

Agressividade em Ratos Privados de Sono: Caracterização Etológica dos Confrontos Agonísticos como Padrões de Comportamento Defensivo

MARIA DE FÁTIMA NEVES SANDRIN E KATSUMASA HOSHINO

Universidade Estadual Paulista

A privação de sono é uma estratégia experimental para a investigação da função do sono. A privação de sono dessincronizado (PSD), um dos estados de sono dos homeotermos, provoca aumentos de agressividade. O presente trabalho mostra que os confrontos agonísticos que decorrem desta agressividade têm uma natureza defensiva. Trinta e oito ratos submetidos à PSD por 7 dias foram mantidos em gaiolas com 3, 7 ou 8 animais cada e tiveram seu comportamento filmado por 4 horas. Os registros filmados foram usados para a determinação dos padrões comportamentais e foi efetuada a quantificação destes padrões numa amostra de 140 episódios sorteados ao acaso. Verificou-se que os confrontos obtidos em situação de PSD eram compostos de padrões iguais aos descritos na literatura e que podiam ser classificados como sendo de natureza ofensiva ou defensiva. Os padrões defensivos foram significativamente mais frequentes (89,2%) que os de natureza ofensiva (2%). A possibilidade de as brigas induzidas pela PSD serem manifestações de pânico é discutida juntamente com a importância desta informação para a procura da função do sono.

Descritores: Privação de sono. Sono REM. Agressividade. Pânico. Ratos.

Agressivity in sleep-deprived rats: an ethological characterization of agonistic episodes as patterns of defensive behavior. Sleep deprivation has been used as an experimental approach to investigate the function of sleep. Deprivation of desynchronized sleep (DSD), a sleep state of homeotherms, increases aggressiveness in rats. The present paper points to the defensive nature of agonistic behaviors induced by DSD. Thirty eight rats submitted to DSD for seven days were maintained in cages with 3, 7 or 8 animals each and had their behavior videotaped for 4 hours. The main behavioral patterns were determined through an analysis of recorded interactions. The frequency of each behavioral pattern was obtained in a sample of 140 randomly selected interaction episodes. Agonistic interactions in deprived rats could be classified as offensive or defensive and were similar in their behavioral patterns to those described in the literature under normal conditions. There were significantly more defensive agonistic episodes (89,2%) than offensive ones (2%) in DSD rats. DSD induced defensive behaviors are interpreted as panic manifestations and the significance of our data to the question of the function of sleep is discussed.

Index terms: Sleep deprivation. REM sleep. Aggressiveness. Panic. Rats.

Dormir é um comportamento determinado por mecanismos neurais ativos, constatável em praticamente todos os vertebrados (Jouvet, 1967) e em alguns grupos de invertebrados (Inoue, 1994; Tobler, 1994). A observação de como os homeotermos dormem mostra que, além da adoção de uma postura específica e

imobilidade relativa, existe uma alternância entre períodos em que a respiração é calma e regular e períodos em que ocorrem abalos dos membros, orelhas, contrações de diferentes partes da face, respiração irregular e movimentos oculares rápidos. Charles Darwin já havia constatado estas manifestações um século antes concluindo que somente as aves e mamíferos sonham (Valle, 1995), fato atualmente inegável (Timo-Iaria, Yamashita, Hoshino, & Souza-Melo, 1990), porém, recusado por alguns pes-

K. Hoshino, Depto. Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, UNESP, Av. Edmundo Carrijo Coube, s/n, CEP 17033-360, Bauru, SP, Brasil. E-mail: Kchoshino@laser.com.br

quisadores em nome da parcimônia. O registro da atividade elétrica cerebral mostra que estes comportamentos caracterizam dois estados funcionais do sistema nervoso que denominamos respectivamente sono sincronizado (SS) e sono dessincronizado (SD). Este último também é denominado sono de movimentos oculares rápidos (sono REM) ou sono paradoxal (Dement, 1960; Jouvet, 1967; Timo-Iaria, Negrão, Schmidek, Hoshino, Menezes, & Rocha, 1970).

Uma propriedade com alto valor adaptativo tende a ser preservada ao longo da filogênese e sua ocorrência em diferentes grupos animais constitui uma homologia. O sono tem um papel funcional importante pois um grande número de espécies dorme. Diversos estudos tentaram determinar esta função usando a privação total ou seletiva de um dos estados. Apesar de inúmeros efeitos da privação de SD (PSD) terem sido descobertos, tais como o aumento compensatório do sono (Dement, 1960), alterações na temperatura corporal (Hoshino, 1972; Landis, Bergman, Ismail, & Rechtschaffen, 1992), prejuízos de aprendizagem ou memória (Bueno, Lobo, Oliveira, Gubliano, Pomarico, & Tufik, 1994; Oniani, Lortkipanidze, & Maisuradze, 1987;), aumento da excitabilidade cerebral (Cohen & Dement, 1965; Handwerker & Fishbein, 1975), aumento da agressividade (Morden, Millens, Levine, Cohen, & Dement, 1968a; Nunes, 1991; Tufik, Lindsey, & Carlini, 1978; Tufik, Troncone, Braz, Silva-Filho, & Neumann, 1987), nenhuma função foi estabelecida com segurança.

