. *Physiology & Behavior*, *54*, 749-752.
- Almeida, S. S., & de Oliveira, L. M. (1994). Acquisition and extinction of jumping two-shuttle box and bar press avoidance responses in malnourished rats: Effects of shock intensity. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, *27*, 2443-2452.
- Almeida, S. S., Garcia, R. A., Cibien, M. M. R., Araujo, M., Moreira, G. M. S., & de Oliveira, L. M. (1994). The ontogeny of exploratory behaviors in early protein-malnourished rats exposed to the elevated plus-maze. *Psychobiology*, *22*, 283-288.
- Almeida, S. S., Tonkiss, J., & Galler, J. R. (1996). Prenatal protein malnutrition affects avoidance but not escape behavior in the elevated T-maze test. *Physiology & Behavior*, *60*, 191-195.
- Barnes, R. H., Cunnold, S. R., Zimmerman, R. R., Simmons, H., Macleod, R. B., & Krook, L. (1966). Influence of nutritional deprivations early in life on learning behavior of rats measured by performance in a water maze. *The Journal of Nutrition*, *89*, 399-410.

- Barnes, R. H., Neely, C. S., Kwong, E., Labadan, B. A., & Fraňková, S. (1968). Postnatal nutritional deprivations as determinants of adult rat behavior toward food, its consumption and utilization. *The Journal of Nutritional*, 96, 467-476.
- Barret, D. E., & Frank D. A. (1987). The effects of undernutrition on children's behavior. Em S.H. Katz (Org.), *Food and Nutrition in History and Anthropology* (Vol. 6, pp. 107-193). Montreux: Gordon and Breach Science Publishers S. A.
- Brioni, J. D., & Orsingher, O. A. (1988). Operant behavior and reactivity to the anticonflict effect of diazepam in perinatally undernourished rats. *Physiology & Behavior*, 44, 193-198.
- Castro, C. A., & Rudy, J. W. (1989). Early-life malnutrition impairs the performance of both young and adults on visual discrimination learning tasks. *Developmental Psychobiology*, 22, 15-28.
- Catania, A. C. (1999). *Aprendizagem: Comportamento, linguagem e cognição* (4ª. ed.). (D. G. de Souza et al., Trad.) Porto Alegre: Artes Médicas. (Trabalho original publicado em 1998).
- Celedon, J. M., Smart, J. L., & Dobbing. J. (1982). Effects of level of motivation on visual discrimination, transfer of learning, and long-term memory in previously undernourished and control rats. *Nutrition & Behavior*, 1, 89-97.
- Chavez, A., Martinez, C., & Yaschine, T. (1975). Nutrition, behavioral development and mother-child interaction in young rural children. *Federation Proceedings*, 34, 1583-1586.
- Cravens, R. W. (1974). Effects of maternal undernutrition on offspring behavior: Incentive value of a food reward and ability to escape from water. *Developmental Psychobiology*, 7, 61-69.
- Dal Bello, A. C., Riul, R. T., & de Oliveira, L. M. (2005). Desnutrição e estresse na gestação: medidas comportamentais das mães dos filhotes durante a lactação. *Temas em Psicologia*, 13 (1), 30-40.
- de Campos, P. R. (2006). *Estudo das interações entre desnutrição e estimulação ambiental sobre o comportamento do rato*. Trabalho apresentado para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas pela Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.
- de Campos, P. R., & de Oliveira, L. M. (2006). Comparação dos efeitos da desnutrição, estimulação e isolamento: medidas da exploração e ansiedade. *Resumos de Comunicações Científicas da XXXVI Reunião Anual de Psicologia da Sociedade Brasileira de Psicologia*. Salvador – BA.
- de Oliveira, L. M., & Almeida, S. S. (1985). Effects of malnutrition and environment on the acquisition and the extinction of avoidance behavior in rats. *Physiology & Behavior*, 34, 141-145.
- de Oliveira, L. M. (1985). Malnutrition and environmental interaction effects upon animal behavior. *Revista Chilena de Nutrición*, 13, 99-106.
- Dube, W. V., Callahan, T. D., & McIlvane, W. J. (1993). Serial reversals of concurrent auditory discriminations in rats. *The Psychological Record*, 43(3), 429-440.
- Fraňková, S. (1968). Nutritional and psychological factors in development of spontaneous behavior in the rat. Em N. S. Scrimshaw & J. E. Gordon (Orgs.), *Malnutrition, learning and behavior* (pp. 312-327). Cambridge: M.I.T Press .
- Fraňková, S., & Barnes, R. H. (1968). Effects of malnutrition in early life on avoidance conditioning and behavior of adult rats. *Nutrition*, 96, 485-493.
- Levitsky, D. A. (1979). Malnutrition and the hunger to learn. Em D. A. Levitsky (Org.), *Malnutrition, Environment, and Behavior* (pp.161-179). New York: Cornell University Press.
- Levitsky, D. A., & Barnes, R. H. (1970). Effect of early malnutrition on reaction of adult rats to aversive stimuli. *Nature*, 225, 468.
- Levitsky, D. A., & Barnes, R. H. (1972). Nutritional and environmental interactions in the behavioral development of the rat: Long term effects. *Science*,