A análise das pesquisas a respeito da função do sono revela que um avanço talvez seja possível com a determinação e entendimento do papel funcional das alterações que a PSD acarreta. Por exemplo, se fosse determinado que o aumento da agressividade (caracterizada pelo aumento do número de confrontos agonísticos que são denominadas inadequadamente de brigas ou lutas) induzida por tal privação é de natureza defensiva, servindo para evitar o assédio sexual entre ratos machos - o que é provável porque tal privação aumenta a motivação sexu-

al (Morden, Conner, Mitchell, Dement, & Levine, 1968b) - poder-se-ia descartar a agressividade como efeito primário da privação. Vários estudos etológicos permitem categorizar os confrontos agonísticos de roedores (selvagens ou de laboratório) em padrões de natureza ofensiva ou defensiva (Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard, Fukunaga, Blanchard, & Kelly, 1975, 1977; Hill, 1970; Hinde, 1970; Lore, Nikolettseas, & Takahashi, 1984; Moyer, 1980; Schmidek & Pinto, 1993; Scott, 1992).

O presente trabalho visa relatar as características e a natureza defensiva das brigas induzidas pela privação de SD em ratos, tendo em vista o valor heurístico deste dado para o conhecimento da função deste estado do sono. Os dados relatados já foram apresentados anteriormente em forma de tese e resumos de congressos (Sandrin, 1996; Sandrin & Hoshino, 1996).

Método

Foram utilizados 38 ratos machos Wistar, com pesos de 330 a 450 gramas (3 a 5 meses de idade), provenientes do Biotério Central da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Botucatu. Os animais foram adaptados às condições do laboratório por 7 dias no mínimo e divididos em 3 grupos de 3 animais, 3 grupos de 7 animais e 1 grupo de 8 animais para serem submetidos à PSD por 7 dias.

A PSD foi efetuada pelo método da plataforma, idealizado inicialmente para gatos (Jouvet-Mounier, Vimont-Vicary, Delorme, & Jouvet, 1964), adaptado para o rato (Cohen & Dement, 1965) e por nós usado ao longo destes anos (Hoshino, 1972, 1996). O rato foi mantido sobre uma plataforma circular com 50 mm de diâmetro e 60 mm de altura construído com tubo de PVC e cheio de concreto. Esta plataforma única, fixada no fundo de uma gaiola de propileno (380x400x160 mm), foi cercada de água em volume suficiente para deixar exposto apenas 10 mm de seu topo. O animal consegue manifestar o SS nesta situação, mas o relaxamen-

to muscular que ocorre no SD faz com que seu focinho toque na água ou o faz cair da plataforma em casos extremos, acordando-o e impedindo a ocorrência deste tipo de sono. Ração peletizada foi fornecida *ad libitum* no comedouro existente na tampa de grade metálica e de fácil acesso ao animal, havendo também acesso constante a água potável fornecida em bebedouro convencional de laboratório. A limpeza da gaiola de privação e a renovação da alimentação foram realizadas diariamente entre 9:00-10:30 h.

Os ratos foram transferidos diretamente para uma gaiola de grades metálicas medindo 240 x 330 x 240 mm após fim do período de privação e seu comportamento foi filmado em vídeo por 10 minutos com intervalos de 20 minutos até o final da quarta hora.

As fitas de vídeo foram vistas simultaneamente por dois observadores que em uma primeira etapa procuraram e descreveram todos os padrões de confrontos filmados. O mesmo episódio de confronto foi revisto várias vezes, inclusive em velocidade lenta, para a feitura do etograma. A segunda etapa foi dedicada à quantificação dos padrões de confrontos. Para tanto, sorteou-se um total de 140 episódios de confrontos (20 de cada grupo) e os padrões, assim como suas variações, quantificadas. O teste de qui-quadrado foi usado para se avaliar a significância da diferença constatada na frequência dos padrões.

Resultados

Aspectos gerais

Os confrontos ocorreram com um período de latência de aproximadamente 30-40 minutos após o fim da privação em todos os grupos estudados. Os animais apresentaram inicialmente uma intensa atividade exploratória caracterizada pelo esquadrinhação de todas as partes da gaiola com farejamento e vasculhamento tátil com as vibrissas. Progressivamente, um número maior de animais se engajou no ritual de limpeza corporal até que pelo trigésimo minuto as primeiras brigas co-

meçaram a ocorrer. A frequência destas brigas no grupo aumentou gradativamente, atingindo um máximo (até 42 brigas por minuto) pela terceira e quarta hora de observação. O aumento progressivo do número de brigas no grupo foi determinado tanto pelo aumento individual dos episódios de brigas como pelo envolvimento de um maior número de animais. O número de brigas foi proporcional à densidade populacional das gaiolas e foi determinado pelas colisões que alguns animais promovem nos saltos emitidos durante os conflitos. O tempo de briga variou de menos de um segundo até mais de 900 segundos.

Os padrões de briga

Os confrontos agonísticos dos animais privados de SD apresentaram alguns padrões distintos, bem definidos, embora houvesse variabilidade na frequência, postura de referência ou nos movimentos corporais segmentares. Estas variações ocorreram em um mesmo animal, sem que houvesse uma seqüência determinada. Foi possível identificar os seguintes padrões relacionados aos confrontos:

Imobilidade de expectativa: não se trata um padrão de confronto propriamente dito, entretanto, sua ocorrência é comum antes das brigas. O animal em movimento de limpeza ou locomotor se imobiliza com os quatro membros apoiados, o ventre ligeiramente levantado e o dorso ligeiramente curvo. Pode haver movimentos de acompanhamento visual do que ocorre no ambiente, a respiração é irregular com períodos de taquipnéia alternados com períodos curtos de parada respiratória. Este padrão corresponde ao descrito na literatura como “congelamento.”

Semi-verticalização de preparação para o confronto: o animal levanta ambos os membros anteriores com apoio nos posteriores em resposta à aproximação brusca, ao contato corporal de outro animal ou a estímulos sonoros de diferentes fontes. O tronco do animal não chega a verticalizar-se totalmente, mantendo diferentes ângulos em relação à horizontal. A manutenção do dorso curvado e dos membros anteriores

fletidos junto ao corpo ocorre quando os animais não retornam à postura natural em continuação ao movimento de levantar-se mas se imobilizam em expectativa na posição semi-verticalizada. O retorno à postura normal ocorre se o outro animal não responde também com verticalização.

Confronto defensivo com verticalização completa: verticalização total do corpo sem movimentos laterais, incluindo a cabeça, e apoio nas plantas das patas traseiras. Pode ocorrer em continuidade à semi-verticalização, quando um animal que se aproxima também se verticaliza, ou imediatamente em resposta a estímulos ambientais inesperados. O animal vocaliza e ameaça morder rapidamente, iniciando o confronto que pode envolver dois ou mais contendores. Quando existem apenas dois animais, os contendores ficam frontalmente um em relação ao outro e mantêm distância suficiente para se afastarem mutuamente com os membros anteriores estendidos ou alternados (“boxing”). As pontas dos focinhos podem se encostar ventralmente ou as vibrissas podem permanecer encostadas enquanto os dentes incisivos inferiores ficam à mostra e vocalização contínua intensificada esporadicamente pode ocorrer. Confrontos com verticalização têm duração de alguns segundos até 15 minutos contínuos ou mais e podem envolver até cinco animais ao mesmo tempo. A competição pela maior altura de elevação do focinho é evidente pois há correção imediata da altura quando um dos oponentes re-intensifica sua verticalização. Esta competição é patente nos confrontos de longa duração nos quais ocorre um abaixamento lento e recíproco dos focinhos provavelmente devido à fadiga e reajuste simultâneo freqüente da verticalização. É comum o deslocamento lento dos contendores de suas posições originais devido à correção da posição das patas posteriores para equilíbrio postural sem, contudo, deixar de se manterem verticalizados. A aproximação ou toque de um novo animal pode induzir a troca de oponente no confronto de verticalização. Uma interpretação possível é que os componentes deste padrão diminuem a probabilidade de ata-

ques às partes mais dorsais da cabeça.

Confronto defensivo com subjugamento: um animal mantém as patas anteriores apoiadas na região ventral de um outro que permanece caído total ou parcialmente em decúbito dorsal, permanecendo ambos frente-à-frente (“on the top” e “on the back”). Este padrão se inicia com a verticalização mal-sucedida de um dos oponentes devida a uma perda de equilíbrio induzida por colisão de outro animal ou por queda da posição verticalizada. Este padrão envolve sempre dois contendores e os animais não saem de suas posições originais a não ser com o fim do confronto que ocorre por afastamento do animal subjugador.

Conflito generalizado: os confrontos de diferentes intensidades e durações ocorrem simultaneamente envolvendo todos os indivíduos presentes na gaiola porque a fuga com corridas e saltos de um deles promove estimulação mecânica intensa em todos os outros. Todos os animais se verticalizam completamente e vocalizam. O conflito generalizado foi observado em gaiolas com grupos de 7 e 8 animais.