- 176, 68-71.
- Levitsky, D. A., & Barnes, R. H. (1973). Malnutrition and animal behavior. Em D. J. Kallen (Org.), *Nutrition, development and social behavior* (pp. 242-316) Washington: Department of Health Education and Welfare, DEW Publication.
- Levitsky, D. A., & Strupp, B. J. (1995). Malnutrition and the brain: Changing concepts, changing concerns. *The Journal of Nutrition*, 125, 2212S-2220S.
- Lima, J. G., de Oliveira, L. M., & Almeida, S. S. (1999). Effects of early concurrent protein malnutrition and environmental stimulation on the central nervous system and behavior. *Nutritional Neuroscience*, 1, 439-448.
- Mackintosh, N. J., McGonigle, B., Holgate, V., & Vanderver, V. (1968). Factors underlying improvement in serial reversal learning. *Canadian Journal of Psychology*, 22, 85-95.
- Morgane, P. J., Austin Lafrance, R. J., Bronzino, J. D., Tonkiss, J., Díaz-Cintra, S., Cintra, L., Kemper, T., & Galler, J. R. (1993). Prenatal malnutrition and development of the brain. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 17, 91-128.
- Morgane, P. J., Mokler, D. J., & Galler, J. R. (2002). Effects of prenatal malnutrition on the hippocampal formation. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 26, 471-483.
- Nigrosh, B. J., Slotnick, B. M., & Nevin, J. A. (1975). Olfactory discrimination, reversal learning and stimulus control in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 89(4), 285-294.
- North, A.J. (1950). Improvement in successive discrimination reversals. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 43, 442-460.
- O'Grady, R. S., & Jennings, J. W. (1974). Reversal learning and transfer with rats using visual and olfactory cues. *The Psychological Record*, 24, 243-251.
- Pereira da Silva, M. S. P., & de Oliveira, L. M. (2005). Desnutrição e níveis de aminas biogênicas no sistema nervoso central. *Nutrire: Revista da Sociedade Brasileira de Alimentação*, 29, 75-97.
- Prusky, G. T., Harker, K. T., Douyglas, R. M., & Whishaw, I. Q. (2002). Variation in visual acuity within pigmented, and between pigmented and albino rat strains. *Behavioral Brain Research*, 136, 339-348.
- Riul, T. R., Almeida, P. S., Carvalho, A. F., Almeida, S. S., & de Oliveira, L. M. (1998). Effects of different levels of protein and environmental stimulation on the behavior of young rats tested in the elevated plus-maze. *Nutritional Neuroscience*, 1, 295-303.
- Riul, T. R., Carvalho, A. F., Almeida, P.S., de Oliveira, L. M., & Almeida, S. S. (1999). Ethological analysis of mother pup interactions in malnourished rats exposed to environmental stimulation. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 32, 975-983.
- Rocinho, L. F., Almeida, P. S., & de Oliveira, L. M. (1997). Response threshold to aversive stimuli in stimulated early protein-malnourished rats. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 30, 407-413.
- Salas, M., & Cintra, L. (1979). Undernutrition and novelty responses influence of early food restriction on the responsiveness to novel stimuli in adult rats. *Boletim de Estudos Medicos y Biologicos*, 30, 201-204.
- Santucci, L. B., Daud, M. M., Almeida, S. S., & de Oliveira, L. M. (1994). Effects of early protein malnutrition and environmental stimulation upon the reactivity to diazepam in two animal models of anxiety. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 49(1), 393-398.
- Smart, J. L. (1976). Reversal of spatial discrimination learning in a water maze by previously undernourished rats. *Animal Learning & Behavior*, 4(3), 313-316.
- Smart, J. L. (1977). Early life malnutrition and later learning ability. A critical analysis. In A. Oliverio (Ed.), *Genetics, environment and intelligence* (pp.