Confronto com ataques ofensivos: um animal se verticaliza parcialmente apoiado sobre as patas posteriores, mantém o corpo inclinado em direção ao seu oponente, executa locomoções curtas e movimentos laterais rápidos do tronco ou da cabeça que constituem tentativas para morder a região dorsal do contendor. A cauda apresenta, às vezes, movimentos de ondulação lateral. O animal ameaçado se verticaliza ou permanece deitado sobre as costas, vocaliza e procura manter-se sempre frente-à-frente ao atacante, tentando afastá-lo com movimentos de repulsão dos membros anteriores. Os olhos do animal atacante se apresentam geralmente semi-cerrados e os confrontos se iniciam com a exploração da genitália e tentativas de monta que o rato agressor faz em outros animais.

Luta com engalfinhamento: sem possibilidade de definição como categoria defensiva ou ofensiva. Dois animais tentam se morder e se defender das mordidas ao mesmo tempo, rolando juntos pelo assoalho da gaiola. A duração não ultrapassa um segundo, sendo a vocalização

audível intensa e diferente daquela que ocorre no confronto verticalizado. Este padrão de confronto é pouco comum e é iniciado com uma mordida efetiva em resposta a uma estimulação súbita, tal como o salto de um animal com queda sobre outro ou o desequilíbrio repentino de um animal em confronto verticalizado com queda sobre outro.

Ferimentos com sangramento foram constatados durante a observação simultânea à filmagem, entretanto, sua quantificação se mostrou difícil nas imagens de vídeo devido à possibilidade das manchas de sangue resultarem do contato entre os animais. Apesar deste fato, constatou-se que ferimentos se restringiam à região cefálica (mandíbula, focinho, olhos).

Os confrontos com verticalização terminam com o abaixamento de um dos contendores que retoma rapidamente sua postura natural; os com tentativas de morder terminam com o afastamento ou perda de interesse por parte do

animal ofensivo. Um aumento progressivo do número de animais que manifestavam episódios de sono se verificou pelo final da terceira hora de observação. Os animais geralmente se instalavam em um dos cantos mais calmos da gaiola e aí dormiam apresentando abalos musculares intensos que muitas vezes os acordavam. A normalização aparente do número de confrontos nos grupos de 7 e 8 animais foi constatada ao final do terceiro dia após o fim da privação.

Quantificação dos padrões de briga

A quantificação dos episódios de briga segundo os padrões de comportamentos observados é apresentada na Tabela 1. Como se pode verificar, há predominância dos padrões definidos como sendo de natureza defensiva (brigas com verticalização total, com subjugamento e conflitos generalizados). Estes padrões juntos

Tabela 1 - Frequência dos padrões comportamentais induzidos em ratos pela privação de sono dessincronizado. Dados obtidos com uma amostra de 140 episódios, sorteados aleatoriamente, em animais agrupados nas densidades de 3, 7 e 8 por gaiola e submetidos a 7 dias de privação de sono.

Padrão da confronto	Sub-tipos dos padrões	Frequência
Semii-verticalização	episódio único	9
	episódios consecutivos	2
Brigas defensivas com verticalização total	envolvendo 2 animais	64
	envolvendo 3	26
	conflitos generalizados	19
Briga defensiva com subjugamento		15
Briga ofensivas com ataque		3
Luta com engalfinhamento*		1
Saltos de animais pareados*		1

(*) Padrões de caracterização dúbia

perfizaram um total de 89,2% da amostra analisada, enquanto os episódios de natureza ofensiva constituíram apenas 2% dos casos. Excluindo-se os episódios de semi-verticalização de ameaça e o único caso de engalfinhamento em que a natureza defensiva ou ofensiva não pôde ser definida, o teste de qui-quadrado mostrou que a predominância das brigas de natureza defensiva é estatisticamente significativa ($p < 0,05$). A verticalização completa envolvendo dois ou três oponentes foi o padrão mais freqüente, constituindo 80,6% das brigas de natureza defensiva. Dois animais foram responsáveis pelos três episódios de briga ofensiva. Num dos episódios sorteados, a classificação como briga foi dúbia. Neste episódio, dois animais próximos se verticalizaram simultaneamente repetindo dois ou três saltos ligeiros, com vocalização audível, até que um dos saltos tivesse afastado um dos oponentes. Os animais retomaram sua postura natural quando longe um do outro.

Discussão

Os resultados mostram, em primeiro lugar, que as brigas induzidas pela privação de SD são bastante estereotipadas e equivalentes às descritas na literatura. A pequena variabilidade comportamental na expressão das brigas não constitui novidade pois é característica da parte consumatória de comportamentos geneticamente herdados conforme assinalado por Thorpe (Cunha, 1983). A estereotipia permite considerar que os padrões de briga defensiva com verticalização completa dos animais privados de sono sejam os mesmos que os descritos na literatura como “boxing” (Barnett, 1958) ou “sparring” ou “defensive upright posture” (Eibl-Eisbsfeldt, 1961) e os que incluem subjugamento sejam os mesmos que os denominados de “on-the-back,” “lying on the back” (Barnett, 1958; Eibl-Eisbsfeldt, 1961). A equivalência torna lícito categorizar os padrões de briga observados após a privação de sono em ofensivos e defensivos, do mesmo modo à semelhança do que fazem outros autores quanto às brigas observadas em outras situações (Adams, 1980;

Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard, Blanchard, & Takahashi, 1977; Blanchard et al., 1975).

Os confrontos com verticalização completa dos contendores ou o confronto com subjugamento são considerados como comportamentos de natureza defensiva ou submissão (Adams, 1980; Grant & McIntosh, 1963; Takahashi & Blanchard, 1982). A inexistência de tentativas de ataques quando estão verticalizados e a ausência de perseguição ao final da contenda são indícios de que se tratam de comportamento de defesa e este fato pode ser comprovado pela emissão da verticalização ou subjugamento por parte dos animais que se defendem dos ataques desferidos pelos que fallam nas suas tentativas de monta para cópula. Os confrontos de natureza ofensiva mostram repetidas ações (aproximação, exploração da genitália, ameaças de mordida na região dorsal do tronco) dirigidas ao outro animal (Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard et al., 1975, 1977), ao contrário das defensivas que são caracterizadas por espera da ação do oponente e tentativas de repeli-lo. A ocorrência de luta com engalfinhamento, onde ambos os contendores mordem e se defendem, foi um padrão pouco freqüente nos confrontos dos animais privados de sono. A freqüência baixa deste padrão é compreensível pois nesta situação ocorre maior gasto energético e é alto o risco de ferimentos efetivos graves. Isto explicita, por sua vez, o valor adaptativo da verticalização ou a postura de subjugado que parecem reduzir ou inibir a probabilidade de evolução dos confrontos para níveis perigosos para os envolvidos. Este mecanismo de inibição é bastante comum no reino animal e é fato conhecido em Etologia.

A constatação de que os confrontos com verticalização completa (independentemente do número de contendores) e com subjugamento constituem cerca de 90% dos episódios quantificados, leva à conclusão que a agressividade aumentada pela privação de SD é eminentemente de natureza defensiva. A ocorrência de brigas ofensivas na amostra estudada

(2%) não pode, provavelmente, ser atribuída à privação de sono pois estas brigas são comuns quando se agrupam ratos provenientes de diferentes gaiolas-viveiro, mesmo sem privação prévia de sono.

A conclusão de que as brigas de ratos, induzidas pela privação de sono, são de natureza defensiva traz à consideração imediata a questão: defendendo-se de quê? Uma explicação plausível é a hipersensibilidade aos estímulos ambientais que a PSD induz (Kushida, Bergman, & Rechtschaffen, 1989a; Kushida, Bergman, & Rechtschaffen, 1989b; Rechtschaffen, Bergmann, Everson, Kushida, & Gilliland, 1989a; Rechtschaffen, Bergmann, Everson, Kushida, & Gilliland, 1989b), tal como a maior sensibilidade aos estímulos dolorosos (Hicks, Moore, Findley, Hirshifield, & Humphrey, 1978; Hicks, Moore, Hayes, Philips, & Hawkins, 1979). Esta hipótese, entretanto, não é viável pois tais estímulos, incluindo toques corporais (contato tátil, pisoteamento, esbarrões, etc.), muitas vezes não evocaram comportamentos defensivos nos animais privados de sono.

A PSD pelo método da plataforma envolve estresse (Albert, 1975; Coenen & van Luijtelaaar, 1985; Corsi-Cabrera, Ponde de León, Juarez, & Ramos, 1994; Jouvét, 1994) e as brigas podem ser respostas a este estresse. A ausência de brigas quando se priva os ratos de sono com uso de outros métodos (Landis, Bergman, Ismail, & Rechtschaffen, 1992) corrobora esta interpretação. Situações estressantes como a aplicação de choques elétricos nas patas de ratos agrupados induzem brigas (Blanchard & Blanchard, 1990; Hutchinson, Ulrich, & Azrin, 1965; Ulrich e Azrin, 1962) que são consideradas manifestações de pânico (Martin, 1993). A suposição de que os confrontos induzidos pela PSD seriam manifestações de pânico (Medeiros, Lenneberg-Hoshino, Tufik, & Hoshino, 1995) foi comprovada por estudos etológicos e administração de fluoxetina (Hoshino, Sandrin, Medeiros, Lenneberg-Hoshino, & Tufik, 1998; Medeiros-Santille, 1998), uma droga sabidamente eficaz no tratamento do pânico (Gorman, Liebowitz, Fyer, Goetz, Campeas,