- 215-235). Most, Holland: Biomedical Press.
- Smart, J. L., & Dobbing, J. (1977). Increased thirst and hunger in adult rats undernourished as infants: An alternative explanation. *The British Journal of Nutrition*, 37(3), 421-430.
- Smart, J. L., Watson, T. S., & Dobbing, J. (1975). Thresholds of response to electric shock in previously undernourished rats. *British Journal of Nutrition*, 34, 511-516.
- Terrace, H. S. (1963). Errorless transfer of a discrimination across two continua. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 6, 223-232.
- Tonkiss, J., & Stephens, D. N. (1981). Rats undernourished as infants differ from controls in learning about a compound but not a simple discriminative stimulus. *Physiology & Behavior*, 26, 803-808.
- Tonkiss, J., Galler, J. R., Shuldt-Hale, B., & Rocco, F. J. (1991). Prenatal protein malnutrition impairs visual discrimination learning in adult rats. *Psychobiology*, 19(3), 247-250.
- Wiggins, R. C., Fuller, G., & Enna, S. J. (1984). Undernutrition and the development of brain neurotransmitter systems. *Life Sciences*, 35(20), 2085-2094.

Submetido em 24 de julho de 2006

Aceito em 7 de fevereiro de 2007

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E
COMPORTAMENTO**

Universidade de São Paulo

Cursos: MESTRADO E DOUTORADO

Área de concentração

Neurociências e Comportamento

Linhas de Pesquisa

Sistemas Sensoriais e Motores

Desenvolvimento e Plasticidade

Neurotransmissores e Comportamento

Percepção e Expressão Humana

DOCENTES:

André Fábio Kohn
Antonia Gladys Nasello
César Ades
Clarice Gorenstein
Dora Selma Fix Ventura
Elisabeth Spinelli de Oliveira
Gerson Chadi
Gilberto Fernando Xavier
Helenice de Souza Spinosa
Hilton Ferreira Japyassú
João Palermo Netto
José Lino O. Bueno
Klaus Bruno Tiedemann
Koichi Sameshima

Luciano Freitas Felício
Luiz Eduardo Ribeiro do Valle
Luiz S. Menna-Barreto
Luiz Roberto G. Britto
Maria Helena L. Hunziker
Maria Inês Nogueira
Maria Martha Bernardi
Maria Teresa Araújo Silva
Newton Sabino Canteras
Nielsy Helena P. Bergamasco
Ronald Clive Ranvaud
Sérgio L. D. Cravo
Taki Athanássios Cordás

Informações adicionais na página da internet:
www.ip.usp.br/posp/nec/inst_depto_nec_posg.htm