Fyer, Davies, & Klein, 1987). Estudo mais recente de nosso laboratório comprova tal fato pois a administração de lactato de sódio exacerbou os confrontos de ratos submetidos à PSD (Furlan & Hoshino, no prelo) e o lactato é sabidamente um agente panicogênico utilizado no diagnóstico da Síndrome do Pânico (Cowley & Arana, 1990). A publicação recente de Herbert, Blanchard, e Blanchard (1999) corrobora com a nossa interpretação pois eles também consideram os confrontos e fugas do rato, no caso induzidas pela injeção endovenosa de cocaína, como manifestações similares ao pânico. A conclusão de que os confrontos por nós estudados são manifestações de pânico leva, por extensão, admitir que a privação de sono tem propriedade panicogênica. A propriedade da privação de sono aumentar o número de ataques de pânico é fato conhecido clinicamente (Roy-Birne, Uhde, & Post, 1986).

A constatação de que ao menos uma parte dos episódios de confrontos que ocorrem nos ratos privados de sono parecem manifestar-se sem uma causa real justificável sugere que estes comportamentos de natureza defensiva podem constituir um modelo experimental promissor para a Síndrome do Pânico, uma vez que os modelos existentes utilizam situações de perigo ou ameaça reais que justificam a manifestação deste comportamento (pânico situacional).

O fato de a PSD provavelmente induzir manifestações de pânico leva a algumas hipóteses quanto à função deste estado de sono. Em condições naturais, a PSD tem geralmente a ver com algum problema cuja solução requer atividades intensas, com gasto energético mais elevado que em condições normais. O pânico, que é um componente das reações de defesa dos animais (Graeff, 1994; Graeff, Silveira, Nogueira, Audi, & Oliveira, 1993), manifesta-se em situações naturais sob a forma de luta ou fuga intensas. O estouro de uma manada de cavalos ou de uma boiada são exemplos disso (Schmidt, 1968). A possibilidade de a privação de sono facilitar a ocorrência de pânico, aumentando a intensidade das respostas de defesa, parece ser adaptativa em condições naturais uma vez que

esta privação surge quando a fonte de perigo (predadores ou a inundação) ameaça por longo tempo o animal. Estes aspectos, juntamente com os outros efeitos conhecidos da privação, parecem ser compatíveis com a hipótese de que o SD seria a manifestação de um estado funcional do sistema nervoso cuja função é reajustar a atividade neural para condições de menor custo energético na vigília subsequente.

Referências Bibliográficas

- Adams, D. B. (1980). Motivational systems of agonistic behavior in murid rodents: Comparative review and neural model. *Aggressive Behavior*, 6, 295-346.
- Albert, I. B. (1975). REM sleep deprivation. *Biological Psychiatry*, 10, 341-351.
- Barnett, S. A. (1958). An analysis of social behavior in wild rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130, 107-152.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1977). Aggressive behavior in the rat. *Behavioral Biology*, 21, 197-224.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1987). An ethoexperimental approach to the study of fear. *Psychological Records*, 37, 305-316.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1990). An ethoexperimental approach to the study of aggression. Em S. Morato, A. P. Carobrez, & T. C. M. Lima. (Orgs.), *Neurosciences & Behavior* (pp. 107-124). Ribeirão Preto, SP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras.
- Blanchard, R. J., Blanchard, D. C., & Takahashi, L. K. (1977). Reflexive fighting in the albino rat: Aggressive or defensive behavior? *Aggressive Behavior*, 3, 145-155.
- Blanchard, R. J., Fukunaga, K., Blanchard, D. C., & Kelley, M. J. (1975). Conspecific aggression in the laboratory rat. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 89, 1204-1209.
- Bueno O. F., Lobo, L. L., Oliveira, M. G., Gugliano, E. B., Pomarico, A. C., & Tufik, S. (1994). Dissociated paradoxical sleep deprivation effects on inhibitory avoidance and conditioned fear. *Physiology and Behavior*, 56, 775-779.
- Coenen, A. M., & van Luijckelaar, E. L. J. M. (1985). Stress induced by three procedures of deprivation of paradoxical sleep. *Physiology and Behavior*, 35, 501-504.
- Cohen, H., & Dement, W. C. (1965). Sleep: Changes in threshold to electroconvulsive shock in rats after deprivation of paradoxical phase. *Science*, 150, 1218-1219.
- Corsi-Cabrera, M., Ponce de León, M., Juárez, J., & Ramos, J. (1994). Effects of paradoxical sleep deprivation and stress on the waking EEG of the rat. *Physiology and Behavior*, 55, 1021-1027.
- Cowley, D. S., & Arana, G. W. (1990). The diagnostic utility of lactate sensitivity in panic disorder. *Archives of General Psychiatry*, 41, 764-770.
- Cunha, W. H. A. (1983). Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da etologia. *Etologia*, 1, 1-33.
- Dement, W. (1960). The effect of dream deprivation. *Science*, 131, 1705-1707.
- Eibl-Eisfeldt, I. (1961). The fighting behavior of animals. *Scientific American*, 205, 112-122.
- Gorman, J. M., Liebowitz, M. R., Fyer, A. J., Goetz, D., Campeas, R. B., Fyer, F. R., Davies, S. O., & Klein, D. F. (1987). An open trial of fluoxetine in the treatment of panic attacks. *Journal of Clinical Psychopharmacology*, 7, 329-332.
- Graeff, F. G. (1994). Neuroanatomy and neurotransmitter regulation of defensive behaviors and related emotions in mammals. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 7, 811-829.
- Graeff, F. G., Silveira, M. C. L., Nogueira, R. L., Audi, E. A., & Oliveira, R. M. W. (1993). Role of the amygdala and periaqueductal gray in anxiety and panic. *Behavioral Brain Research*, 58, 123-131.
- Grant, E. C., & MacIntosh, J. H. (1963). A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, 21, 246-259.
- Handwerker, M. J., & Fishbein, W. (1975). Neural excitability after paradoxical sleep deprivation: A replication and further examination. *Physiological Psychology*, 3, 137-140.
- Herbert, M. A., Blanchard, D. C., & Blanchard, R. J. (1999). Intravenous cocaine precipitates panic-like flight responses and lasting hyperdefensiveness in laboratory rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 63, 349-360.
- Hicks, R. A., Moore, J. D., Findley, P., Hirshfield, C., & Humphrey, V. (1978). REM sleep deprivation and pain thresholds in rats. *Perceptual and Motor Skills*, 47, 848-850.
- Hicks, R. A., Moore, J. D., Hayes, C., Phillips, N., & Hawkins, J. (1979). REM sleep deprivation increases aggressiveness in male rats. *Physiology and Behavior*, 22, 1097-1100.
- Hill, D. (1970). Aggression: Innate drive or response? *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 63, 1-4.

- Hinde, R. A. (1970). Aggression in animals. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 63, 4-9.
- Hoshino, K. (1972). *Perturbações motoras agudas induzidas pela lesão eletrolítica da formação reticular mesencefálica em ratos privados de sono paradoxal*. Tese de Doutorado, Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Hoshino, K. (1996). Food deprivation and hypothermia in desynchronized sleep-deprived rats. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 29, 41-46.
- Hoshino, K., Sandrin, M. F. N., Medeiros, R., Lenneberg-Hoshino, C., & Tufik, S. (1998). Comportamento de pânico e generalização de brigas em ratos privados de sono. Em *Anais da XIII Reunião Anual da FESBE* (pp. 58-59). Caxambu, MG: Federação das Sociedades de Biologia Experimental.
- Hutchinson, R. R., Ulrich, R. E., & Azrin, N. H. (1965). Effects of age and related facts on the pain-aggression reaction. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 59, 365-369.
- Inoue, S. (1994). Behavioral versus telencephalic sleep. *Newsletter*, 4, 11-12.
- Jouvet, M. (1967). Neurophysiology of the states of sleep. *Physiological Review*, 47, 117-177.
- Jouvet, M. (1994). Paradoxical sleep mechanisms. *Sleep*, 17, S77-S83.
- Jouvet-Mounier, D., Vimont-Vicary, P., Delorme, F., & Jouvet, M. (1964). Etude de la privation selective de la phase paradoxale du sommeil chez le chat. *Compte Rendu de la Société du Biologie*, 158, 756-759.
- Kushida, C. A., Bergman, B. M., & Rechtschaffen, A. (1989a). Sleep deprivation in the rat. V. Paradoxical sleep deprivation. *Sleep*, 12, 22-30.
- Kushida, C. A., Bergman, B. M., & Rechtschaffen, A. (1989b). Sleep deprivation in the rat. VI. Skin changes. *Sleep*, 12, 42-46.
- Landis, C. A., Bergman, B. M., Ismail, M. M., & Rechtschaffen, A. (1992). Sleep deprivation in the rat. XV. Ambient temperature choice in paradoxical sleep-deprived rats. *Sleep*, 15, 13-20.
- Lore, R., Nikolettseas, M., & Takahashi, L. (1984). Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. *Aggressive Behavior*, 10, 59-71.
- Martin, P. (1993). Effects of anxiolytic and antidepressant drugs in animal model of panic. Em N. Hamon, H. Ollat, & M. H. Thiébot. *Anxiety: Neurobiology, clinic and therapeutic perspectives* (pp. 203-204). Paris: INSERM/John Libbey Eurotext.
- Medeiros, R., Lenneberg-Hoshino, C., Tufik, S., & Hoshino, K. (1995). Estudo comparativo dos comportamentos agonísticos induzidos pelo eletrochoque e pela privação de sono dessincronizado. Em *Anais da XIX Jornada Científica* (Resumo 253). Botucatu, SP: Associação dos Docentes da Universidade Estadual Paulista.
- Medeiros-Santille, R. (1998). *Definição da agressividade induzida pela privação de sono na plataforma como manifestação de pânico no rato albino macho*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Morden, B., Conner, R., Mitchell, G., Dement, W., & Levine, S. (1968b). Effects of rapid eye movement (REM) sleep deprivation on shock-induced fighting. *Physiology and Behavior*, 3, 425-432.
- Morden, B., Mullens, R., Levine, S., Cohen, H., & Dement, W. (1968a). Effect of sleep deprivation on the mating behavior of male rats. *Psychophysiology*, 5, 241.
- Moyer, K. E. (1980). Biological substrates of aggression. *Progress in Brain Research*, 53, 360-367.
- Nunes, G. P. (1991). *Validação do método da plataforma múltipla da privação de sono paradoxal em ratos*. Dissertação de Mestrado, Escola Paulista de Medicina da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo.
- Oniani, T. N., Lortikpanidze, N. D., & Maisuradze, L. M. (1987). Interaction between learning and paradoxical sleep in cats. *Neuroscience and Biobehavioral Review*, 17, 304-310.
- Rechtschaffen, A., Bergman, B. M., Everson, C. A., Kushida, C. A., & Gilliland, M. A. (1989a). Sleep deprivation in the rat. I. Conceptual Issues. *Sleep*, 12, 1-4.
- Rechtschaffen, A., Bergmann, M. A., Everson, C. A., Kushida, C. A., & Gilliland, M. A. (1989b). Sleep deprivation in the rat. X. Integration and discussion of the findings. *Sleep*, 12, 68-87.
- Roy-Birne, P. P., Uhde, T. W., & Post, R. M. (1986). Effects of one night's sleep deprivation on mood and behavior in patients with panic disorder: Comparison with depressed patients and normal controls. *Archives of General Psychiatry*, 43, 895-899.
- Sandrin, M. F. N. (1996). *Sono de ratos confinados em alta densidade populacional*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Sandrin, M. F. N., & Hoshino, K. (1996). Caracterização neuroetológica da agressividade de ratos induzida pela privação de sono dessincronizado. Em *Anais da XI Reunião da FESBE* (p. 349).

- Caxambu, MG: Federação das Sociedades de Biologia Experimental.
- Schmidek, W. R., & Pinto, C. M. H. (1993). O papel da agressão na organização do comportamento social. Em A. F. Nascimento Jr. (Org.), *Anais do 11º Encontro Anual de Etologia* (pp. 118-128). Bauru, SP: FAAC-FC / UNESP.
- Schmidt, J. P. (1968). Psychosomatics in veterinary medicine. Em M. W. Fox, *Abnormal behavior in animals* (pp. 365-397). Philadelphia: W.B. Saunders.
- Scott, J. P. (1992). Aggression: Function and control in social systems. *Aggressive Behavior*, 18, 1-20.
- Takahashi, L. K., & Blanchard, R. J. (1982). Attack and defense in laboratory and wild Norway and black rats. *Behavioral Proceedings*, 7, 49-62.
- Timo-Iaria, C., Negrão, N., Schmidek, W. R., Hoshino, K., Menezes, C. E. L., & Rocha, T. L. (1970). Phases and states of sleep in the rat. *Physiology and Behavior*, 5, 1057-1062.
- Timo-Iaria, C., Yamashita, R., Hoshino, K., & Souza-Melo, A. (1990). Rostrum movements in desynchronized sleep as a prevalent manifestation of dreaming activity in Wistar rats. *Brazilian Journal of Medical and biological Research*, 23, 617-620.
- Tobler, I. (1994). Evidence for sleep in the skorpion and cockroach. *Newsletter*, 4, 9-11.
- Tufik, S., Lindsey, C. J., & Carlini, E. A. (1978). Does REM sleep deprivation induce a supersensitivity of dopaminergic receptor in the rat brain? *Pharmacology*, 16, 98-105.
- Tufik, S., Troncone, L. R. P., Braz, S., Silva-Filho, A. R., & Neumann, B. G. (1987). Does REM sleep deprivation induce subsensitivity of presynaptic dopamine or postsynaptic acetylcholine receptors in the rat brain? *European Journal of Pharmacology*, 140, 215-259.
- Ulrich, R. E., & Azrin, N. H. (1962). Reflexive fighting in response to aversive stimulation. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 5, 511-520.
- Valle, A. C. (1995). *Análise eletrofisiológica do hipocampo durante o sonodessincronizado do rato*. Tese de Doutorado, Escola Paulista de Medicina da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo.