



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AMBIENTALES
CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO

**“Efectos diferenciales de la glucosa sobre el peso corporal,
consumo de alimento, agua y calorías durante el periodo
post-privación en ratas albinas (*Rattus norvegicus*)”**

TESIS
PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DEL COMPORTAMIENTO
OPCIÓN EN ANÁLISIS DE LA CONDUCTA

PRESENTA:

ALMA GABRIELA MARTÍNEZ MORENO

Director: Dr. Antonio López Espinoza

Comité:

Dr. Félix Héctor Martínez Sánchez

Dr. José Enrique Burgos Triano

Dr. Emilio Ribes Iñesta

Dr. Felipe Cabrera González

Guadalajara, Jalisco Julio de 2005

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de la tesis (no. 180463)

A la Universidad de Guadalajara, por permitirme estudiar un post-grado de calidad

Al Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento, a su personal académico y a mis compañeros, por continuar mi proceso de aprendizaje

A Héctor, Toño, Nayely, Alejandra, Alma, Salvador y Sofía; gracias por conformar un equipo de investigación fuerte, leal, *alegre*

Dr. Antonio López Espinoza y Dr. Héctor Martínez Sánchez, esta tesis también es de ustedes; gracias por *todas* sus enseñanzas

Dr. Emilio Ribes Iñesta, tomar decisiones se hizo un proceso agradable a través de sus consejos y enseñanzas

Dr. José Burgos Triano, Dr. Carlos Aparicio Naranjo, Dr. Francois Tonneau y Dr. Felipe Cabrera González; gracias por sus críticas y aportaciones para el estudio de la conducta alimentaria

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Capítulo 1. Marco teórico	7
Parte I. El estudio de la conducta alimentaria en ratas	7
1.1 Conducta alimentaria durante condiciones de libre acceso	8
1.2 Conducta alimentaria durante la privación	10
1.3 Privación de alimento o agua	11
1.4 Programas de privación	12
1.5 Conducta alimentaria después de la privación	
<i>efectos post-privación</i>	13
Parte II. Modelos de Regulación Alimentaria	16
2.1 Los <i>estados de hambre</i> de Cannon y Washburn	17
2.2 Glucosa, lípidos y aminoácidos como reguladores	
de la alimentación	18
2.3 Hormonas y regulación del peso corporal	20
2.4 Lesiones cerebrales y peso corporal	22
2.5 El punto de ajuste	25
2.6 Regulación conductual de los patrones alimentarios	26
2.6.1 Medidas conductuales de la regulación alimentaria	27
2.6.2 Conducta de regulación alimentaria	28
Parte III. Regulación Energética	30

3.1 Contenido energético de los alimentos	31
3.2 Consecuencias postingestivas	33
Parte IV. Estudios sobre la glucosa como variable experimental	35
4.1 Palatabilidad de los endulzantes	36
4.2 Glucosa y calorías	37
4.3 Glucosa y sacarina como reforzadores de la conducta instrumental	38
Parte V. Propuesta experimental	40
Capítulo 2. Experimento 1	45
Introducción	46
Método	47
Sujetos	47
Aparatos y materiales	47
Procedimiento	48
Diseño experimental	49
Resultados	50
Discusión	58
Capítulo 3. Experimento 2	61
Introducción	62
Método	63
Sujetos	63
Aparatos y materiales	63
Procedimiento	63

Diseño experimental	63
Resultados	64
Discusión	78
Capítulo 4. Experimento 3	81
Introducción	82
Método	82
Sujetos	82
Aparatos y materiales	82
Procedimiento	83
Diseño experimental	83
Resultados	83
Discusión	97
Capítulo 5. Discusión general	99
Referencias	116

RESUMEN

En este trabajo se evaluaron los efectos de la glucosa sobre el peso corporal, el consumo de alimento, agua y calorías bajo la condición de libre acceso y en el periodo posterior a la privación de agua o alimento (post-privación). En el primer capítulo se describen los procedimientos experimentales utilizados para el estudio de la conducta alimentaria en ratas. Posteriormente se señalan los modelos de regulación alimentaria y energética, continuando con la descripción de algunos estudios que utilizaron la glucosa como variable experimental. A continuación se presenta la propuesta experimental y se reportan tres experimentos. En el primer experimento se expuso a las ratas a tres concentraciones de agua con glucosa bajo condiciones de libre acceso. En un segundo experimento se evaluó el efecto de las tres concentraciones de glucosa sobre el peso corporal y los consumos de comida y agua posterior a la privación de alimento. Un tercer experimento replicó las condiciones del Experimento 2 aplicando un programa de privación de agua. Los resultados obtenidos sugieren que la disponibilidad de otra fuente de energía en el periodo post-privación modifica el patrón de consumo, pero no modifica el promedio de calorías consumidas ni el peso corporal. Se observó una disminución gradual del consumo de alimento y un aumento gradual en el consumo de agua con glucosa. El peso corporal no presentó modificaciones relevantes. Los resultados sugieren que las propiedades de los alimentos, como las calorías o el sabor, son factores que se involucran en los mecanismos de regulación alimentaria.

INTRODUCCIÓN

Recientemente se ha observado un creciente interés por el estudio de la conducta alimentaria debido al aumento en el número de casos de los llamados *desórdenes alimentarios*. Las tres alteraciones o trastornos ligados al comportamiento alimentario son: la *obesidad*, la *anorexia* y la *bulimia* (Garfinkel, Garner y Goldbloom, 1987; Keel y Klump, 2003).

Un procedimiento experimental utilizado para el estudio de los desórdenes alimentarios es la privación de comida. El efecto que produce la aplicación de un periodo de restricción alimentaria sobre el peso corporal y los consumos de alimento y agua ha sido evaluado desde la perspectiva conductual por diversos investigadores (Baker, 1955; Finger, 1951; Lawrence y Mason, 1955; Polivy y Herman, 1985; Siegel y Stuckey, 1947). López-Espinoza (2001, 2004a, 2004b) y López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b, 2004) afirmaron que después de un periodo de privación, las ratas modifican sus patrones alimentarios y presentan respuestas conductuales, como la gran comilona, la gran bebida y la recuperación del peso corporal, a las que denominaron efectos post-privación. Recientemente, López-Espinoza y Martínez (2004) señalaron a la teoría de regulación o *set-point* de Keesey (1986) como una posible explicación para sus resultados.

La teoría del *set-point* (Keesey, 1986; Staddon y Zanutto, 1998) señala que después de un periodo de privación, los organismos compensarán la energía perdida consumiendo más calorías de las que anteriormente consumían, lo que explicaría las grandes comilonas reportadas por López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b y 2004). Corwin, Wojnicki, Fischer, Dimitrou, Rice y Young (1998) reportaron que cuando los organismos se encuentran en un periodo de restricción de comida, también se encuentran en un periodo de restricción energética. Estos autores señalaron que existe una relación entre el contenido energético de los alimentos y la conducta de comer.

Por otro lado, la regulación del peso corporal y de la conducta de comer han sido considerados por un gran número de investigadores como un elemento de importancia para la caracterización del fenómeno alimentario (Cambraia, Vannucchi y De-Oliveira, 1997; Lane, Ingram y Roth, 1999; Secor y Diamond, 1998). Su modificación ha sido relacionada con eventos conductuales, fisiológicos y culturales (Carlson, 1977; Duffy y Bartoshuk, 1996; Milton, 1993). Por otra parte, estudios ambientalistas han señalado los efectos que tiene la modificación del contenido energético del alimento y la alteración de la regulación alimentaria sobre la salud y el número de sujetos de la manada (Donnelly, Trites y Kitts, 2003).

Sin embargo, la modificación del contenido energético de los alimentos disponibles después de un periodo de privación es un fenómeno que no ha sido suficientemente estudiado. A partir de la evidencia anterior se realizó la propuesta experimental cuya finalidad fue adicionar una fuente calórica alterna en el periodo post-privación, utilizando glucosa en tres concentraciones con diferente contenido calórico.

El interés principal de este trabajo consistió en la exploración de los efectos diferenciales de la glucosa y su contenido energético, sobre el peso corporal y los consumos de alimento, agua y calorías después de la aplicación de programas de privación. Estudios previos han utilizado la glucosa como variable experimental para evaluar su efecto sobre la conducta alimentaria por su palatabilidad, contenido nutricional y como reforzador (Booth, 1990; Rothschild, 1971; Sclafani, 1990; Sheffield y Thornton, 1950). La presente tesis pretende contribuir a la línea de investigación de los patrones alimentarios, y más específicamente, a la de los efectos post-privación descrita por López-Espinoza (2001, 2004a, 2004b) y López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b, 2004), adicionando la concentración de glucosa como una nueva variable experimental que permita analizar los

efectos del contenido energético y la palatabilidad en la ocurrencia y control de la gran comilona.

En el primer capítulo se describe la conducta alimentaria de la rata bajo los procedimientos de libre acceso (Bolles, 1983; Collier, Hirsch y Kanareck, 1983; Le-Magnen y Devos, 1982) y privación (Baker, 1955; Bolles, 1983; Lawrence y Mason, 1955; Reid y Finger, 1955), para caracterizar los efectos post-privación reportados por López-Espinoza (2001, 2004a, 2004b) y López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b, 2004). Posteriormente se describen diversos modelos teóricos que han explicado el fenómeno de la regulación alimentaria, a partir de: el contenido gástrico (Cannon y Washburn, 1912), la proporción de glucosa en sangre (Mayer, 1955), la temperatura corporal (Brobeck, 1945), las reservas de lípidos en el cuerpo (Kennedy, 1953), o los niveles hormonales en el torrente sanguíneo (Carlson, 1977; Woods, Decker y Vaselli, 1974). Adicionalmente, el estudio de las áreas cerebrales involucradas en la conducta de comer (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995; Nisbett, 1972; Schwartz, 1978; Staddon, 2003), la teoría del *set-point* (Keesey, 1986), y, el análisis de la regulación conductual y energética de la conducta de comer de Staddon (2001, 2003), también fueron consideradas para la elaboración de este capítulo. Finalmente, se revisan los estudios relacionados con el contenido calórico de los alimentos (Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford, 1987; Capaldi, Owens y Palmer, 1994, Collier, Hirsh y Kanareck, 1983, Galef, 1986), y, la glucosa y sus propiedades (Booth, 1990; Carlson, 1977; Hirsh, Duboise y Jacobs, 1982; Guttman, 1954; Rothschild, 1971; Sclafani, 1990; Sheffield y Thornton, 1950).

En el capítulo 2 se presenta la propuesta experimental, en la que se justifica el interés principal para la realización de este proyecto y se plantean los objetivos. El objetivo principal de este trabajo es evaluar experimentalmente los efectos de diferentes

concentraciones de glucosa sobre el peso corporal, consumo de alimento, consumo de agua y consumo de calorías posterior a un periodo de privación.

En los capítulos 3, 4 y 5 se describen los tres experimentos realizados. En el primer experimento se evalúa el efecto de tres concentraciones de glucosa en agua sobre el peso corporal y los consumos de agua y alimento. El segundo experimento analiza el efecto de tres concentraciones de glucosa en agua sobre el peso corporal y el consumo de alimento, agua y calorías después de un periodo de privación de comida. El tercer experimento evalúa el efecto de tres concentraciones de glucosa en agua sobre el peso corporal y los consumos de alimento, agua y calorías después de un periodo de privación de agua. Finalmente, en el capítulo 6 se presenta la discusión general sobre los resultados obtenidos.

CAPÍTULO 1
MARCO TEÓRICO

P A R T E I

EL ESTUDIO DE LA CONDUCTA ALIMENTARIA
EN RATAS

Una de las líneas de investigación que ha recibido gran atención dentro del análisis de la conducta alimentaria es el estudio de los procesos de regulación (Korner y Aronne, 2003), especialmente aquellos relacionados con la regulación del peso corporal y la ingesta de alimento (Raynor y Epstein, 2001; Levin y Dunn-Meynell, 2000). Una particularidad en el estudio de estos procesos es su vinculación con el desarrollo de técnicas y procedimientos experimentales para el análisis de la conducta alimentaria. A continuación describiremos las características principales de la conducta alimentaria de la rata bajo algunos procedimientos experimentales como la alimentación de libre acceso, señalando las modificaciones del patrón alimentario durante los periodos de privación y post-privación. Revisaremos algunos modelos y propuestas teóricas sobre la regulación alimentaria y su relación con la conducta de comer. Finalmente, incluimos una reseña no exhaustiva de la literatura experimental relacionada con el empleo de concentraciones de glucosa y sus efectos sobre la conducta alimentaria de las ratas.

1.1 Conducta alimentaria durante condiciones de libre acceso

La condición de libre acceso se ha utilizado para describir el patrón alimentario en la rata (Baker, 1955; Collier, Hirsch y Kanareck, 1983; Le-Magnen y Devos, 1982; Mathis, Jonhson y Collier, 1995; Richter, 1927; Siegel y Stuckey, 1947). Collier, Hirsch y Kanareck (1983) señalaron que la definición del término *libre* no implica costo, cantidad o disponibilidad, sino que el animal es quien determina el inicio y final de una comida. En la condición de libre acceso se proporciona al animal una comida nutritivamente completa y agua. Cuando la comida y el agua están disponibles todo el tiempo, la frecuencia del acto de comer, el consumo total de alimento, la duración de una comida y el intervalo de tiempo entre comidas son los parámetros regularmente utilizados para medir la conducta de comer.

Bajo estas condiciones se ha observado que la rata pasa aproximadamente 3 horas al día comiendo y que realiza un promedio de 11 comidas por día (Baker, 1955; Bolles, 1983). Richter (1927) reportó que las ratas realizan de 5 a 10 comidas al día en promedio. Por su parte, Teitelbaum y Campell (1958) reportaron que el número de comidas al día no tiene variaciones significativas cuando el agua y el alimento se encuentran presentes.

Richter (1927) fue probablemente el primer investigador en estudiar sistemáticamente la conducta alimentaria de las ratas. Observó que las ratas ingerían alimento en episodios periódicos que excluían a otras actividades. Caracterizó el número, la duración y la distribución de estos episodios de conducta. Señaló que las ratas consumían la mayor parte de su ración de comida durante la noche y que rigen su patrón alimentario mediante el ciclo luz-oscuridad. Siegel y Stuckey (1947) reportaron un experimento donde midieron el consumo de comida cada seis horas. Señalaron que las ratas consumieron el 70% del alimento durante las 12 horas de oscuridad.

Por otra parte, también se han reportado estudios sobre la conducta de beber durante periodos de libre acceso. Stellar y Hill (1952) midieron la frecuencia con la que las ratas lamen los bebederos y el consumo promedio de agua por lenguetada. Reportaron que la rata lame unas 6 veces por segundo el bebedero, que en cada lenguetada bebe de 0.004 a 0.005cc y la frecuencia del acto de lamer es independiente de que el líquido sea dulce o salado. Young (1948a) señaló que las ratas beben aproximadamente 20 veces al día cuando tienen libre acceso al agua y al alimento. Finalmente, Richter (1927) mencionó que las ratas beben aproximadamente el 75% de su ración de agua diaria durante la noche.

A manera de resumen es posible señalar que: 1) las ratas distribuyen su conducta de comer en episodios (Bolles, 1983; Collier, Hirsch y Kanareck, 1983; Strubbe y Woods, 2003); 2) el total de la ingesta diaria de alimento es producto del tamaño y del número de

comidas consumidas (Strubbe y Woods, 2004); 3) las ratas consumen la mayor parte de sus raciones de agua y alimento durante la noche (Richter, 1927; Siegel y Stuckey, 1947); 4) el ciclo de alimentario de las ratas es ordenado y regular (Keeseey, 1986; Staddon y Zanutto, 1998); y, 5) la regularidad del patrón alimentario de la rata involucra el horario de comer y la cantidad consumida (Bolles, 1983).

1.2 Conducta alimentaria durante la privación

En el estudio de los patrones alimentarios, la privación como método experimental consiste en retirar el alimento y/o el agua durante un periodo de tiempo determinado. Según Bolles (1983) la privación puede ser *continua* (retirar por completo el alimento del animal hasta el momento del experimento), o *terminal* (hasta que el animal muere). Un tercer tipo de privación fue denominado *intermitente* y se refiere a las condiciones experimentales en que el alimento es retirado por un periodo de tiempo preestablecido, cuando este periodo finaliza, el alimento vuelve a estar disponible, es decir, consiste en retirar y ofrecer el alimento sucesivamente. Otros autores han utilizado los términos de privación parcial o total para señalar la duración de la restricción del agua o alimento, o de ambos, durante el mismo periodo de tiempo (Lawrence y Mason, 1955, López-Espinoza y Martínez, 2001b).

La privación intermitente se ha utilizado frecuentemente para observar cambios en los patrones alimentarios debido a que puede mantener más o menos indefinidamente a los animales en un estado de privación constante. Este tipo de restricción es utilizado frecuentemente en los experimentos que requieren de la emisión de respuestas instrumentales. En estos estudios el animal es mantenido al 80 o 70% de su peso corporal mediante restricciones intermitentes de alimento, bajo esta condición el animal debe trabajar para comer.

En la mayoría de los experimentos operantes, los animales son expuestos a un periodo de habituación de su horario de trabajo, antes de someterlos a la situación experimental. Bolles (1983) le llama a esta fase “adaptación al ciclo alimenticio”. Este procedimiento garantiza que los animales sometidos a privaciones parciales estén motivados para emitir diversas respuestas antes de recibir los reforzadores primarios.

Se ha demostrado que el número de reforzadores recibidos y la velocidad con la que recorren un laberinto se relaciona con el intervalo de tiempo y la cantidad de alimento disponible (Alderstein y Fehrer, 1955). Algunos autores reportan que las diferencias en la ejecución se relacionan con el objetivo de los programas de privación y la entrega de los reforzadores (Clark, 1958; Siegel, 1961; Verplanck y Hayes, 1953). Para otros, la diferencia en la conducta instrumental de animales hambrientos o sedientos y animales saciados está relacionada con el grado de privación y con la preferencia o aversión a la comida entregada como reforzador (Fay, Miller y Harlow, 1953; Young, 1948b).

1.3 Privación de alimento o agua

La privación parcial de comida o de agua tiene diversos efectos. Si se retira la comida, el consumo total de agua de la rata disminuye aproximadamente a la mitad respecto al consumo durante la condición de libre acceso (Siegel y Stuckey, 1947; Reid y Finger, 1955; López-Espinoza, 2004). Si se retira el agua, el consumo de alimento disminuye respecto a los consumos previos a la privación (López-Espinoza, 2001). A este fenómeno se le ha denominado *auto-privación* (Verplanck y Hayes, 1953).

Bolles (1983) mencionó que un animal come para satisfacer sus necesidades nutricias y toma agua para regular sus necesidades metabólicas. Señaló que un animal hambriento bebe menos porque no necesita más agua para su metabolismo. Al comer, hay un incremento en el consumo de agua, proporcional a la cantidad de ingestión de alimento.

Agregó que cuando se priva de agua a un animal no se alteran sus necesidades de alimento. Collier, Hirsch y Kanareck (1983) sugirieron que los animales sedientos reducen su consumo de alimento con el fin de perder peso y conservar su equilibrio de agua. El animal sediento “no quiere comer” y el animal hambriento “no necesita beber” (Bolles, 1983). La pérdida de peso se relaciona más con las horas de privación de agua que con las horas de privación de alimento. El déficit de 24 horas de agua se puede compensar en una sola sesión de acceso al agua, mientras que el déficit de 24 horas de privación de alimento no se compensa en una sola comida.

1.4 Programas de privación

El periodo de tiempo durante el cual se aplica la privación puede ser variable y se relaciona con el objetivo experimental. Algunos investigadores utilizan periodos de horas (Baker, 1955; Lawrence y Mason, 1955; Reid y Finger, 1955), días (Baker, 1955, Lawrence y Mason, 1955; López-Espinoza y Martínez, 2001a, 2001b) o ciclos (Young, 1948a, 1948b) para medir los efectos a corto y largo plazo de la privación.

Reid y Finger (1955) reportaron un experimento en el que utilizaron un programa de privación de comida por 23 horas durante 35 días consecutivos. Su objetivo fue determinar el ajuste del patrón alimentario ante condiciones de disponibilidad adversa en ratas. Después de un periodo de línea base, en el que se registró el peso corporal, los consumos de alimento y agua, y el nivel de actividad bajo condiciones de libre acceso, los sujetos fueron privados de alimento durante 23 horas al día. Los resultados mostraron que el peso corporal decreció gradualmente y el nivel de actividad se incrementó durante la hora previa al acceso de alimento.

Baker (1955) comparó la tasa de ingestión de comida entre sujetos expuestos a condiciones de libre acceso y privación (12, 24 ó 36 horas). Observó que el incremento del

tiempo de privación produjo un efecto sobre la tasa de ingestión: mientras más severo era el programa de privación, menor era la tasa de ingestión de comida.

Lawrence y Mason (1955) sometieron a un grupo de ratas a programas de privación, con una duración entre 4 y 48 horas. Durante el día, la disponibilidad del alimento se presentó en diferentes horarios. Reportaron que el peso corporal se redujo gradualmente y el consumo de alimento se incrementó durante las horas de disponibilidad. Los resultados obtenidos por Baker (1955), Lawrence y Mason (1955) y Reid y Finger (1955) sugieren que al aplicar periodos de privación se reduce el peso corporal de los sujetos y se modifica el patrón de consumo.

1.5 Conducta alimentaria después de la privación: *efectos post-privación*

Diversos estudios han señalado los efectos que se producen sobre el patrón alimentario de las ratas cuando finaliza un programa de privación (Fay, Miller y Harlow, 1953; Lawrence y Mason, 1955; Lowe, 1993; Reid y Finger, 1955; Siegel, 1961). Hebb (citado en Bolles, 1983) observó que durante el primer día de libre acceso al alimento después de un periodo de privación, el consumo de alimento fue menor respecto al registrado antes de la privación. Afirmó que la cantidad consumida era insuficiente para compensar su déficit nutritivo.

Collier, Hirsch y Kanareck (1983) reportaron que durante el periodo post-privación el consumo de alimento inicia con un incremento súbito, posteriormente se incrementa gradualmente hasta alcanzar un máximo estable. El peso corporal se incrementa como consecuencia de los cambios en el consumo de alimento, después desciende bruscamente y finalmente alcanza el nivel registrado previo a la privación.

Por su parte, Siegel (1961) utilizó diferentes programas de privación para caracterizar el patrón de consumo de las ratas. Observó que los animales comían relativamente poco al finalizar un periodo de privación matutina de 4 horas. Cuando eran sometidos a privaciones nocturnas de la misma duración, los animales aumentaban su consumo al finalizar los periodos de privación. Los consumos de estos animales fueron comparados con los obtenidos por sujetos control que se mantuvieron bajo condiciones libre acceso durante todo el experimento. Siegel (1961) concluyó que el intervalo de tiempo utilizado en los programas de privación se relacionaba con el consumo de alimento posterior a la restricción.

Lawrence y Mason (1955) y Reid y Finger (1955) señalaron que sujetos experimentales sometidos a sesiones en la rueda de actividad o a diversos programas de reforzamiento en cámaras operantes posteriores a un periodo de restricción, pueden tardar dos semanas para recuperar su patrón de alimentación.

La evidencia obtenida por López-Espinoza (2001; 2004) sugiere que es posible producir un efecto conductual bien definido después de la aplicación de algún tipo de programa de privación. Tal efecto ha sido denominado *efectos post-privación* señalando así su dependencia directa de la aplicación de un programa de restricción. Estos efectos agrupan las alteraciones en el consumo de agua y alimento y del peso corporal durante la post-privación y bajo condiciones de libre acceso.

Lopez-Espinoza (2001, 2004) señaló que las modificaciones observadas en el patrón de consumo de agua y alimento se identifican como consumos excesivos de agua (*binge drinking*) y alimento (*binge eating*) durante los primeros 5 días de libre acceso después de un periodo de privación. Posteriormente, (de 6 a 30 días) estos excesos de consumo ocurren ocasionalmente seguidos por periodos de bajo consumo. Por otra parte, el peso corporal que

se pierde al aplicar el programa de privación presenta dos modalidades al retornar el organismo a condiciones de libre acceso. La primera es una rápida recuperación del peso corporal perdido hasta igualar el peso registrado en el periodo de libre acceso inmediato anterior a la aplicación del programa de privación. La segunda es un incremento gradual y consistente del peso corporal que permite mantener un peso corporal similar o en ocasiones aumentar por encima del que registra un sujeto control. López-Espinoza (2001, 2004), López-Espinoza y Martínez (2001 a, b, y 2004), López-Espinoza, Ríos y Soto (2004) reportaron la ocurrencia de los efectos post-privación a pesar de: 1) el elemento privado (alimento o agua); b) el programa de privación utilizado (total o parcial); c) la experiencia previa de los sujetos en programas de privación; d) el peso individual registrado durante la línea base; e) la periodicidad de los intervalos de libre acceso entre los programas de privación; f) el sexo de los sujetos; y, f) la edad de los sujetos experimentales.

López-Espinoza (2004) reportó que la variable de importancia para evitar la ocurrencia de la gran comilona fue establecer una historia de control sobre la restricción y la disponibilidad de alimento. Esta parece haber sido la variable de mayor relevancia en los resultados obtenidos. Las diferencias individuales en el consumo de alimento durante la línea base sirvieron para determinar la cantidad de alimento en los procedimientos de retorno al promedio en cada sujeto experimental. El control de la ocurrencia de la gran comilona se basó en el control de la disponibilidad de alimento y las características individuales en el consumo de alimento. Finalmente, López-Espinoza y Martínez (2004b) señalaron que la modificación en los patrones de consumo de alimento y agua posterior a un programa de privación obedece al fenómeno de la regulación alimentaria.

P A R T E I I

MODELOS DE REGULACIÓN ALIMENTARIA

El mecanismo que regula la conducta alimentaria ha sido motivo de debate para diversos investigadores (Brobeck, 1960; Cannon y Washburn, 1912; Carlson, 1977; Kennedy, 1953; Mayer, 1955). Los modelos de regulación intentan resolver: 1) qué elementos inician la conducta de comer; 2) qué elementos finalizan la conducta de comer, 3) qué es exactamente lo que se regula; y, 4) qué mecanismo controla la regulación alimentaria.

Carlson (1977) señaló que la regulación, en especial la del consumo de alimento, es uno de los mecanismos más intensamente estudiados por la psicología fisiológica. Hay dos razones que justifican este interés: 1) la regulación es primordial para la supervivencia, pues otras funciones no pueden llevarse a cabo si no hay un equilibrio interno en los organismos; y, 2) establecer cuáles son los mecanismos que controlan las conductas reguladoras haría posible comprender otros procesos como el aprendizaje. La relación entre las habilidades sensoriales y motoras de un animal con capacidad para aprender representa la clave para comprender los mecanismos reguladores de la conducta alimentaria.

2.1 Los estados de hambre de Cannon y Washburn

Los intentos iniciales para explicar la regulación de la conducta alimentaria se basaron en la observación de los *estados de hambre*. Cannon y Washburn (1912) reportaron que las sensaciones de hambre estaban relacionadas con las contracciones estomacales. Concluyeron que el contenido gástrico y las contracciones estomacales tenían una relación interdependiente con las sensaciones de hambre. Si un sujeto tenía estas sensaciones iniciaba el acto de comer, cuando la sensación de hambre desaparecía, el acto de comer se detenía.

En 1939, Cannon (citado por Sahakian, 1987) dio a conocer su *Teoría homeostática*. Propuso el término de *homeostasis* para definir la tendencia de los organismos complejos a mantener o restaurar el equilibrio cuando la constancia se altera a escala celular. A partir de

esta propuesta la homeostasis se ha definido como un proceso regulador presente en cualquier sistema que necesite disponer constantemente de cierta sustancia en la que un parámetro es regulado alrededor de un valor determinado. Este proceso se conforma de 4 elementos: 1) una sustancia que va a ser regulada (la comida por ejemplo); 2) un valor fijo u óptimo de esa sustancia; 3) un mecanismo sensible a las señales de desviación del nivel de la sustancia (por encima o por debajo del valor óptimo); y, 4) un mecanismo corrector capaz de restablecer los niveles de la sustancia a su valor óptimo (Carlson, 1977). Un mecanismo regulador se caracteriza por la retroalimentación. En la conducta de comer, la homeostasis definida por Cannon (citado por Sahakian, 1987) implica un proceso de retroalimentación negativa: el acto de comer inicia solamente como una respuesta a un déficit de alimento. Adicionalmente, la propuesta de Cannon no solo representó un modelo de explicación para la conducta de comer sino que se extrapoló a otros fenómenos susceptibles de ser explicados por medio de un modelo de regulación.

2.2 Glucosa, lípidos y aminoácidos como reguladores de la alimentación

Mayer (1955) afirmó que el acto de comer es controlado por los niveles de glucosa en el torrente sanguíneo. Sugirió que a bajas concentraciones de glucosa se iniciaba la sensación de hambre, mientras que a altas concentraciones de glucosa se traducían en sensación de saciedad. Consideró a la *hipótesis glucostática* como una definición fisiológica de los estados de hambre que podía ayudar a discernir qué se regula y cómo se regula.

Según Mayer (1955), hay tres tipos de regulación: regulación biomédica; regulación de entrada y salida de energía; y, la regulación por compensaciones de energía. La regulación biomédica es resultado de la interacción entre la estructura física del animal, células, órganos y sistemas. Sugirió que la regulación de la entrada y salida de energía representa el mecanismo más importante. La entrada (ingesta de comida) se ajusta de

acuerdo al requerimiento impuesto por el margen biomédico, el cual se basa en varios niveles correspondientes a la reserva de grasas y dependiendo de las circunstancias del organismo (como la salud, enfermedad, temperatura o condiciones de privación). Finalmente, la regulación de energía por compensaciones es un mecanismo que funciona por oscilaciones sucesivas alrededor de la conducta de equilibrio. Corrige errores de los otros mecanismos dependiendo del exceso o deficiencias en las entradas de energía.

Mayer (1955) advirtió que un mecanismo de regulación debe ser capaz de explicar los efectos de las variaciones en el ambiente, asociados con el incremento del gasto de energía (como el ejercicio o exposición a otra dieta), y entendible en el sentido de tener una interpretación metabólica. Lo cual permitiría una mejor comprensión de los efectos hormonales sobre los desórdenes alimenticios. Adicionalmente señaló que un método para comprender la transición del peso corporal de adecuado a sobrepeso o de obesidad estática a activa (hiperfagia) consiste en identificar el estímulo (p. ej. frío, inmovilización) que controla los cambios sobre el peso corporal. Finalmente, Mayer (1955) reconoció que su *hipótesis glucostática* representaba un mecanismo de regulación de energía a corto plazo que probablemente interactuaba con un mecanismo regulador a largo plazo, el cual podría ser controlado por los lípidos.

Kennedy (1953) inició sus estudios sobre la regulación de las grasas corporales a partir del supuesto de que el peso corporal es un parámetro constante. Señaló que si hay una regulación de las reservas del cuerpo, también existe regulación del peso corporal. La movilización espontánea de grasa sería un fenómeno dependiente de la interacción entre la grasa total, la grasa proporcional, el tipo de obesidad, la cantidad de ejercicio o actividad, la dieta y la temperatura.

La *hipótesis lipostática* señala que la constancia del peso corporal depende de la relación proporcional entre el incremento del contenido de grasas y el incremento en la disponibilidad de grasa utilizable. El tejido adiposo es regulado por un sistema de retroalimentación negativa en el cual, la ingesta de comida es controlada por la reserva de lípidos corporales.

Kennedy (1953) afirmó que la relación entre las grasas, carbohidratos y el metabolismo podrían integrar el mecanismo regulatorio de la alimentación. Concluyó que las señales para iniciar una comida son proporcionadas por áreas hipotalámicas a partir de la reserva de lípidos en el cuerpo.

Finalmente, la *teoría aminostática* propuso que algunas comidas ricas en proteínas tienen un efecto de saciedad en el organismo. Los aminoácidos son absorbidos y estimulan la liberación de insulina que ocasiona la sensación de saciedad (Carlson, 1977). Los aminoácidos se obtienen mediante el desdoblamiento de las proteínas que se consumen y representan una fuente de energía. Mellinkoff (citado por Carlson, 1977) señaló que el nivel de aminoácidos en la sangre regulaba la ingestión de alimentos. Argumentó que un animal disminuye gradualmente su consumo de alimento si en su dieta no hay aminoácidos disponibles. Cuando los aminoácidos vuelven a estar disponibles, el consumo de alimento se sitúa en los niveles anteriores a la privación.

2.3 Hormonas y regulación del peso corporal

Algunos investigadores afirman que ciertos mecanismos humorales (líquidos corporales) pueden producir cambios en el peso corporal manipulando experimentalmente los núcleos ventromediales e hipotalámicos (Brobeck, 1960; Schwartz, 1978; Teitelbaum y Epstein, 1962; Woods, Decker y Vasselli, 1974). Ambos núcleos activan las dos categorías conocidas para ajustar las respuestas de regulación de peso: iniciar o terminar de comer.

Woods, Decke y Vasselli (1974) argumentaron que las dos áreas hipotalámicas mencionadas son capaces de elicitar cambios en los niveles de hormonas metabólicas como la insulina y la hormona del crecimiento. Ambas producen cambios en el peso corporal. El aumento de la actividad en los núcleos ventromediales reduce los niveles de insulina e incrementa los de la hormona del crecimiento, contribuyendo a la reducción del peso corporal. Mientras que la respuesta opuesta es seguida por un incremento de actividad del núcleo lateral.

La propuesta de Woods, Decke y Vasselli (1974) argumentó que la insulina (hormona secretada por las células beta de los islotes de Langerhans del páncreas que regula el metabolismo de los carbohidratos) y la hormona del crecimiento (proteína secretada por la hipófisis anterior que promueve la conversión de aminoácidos a proteínas con la ayuda de la insulina) usualmente se distribuyen en cierta cantidad en la sangre de los animales, y esa cantidad determina el peso corporal del organismo. Hay una estricta correspondencia entre las cantidades de insulina y hormona del crecimiento con el peso corporal. La alteración de la primera lleva a un cambio compensatorio en la segunda. Cualquier cambio en los niveles de las hormonas cambiaría el balance de las grasas. Mantener los niveles hormonales trae en consecuencia que los niveles de grasa en el cuerpo estén balanceados. Según Woods, Decke y Vasselli (1974), el valor de estos niveles está determinado genéticamente.

Woods, Decke y Vasselli (1974) señalaron dos categorías de la conducta de comer: a) comer calórico "*caloric eating*" controlado por una correlación entre la glucosa en sangre, hábitos alimenticios, palatabilidad y factores psicológicos, que mantiene los requerimientos de energía para conservar el estado de equilibrio en el animal, y b) el llamado comer regulatorio "*regulatory eating*" (impuesto por el *caloric eating*), que ocurre solo cuando el peso corporal está fuera de balance respecto a los niveles hormonales. Un incremento en los

niveles hormonales causa que el animal coma más. Si estos niveles disminuyen, el animal deja de comer hasta que nuevamente se modifican los niveles. Por ejemplo, antes de una comida (particularmente durante la noche) los niveles de la hormona del crecimiento se elevan, en parte por las bajas cantidades de glucosa en sangre a esa hora. Inmediatamente después de comer, los niveles de la hormona del crecimiento se reducen a valores indetectables, y regresan a su nivel normal después de tres horas.

Woods, Decker y Vasselli (1974) señalaron que hay por lo menos tres formas de alterar los niveles hormonales: a) manipulación directa de los niveles de las dos hormonas (inyectar las hormonas, por ejemplo), b) alteración eléctrica de la actividad del cerebro (en el núcleo ventromedial o lateral), y c) variaciones forzadas de la cantidad de comida ingerida, por ejemplo, modificando el contenido total de carbohidratos en la dieta o el tamaño y frecuencia de las comidas (el nivel de grasa obtenido de una gran comilona es diferente al observado en condiciones de libre acceso).

Adicionalmente Woods, Decker y Vasselli (1974) mencionaron que el incremento en la secreción de insulina que ocurre después de la ingestión de carbohidratos se relaciona con señales o propiedades de la comida tales como el sabor. El estímulo asociado con el acto de comer puede servir como un estímulo condicionado para la secreción de insulina.

2.4 Lesiones cerebrales y peso corporal

Probablemente el modelo más ampliamente utilizado para producir obesidad experimental es la lesión en el *núcleo ventromedial hipotalámico*. Diversos autores han descrito detalladamente que esta lesión provoca hiperfagia en los animales (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995; Nisbett, 1972; Schwartz, 1978; Staddon, 2003). Se ha comprobado que después de lesionar a los animales, los niveles de insulina y el número de

adipositos se incrementan considerablemente (Mayer, 1955; Nisbett, 1972; Woods, Decker y Vasselli; 1974).

Según Staddon (2003), el estudio de los efectos de las lesiones hipotalámicas sobre la conducta alimentaria inició en 1940 con el trabajo de Hetherington y Ranson. Estos autores mostraron que lesiones en el *núcleo ventromedial* de las ratas produjo obesidad crónica y una conducta de comer a la que describieron como voraz.

Nisbett (1972) señaló que el hipotálamo tiene mecanismos precisos para regular el peso corporal. Sus centros especializados ajustan la ingesta de comida y mantienen los depósitos de grasa en un punto de equilibrio. Agregó que cuando estos centros se dañan quirúrgicamente la ingesta de alimento se modifica. Las ratas lesionadas en el *núcleo ventromedial*: 1) aumentan su consumo diario de alimento; 2) comen más rápido; 3) buscan comida en ambientes nuevos hasta encontrarla y consumirla; 4) responden selectivamente al sabor de los alimentos; y, 5) son altamente inactivas.

Por otro lado, la ablación del *área lateral del hipotálamo* produce una severa abstención del animal a consumir alimentos y puede morir si no se le obliga a comer. Schwartz (1978) describió la modificación de la conducta alimentaria posterior a la lesión. Mencionó que hay tres etapas que caracterizan a esta modificación: 1) afasia y adipsia; 2) anorexia y adipsia; y, 3) adipsia y deshidratación. Nisbett (1972) sugirió que el hipotálamo tiene un complejo y preciso sistema que detecta el déficit de energía en el organismo y activa su respuesta de comer.

Nisbett (1972) afirmó que el núcleo ventromedial es conocido como el centro de la pérdida de peso y el núcleo lateral, como el centro de la ganancia de peso. Sin embargo, Kandell, Schwartz y Jessell (1995) señalaron que asumir que el hipotálamo lateral contiene un centro para la alimentación y el hipotálamo medial un centro para la saciedad, es una

conclusión conceptualmente atractiva pero incorrecta. Argumentaron que los efectos observados a partir de la ablación de áreas hipotalámicas sobre la conducta alimentaria se debe a una alteración de factores tales como: 1) la información sensorial; 2) el punto de ajuste; 3) equilibrio hormonal; y, 4) fibras nerviosas.

Kandell, Schwartz y Jessell (1995) mencionaron que las lesiones del hipotálamo lateral pueden producir daño en las fibras de pares craneales como el trigémino (nervio que inerva la cara y boca) contribuyendo a la respuesta de afagia. Si la zona dañada es muy extensa puede producir alteraciones en el *prosencefalo basal* (cerebro anterior) interfiriendo con la atracción sensorial por los alimentos, tales como el azúcar. Por otra parte, la lesión del área *ventromedial* aumenta la capacidad de respuestas aversivas o atractivas a las propiedades del alimento. Un animal lesionado aumenta su consumo de alimento respecto a un animal no lesionado, pero puede reducirlo si el alimento es adulterado con un sabor amargo. El aumento en el consumo de alimentos parece una consecuencia más que una causa de la obesidad, pues esta conducta se ha observado en sujetos obesos no lesionados (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995; Nisbett, 1972).

Adicionalmente, algunos estudios del *núcleo paraventricular* y del área lateral del hipotálamo (Blundell, 1984; Mancilla y Pérez, 1997; Wurtman y Wurtman, 1978, 1979) demostraron que la estimulación química altera la conducta alimentaria. La administración de noradrenalina en el *núcleo paraventricular* estimula el consumo de carbohidratos. La inyección del *péptido galanina* y de *opiáceos* incrementa selectivamente la ingesta de grasas o proteínas respectivamente (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995).

Por otro lado, Wurtman y Wurtman (1979) reportaron que la administración de drogas como la fenfluramina y fluoxetina incrementan la transmisión serotoninérgica. Este cambio provoca que las ratas decrementsen su consumo de carbohidratos. Sugirieron que la ingesta

voluntaria de carbohidratos está regulada por un mecanismo neuroquímico de naturaleza serotoninérgica.

Finalmente, Grossman (1972) reportó que la inyección de ciertas sustancias químicas (drogas adrenérgicas) en el hipotálamo lateral incrementa considerablemente el consumo de alimento pero no la ingesta de agua. En cambio, la inyección de drogas colinérgicas como el *carbacol* produce el efecto contrario.

2.5 El punto de ajuste

Los mamíferos adultos tienden a mantener constante su peso corporal. Aunque haya cambios periódicos en el balance energético, la disponibilidad de la comida, o incluso cuando se pierde peso corporal existe una tendencia a regresar a los niveles previos anteriores a la pérdida. Este es el principio básico de la teoría del punto de ajuste o *set point*.

Keesey (1986) demostró que los animales tienden a regular la ingestión de alimento para mantener el balance del peso corporal. En un experimento expuso un grupo de sujetos a tres condiciones de alimentación. Un grupo de ratas conservó su dieta habitual, un segundo grupo fue sometido a una restricción de alimento y el tercer grupo fue sobrealimentado. Los animales sobrealimentados perdieron peso y los animales privados lo ganaron. Posteriormente el segundo y tercer grupos fueron expuestos a las condiciones del primer grupo. El peso corporal de los tres grupos se igualó a pesar de las modificaciones previas de la dieta.

Aunque el peso corporal varía de un animal a otro, entre y dentro de las especies, cuando se les permite comer libremente se observa una constancia entre la ingesta y el gasto diario de energía. Las ratas adultas que experimentan reducciones del peso corporal regresan a un nivel adecuado para su edad y sexo después de eliminar el procedimiento

experimental que produjo la reducción. La estabilidad es resultado del balance entre la ingesta y gasto de energía (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995; Keeseey, 1986; Staddon y Zanutto, 1998).

Keeseey (1986) señaló que ratas obesas mantenidas durante seis meses o más, modifican su punto de ajuste. Argumentó que la tasa de metabolismo cambia a partir de la exposición a otras condiciones como dietas modificadas, contexto novedoso o restricción de alimento.

O'Kelly (citado por Carlson, 1977) desarrolló un esquema de los procesos reguladores de la ingestión de alimento y agua en un organismo tomando como base el modelo del punto de ajuste. Mencionó que los seres vivos intercambian energía con el ambiente. Un sistema interno "vigila" la conducta alimentaria mediante detectores que corrigen la cantidad de alimento requerido por medio de determinada conducta. Propuso que la regulación es interna cuando incluye actividades como la secreción de hormonas y conductual cuando requiere que el animal actúe de manera diferencial hacia estímulos ambientales previamente asociados con la sustancia que es necesaria. Señaló que la conducta de comer cesa hasta que la reserva energética de las células se restablece.

2.6 Regulación conductual de los patrones alimentarios

Kandell, Schwartz y Jessell (1995) señalaron que el acto de comer obedece a un estado de necesidad. Diversos autores han afirmado que el comer es un estado motivacional (Bindra, 1947, 1948, 1974; Bolles, 1983, 1990; Booth, 1990; Kandell, Schwartz y Jessell, 1995; McFarland, 1973; Staddon, 2001). La motivación varía en función de la privación, por ejemplo la privación de alimento (hambre) o agua (sed). Los cambios en las condiciones internas del animal con respecto a un punto de ajuste determinado por el proceso regulador, producen alteraciones en los estados de motivación. Los estados motivaciones cumplen con tres funciones: 1) directiva (guían la conducta hacia una meta específica); 2) activadora

(alerta y dan energía al individuo para la acción); y, 3) organizadora (forman una secuencia de comportamiento coherente, orientada hacia una meta). Estos estados se infieren a partir de la observación de la conducta manteniendo una variable regulada dentro de criterios experimentales determinados. Mencionaron que hay una retroalimentación que detecta el valor de la variable en determinado momento y se compara con un valor deseado o punto de ajuste. Un detector de error generará una señal si el valor no está dentro del límite deseado. Entonces el organismo ajusta los valores de la variable al punto deseado. Kandell, Schwartz y Jessell (1995) llamaron a ese fenómeno regulación alimentaria. Propusieron que la señal de error no es solo controlada por estímulos internos, sino que también es influida por estímulos externos. Argumentaron que la conducta del animal no necesariamente es motivada por pulsiones internas ya que los estímulos externos como el olor o el sabor del alimento son capaces de impulsar una conducta. Las respuestas ante los estímulos pueden ser innatas o aprendidas, como ocurre en la preferencia de las ratas a los sabores dulces.

2.6. 1 Medidas conductuales de la regulación alimentaria

Staddon (2001) afirmó que uno de los aspectos más importantes de la alimentación es la regulación. El peso corporal es una medida que demuestra la regulación. Los efectos de la estimulación, como el exceso de ejercicio o la hiperfagia, tienen efectos sobre el peso corporal. Afirma que la regulación alimentaria tiene propiedades conductuales reflejadas en una variable relacionada, como el peso corporal, que regresa a su valor inicial después de alguna perturbación. Señaló que la regulación del peso corporal es a largo plazo durante días o semanas, o a corto plazo de minutos y horas. En el último caso, la variable regulada no es el peso corporal sino algún componente de la conducta de ingestión, como la tasa de consumo de comida (gramos por hora, por ejemplo) o de energía (calorías consumidas). Un procedimiento para demostrar la regulación durante un tiempo corto, es interrumpir el

patrón de alimentación habitual y después retornarlo a sus condiciones previas. Con base en lo anterior podemos suponer que el registro del peso corporal, del consumo de alimento y de calorías representan medidas conductuales para estudiar el proceso de regulación alimentaria.

2.6.2 Conducta de regulación alimentaria

Un organismo hambriento busca alimento y lo consume hasta sentirse saciado, sin embargo, después de un periodo de tiempo vuelve a sentirse hambriento de nuevo. La secuencia hambre - conducta de comer - saciedad conforma respuestas conductuales motivacionales, experiencia y aprendizaje. Staddon (2001) afirmó que la motivación es un proceso más simple que el aprendizaje, y que existe más o menos independientemente del aprendizaje, pero que los cambios conductuales causados por el aprendizaje y la motivación no pueden distinguirse fácilmente entre sí. Los efectos motivacionales de la comida pueden afectar el aprendizaje (Young, 1941). Como ocurre en el caso del aprendizaje de aversión a sabores (Bolles, 1970; Loy y Hall, 2002; Mondragón y Hall, 2002) o la preferencia por comidas con ciertos nutrientes específicos (Capaldi, 1996; Lane, Ingram y Roth, 1999; Sclafani, 1990)

Recientemente, Staddon (2003) señaló que la regulación del comer puede explicarse conductualmente desde dos puntos de vista: la selección de comida y el balance de energía. Afirmó que los animales pueden aprender acerca de los valores nutricionales de las comidas. Staddon (2003) reportó que los animales muestran preferencia por aquellos alimentos que contienen los nutrientes necesarios para su función y rechazan aquellos que tienen un déficit de tales nutrientes. Sin embargo, Galef (1996) demostró que los sujetos que son expuestos a diversos tipos de dietas no siempre eligen aquellas que contienen los alimentos más nutritivos. Por su parte, el balance de energía se refiere al estado de

equilibrio que se mantiene a pesar de la variación en la disponibilidad del alimento, situación que no determina cambios significativos en el peso corporal o en los consumos de alimento de las ratas (Staddon, 2003).

Los estudios de condicionamiento pavloviano han demostrado que se puede afectar la conducta de comer. Los animales pueden aprender acerca de los valores nutricionales de las comidas a partir de un sabor (Booth, 1990). Parece que los animales muestran preferencia por aquellos alimentos que contienen los nutrientes que necesitan, y rechazan aquellos que tienen un déficit de tales nutrientes. La palatabilidad de algunas comidas (el sabor dulce del azúcar, el sabor de la carne, y otros) tienden a reflejar el valor nutricional que contienen. La asociación entre el sabor y la preferencia pueden depender de la experiencia o de factores hereditarios. Se ha documentado que el hambre específica por la sal es innata, sin embargo, el gusto por la comida picante parece ser aprendido. Todas las preferencias adquiridas son efecto del aprendizaje y la motivación (Staddon, 2001; Weingarten, 1990).

P A R T E III
REGULACIÓN ENERGÉTICA

Garrow (1986) mencionó tres factores que afectan el peso corporal: el contenido energético de los alimentos consumidos, la tasa de ingesta y el gasto de energía. Si la rata come en promedio, unas 11 veces al día, entonces para regular su consumo de calorías de acuerdo a sus necesidades de energía, tiene que regular el promedio de la cantidad de alimento que come. Según Bolles (1983), la rata hace una adecuada regulación de su consumo total, consumiendo una cantidad suficiente de calorías en cada ocasión.

3.1 Contenido energético de los alimentos

Resultados experimentales indican que las ratas ajustan su ingesta de calorías cuando se les ofrecen diferentes alimentos y comidas con distintos valores calóricos (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983; Dimitrou, Rice y Corwin, 2000). Sin embargo, otros estudios reportan lo contrario: que las ratas aumentan de peso fácilmente cuando son expuestas a dietas altas en grasas o bien, más palatables.

Beatty (1978) realizó un experimento con ratas en el que modificó la dieta de laboratorio habitual a una altamente palatable. Los sujetos fueron mantenidos al 85% de su peso corporal antes de iniciar el experimento. Un grupo recibió chocolate, mantequilla de maní, queso, salami, galletas, papas, manzanas y golosinas una vez cada 4-7 días. Otro grupo solo recibió la comida especial para laboratorio. Después de 45 días volvieron a mantenerlas al 85% de su peso y con una hora de actividad presionando una barra. Los sujetos experimentales desarrollaron obesidad dietaria. Beatty (1978) concluyó que las ratas desarrollan obesidad cuando son expuestas a una dieta variable.

Treit, Spetch y Deustch (1982) describieron tres factores involucrados en el desarrollo de la obesidad: composición, palatabilidad y variedad del alimento. El sabor de la comida puede facilitar la ingesta de comida. Reportaron que los sujetos alimentados con comidas más palatables comen más que los sujetos alimentados con comida especial para

laboratorio. Demostraron que la variedad de sabores incrementa la cantidad de alimento consumido. Por su parte, Galef (1986) reportó un experimento donde proporcionó a las ratas cuatro tipo de dietas: dos altamente palatables (5% de azúcar y 5% de caseína) y dos no palatables (0% de azúcar y 20% de caseína). Sus resultados mostraron que catorce de los dieciocho sujetos utilizados fallaron al elegir las dietas palatables.

Otras evidencias mencionan que las ratas expuestas a dietas de *cafetería* crecen tan rápido como las ratas que son mantenidas en dietas de laboratorio, donde se les proporciona una comida nutricionalmente completa, a pesar de que los animales alimentados con dietas de *cafetería* consumen en promedio 18.7 calorías de más (Galef, 1996).

Según Galef (1996) no es posible conocer aún cómo es que las ratas equilibran su consumo de alimentos exitosamente en situaciones de *cafetería*, pues los resultados obtenidos hasta hoy son contradictorios. Por un lado, se ha señalado que los animales no son capaces de adecuarse acertadamente a las demandas de su ambiente en situaciones particulares de alimentación -como ocurre con las dietas de *cafetería*- y por otro lado, también se han reportado algunos estudios que demuestran que las ratas son capaces de seleccionar aquellas comidas que convienen a sus necesidades. Galef (1996) sugirió que no es del interés psicológico si las ratas (o los humanos) son capaces de seleccionar dietas adecuadas, sino más bien, el interés debe enfocarse a reportar las características de las situaciones de elección.

Galef y Whiskin (2001) señalaron que la cepa de ratas Norway hace sus elecciones de comida con base en la interacción de sus con-específicos. Realizaron un experimento cuyo objetivo fue examinar los efectos de la privación de calorías, proteínas y sodio sobre las preferencias afiliativas de las ratas Norway. Galef y Whiskin (2001) y Galef (1986, 1996) reportaron que aspectos sociales influyen en la elección de determinados tipos de

alimentos en ratas. Como ejemplo se señalaron: 1) la presencia de estímulos discriminativos en el sitio habitual en el que se lleva a cabo la alimentación; 2) la asociación entre las propiedades de los alimentos y sus consecuencias posteriores; y, 3) sus experiencias alimentarias durante los primeros días de vida. Concluyeron que los animales requieren estar cerca de otros individuos de su misma especie para realizar elecciones referentes a su alimentación.

Por otro lado, Cambraia, Vannuchi y De-Oliveira (1997) señalaron que el incremento en la ingesta de comida durante el periodo de lactancia de las ratas es resultado de los requerimientos de energía asociados con los procesos de síntesis de la leche. Mencionaron que un incremento en la tasa de ingestión durante la segunda y tercera semana de nacimiento provoca un aumento en la expedición de energía, por lo que las ratas cambian su patrón de consumo.

Galef (1996) y Woods y Seeley (2002) sugirieron que ciertas especies adaptadas a los laboratorios muestran preferencias por dietas adecuadas para animales experimentales. Sin embargo, esto no significa que los animales en sus ambientes naturales demuestren este mismo patrón alimentario, pues las circunstancias no son las mismas y los experimentadores pueden modificar el ambiente de tal forma que se pueden lograr los resultados deseados.

3.2 Consecuencias postingestivas

Se han descrito dos tipos de señales que regulan la alimentación: las señales a corto plazo (regulan la ración de cada comida) y las señales a largo plazo (que regulan el peso corporal). Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford (1987) y Capaldi, Owens y Palmer (1994) demostraron que un animal aprende a preferir un sabor específico si es apareado con una consecuencia postingestiva positiva a largo plazo. El procedimiento consiste en exponer a

la rata a dos sabores, uno con sucrosa y otro con sacarina. Después de varios ensayos se realiza una prueba de preferencia en la que se observa una ingesta mayor del sabor apareado con la sucrosa respecto a la ingesta del sabor apareado con la sacarina. Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford (1987) concluyeron que las ratas prefieren un sabor asociado a una consecuencia sólo si esta consecuencia contiene calorías. Richter (1927) afirmó que los animales pueden asociar los sabores de las comidas con sus consecuencias postingestivas. También se ha demostrado que las ratas exhiben cambios adaptativos en sus respuestas incondicionadas a comidas novedosas, como ocurre cuando son envenenadas o cuando se alimentan de comidas deficientes en vitaminas (Rozin y Kalat, 1971).

Por su parte, Weingarten (1990) señaló que cuando los animales comen, forman asociaciones entre las propiedades sensoriales de la comida y su consecuencia postingestiva. Llamó a este fenómeno *aprendizaje sabor-consecuencia postingestiva* y mencionó que se relaciona directamente con la selección y tamaño de las comidas.

P A R T E I V

ESTUDIOS SOBRE LA GLUCOSA COMO

VARIABLE EXPERIMENTAL

Carlson (1977) afirmó que al consumir alimentos, los organismos obtienen la energía del desdoblamiento de ciertas sustancias. Señaló que el principal suministro de energía para las funciones celulares es la glucosa que se encuentra en el torrente sanguíneo, pues permite a los sistemas internos activar sus funciones. Estas funciones se llevan a cabo aunque el organismo no consuma alimentos.

Desde un enfoque experimental, la glucosa ha sido utilizada para evaluar sus efectos en la conducta alimentaria (Hirsh, Duboise y Jacobs, 1982; Mayer, 1955; Rothschild, 1971), ya sea por su sabor (Booth, 1990; Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford, 1987; Castonguay, Hirsch y Collier, 1981); por su contenido energético (Bolles, Hayward y Crandall, 1981; Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford, 1987; Carper y Polliard, 1953); nutricional (Sclafani, 1990); o bien, para evaluar sus efectos como reforzador de conductas operantes (Guttman, 1954; Sheffield y Thornton, 1950).

4.1 Palatabilidad de los endulzantes

El término de palatabilidad se refiere a las propiedades del sabor (Staddon, 2001) y se considera una señal externa de los alimentos (Capaldi, 1990). Le-Magnen (citado en Carlson, 1977) afirmó que la comida es palatable cuando activa ciertas funciones sensoriales que eliciten la conducta alimentaria. Señaló que las comidas son calificadas como palatables o preferidas cuando estimulan la respuesta de comer y además son percibidas como placenteras. Le-Magnen (citado en Carlson, 1977) afirmó que el placer que producen ciertos alimentos es denominado “el aspecto hedónico del alimento”.

Cabanac (1971) señaló que las sensaciones provocadas por la estimulación ambiental son descriptivas y conducen información sobre las propiedades de los estímulos externos hacia áreas específicas del sistema nervioso. Las sensaciones pueden provocar placer o displacer en el organismo, afectando la conducta de un individuo. Cabanac (1971)

mencionó que este proceso puede explicar las conductas de aversión o de preferencia hacia una propiedad específica del estímulo, por ejemplo, la sucrosa y otros endulzantes resultan sabores atractivos mientras que la quinina resulta aversiva en cualquier concentración.

Adicionalmente, Cabanac (1971) utilizó el término de *alliesthesia* para describir cambios en la palatabilidad producidos por cambios en la respuesta alimentaria hacia determinado sabor. Por ejemplo, el consumo de azúcares disminuye la palatabilidad hacia los endulzantes, mientras que la inyección de insulina la incrementa.

Sin embargo, Mook (1974) reportó que la preferencia de las ratas por las soluciones dulces no está relacionada con la palatabilidad de los azúcares. No encontró evidencias precisas de que las ratas prefieren ciertas concentraciones de sacarina sobre otras. Realizó manipulaciones con dietas líquidas endulzadas y afirmó que sus grupos experimentales no mostraron una preferencia sólida hacia el sabor dulce. Clasificó a sus sujetos como “preferidores” y “no preferidores” de acuerdo a la preferencia mostrada hacia el sabor dulce.

4.2 Glucosa y calorías

La glucosa forma parte del grupo de los carbohidratos y su función principal es proporcionar una fuente de energía para el adecuado funcionamiento de los organismos. Su unidad de medida son los kilo-joules que comúnmente son conocidos como calorías. Cuando las células son privadas de glucosa, dependen de la grasa para realizar sus funciones. De este modo, la energía aportada por los carbohidratos es aprovechada antes que la energía que aportan las grasas. Janowitz, Hanson y Grossman (1949) reportaron un experimento en el que aplicaron por vía endovenosa el aporte de calorías necesario durante 24 horas a un grupo de perros para evaluar sus efectos sobre el consumo de alimento. Sus resultados señalan que el procedimiento experimental no impidió la ingestión de una

comida de tamaño normal. Por lo que la conducta de comer no pareció estar controlada por el número de calorías necesarias para cada sujeto.

Por otro lado, se ha señalado que los animales modifican el tamaño y número de sus comidas ante modificaciones en el contenido calórico de sus dietas. Si el gasto de energía de un animal se mantiene constante, aumentar o disminuir la ingestión de alimento provocara la ganancia o pérdida de peso respectivamente. A partir de esta condición, la glucosa se ha utilizado para evaluar la conducta de comer pues además de su sabor contiene calorías (Bolles, Hyward y Crandall, 1981; Booth, 1990; Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford, 1987). Sclafani (1990) reportó que las ratas aprenden a preferir sabores asociados con carbohidratos. Argumentó que probablemente sus propiedades (sabor y contenido nutricional) están involucradas para que diversas especies muestren preferencias hacia comidas ricas en hidratos de carbono.

4.3 Glucosa y sacarina como reforzadores de la conducta instrumental

Young y Shuford (1955) demostraron que es posible modificar el patrón de consumo de las ratas sin someterlas a periodos de privación. Mencionaron que la calidad del reforzador puede controlar el grado de motivación de un animal. Expusieron ratas a diferentes soluciones de sucrosa durante un periodo de tiempo (25 días). Se colocaron en una caja especial que las obligaba a recorrer determinada distancia para llegar al bebedero que contenía la sucrosa. Se registró el tiempo: a) necesario para llegar al bebedero, b) que consumían bebiendo, y, c) utilizado durante todo el procedimiento. La solución se proporcionó de acuerdo a los requerimientos de su peso corporal. Señalaron que las ratas no sedientas ni hambrientas prefieren las soluciones más concentradas. Sugirieron que es posible controlar la conducta alimentaria sin el uso de la privación y a partir de las

concentraciones de azúcar. Advirtieron que es deseable tener un control cuantitativo sobre el valor de los reforzadores.

Por su parte, Guttman (1954) demostró la relación entre la tasa de respuesta y la concentración de sucrosa utilizada. Señaló que la tasa de respuesta de presionar una palanca en ratas bajo programas de reforzamiento, representa una función logarítmica del porcentaje de concentración de sucrosa utilizado como reforzador. Sugirió que los efectos reforzantes de ciertas sustancias se la relacionan con la magnitud de sus efectos sobre la conducta instrumental requerida a partir del programa de reforzamiento. Guttman (1954) y Davis y Levine (1977) señalaron que utilizar soluciones dulces en diferentes concentraciones hace posible predecir cuantitativamente la tasa de respuesta de las ratas.

Finalmente, se ha señalado que el uso de la glucosa en diversos procedimientos experimentales se basa en el sabor, contenido energético y en sus consecuencias postingestivas (Capaldi, 1996). La glucosa es un carbohidrato que se absorbe rápidamente y activa la sensación de saciedad, efecto que otras sustancias no presentan (Carlson, 1977).

P A R T E V

PROPUESTA EXPERIMENTAL

Un elemento de importancia dentro del ciclo hambre-saciedad, es el mecanismo de regulación que desarrollan los organismos sobre las cantidades de alimento que ingieren. La regulación alimentaria es un fenómeno que ha llamado la atención de varios investigadores por el control que ejerce sobre los patrones alimentarios en relación al contenido calórico de los alimentos (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983; Weingarten, 1990; Capaldi, 1996; Staddon y Zanutto, 1998; Strubbe y Woods, 2004).

Adicionalmente, el proceso de regulación alimentaria es señalado como una posible explicación para fenómenos como el *binge eating* (Polivy y Hermann, 1985). López-Espinoza y Martínez (2004) señalaron a la regulación alimentaria como una posible explicación para la modificación del patrón alimentario de las ratas cuando son expuestas a programas de privación.

Es un hecho bien documentado que después de un periodo de privación de alimento, los animales consumen grandes cantidades de comida y agua respecto al consumo previo a la restricción (Corwin y Buda-Levin, 2004, Corwin, Wojnicki, Fischer, Dimitrou, Rice, y Young, 1998; López-Espinoza y Martínez, 2001a, 2001b, 2004; López-Espinoza, Ríos y Soto, 2004; Polivy y Hermann, 1984). Sin embargo, los efectos de modificar el contenido energético de los alimentos después de un periodo de privación es un fenómeno que no ha sido suficientemente estudiado. Con base en esta evidencia nos propusimos evaluar experimentalmente los efectos de modificar la cantidad de calorías disponibles en la fase posterior a la privación. Para alcanzar este objetivo se agregó una alternativa energética. Es necesario considerar que los alimentos que contienen calorías también contienen sabor. Estudios previos han estudiado el efecto del sabor dulce sin calorías sobre la emisión de respuestas conductuales utilizando la sacarina (Mook, 1974; Sheffield y Thornton, 1949), mientras que otros estudios han evaluado el efecto de la consecuencia post-ingestiva de

algunos endulzantes como la glucosa o sucrosa sobre el patrón alimentario (Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford, 1987; Rothschild, 1971). Capaldi, Owens y Palmer, (1994) estudiaron los efectos de la privación de comida sobre las preferencias condicionadas de sacarina y sucrosa, a partir de sus propiedades de sabor y contenido energético. Por otro lado, algunos estudios señalan la importancia del uso experimental de soluciones para facilitar el control de los procedimientos utilizados en el estudio de los patrones alimentarios (Guttman, 1954; Lichtenstein, 1958). A partir de esta evidencia se consideró conveniente utilizar diferentes concentraciones de agua con glucosa como variable experimental para estudiar la ocurrencia de los efectos post-privación con una fuente de energía alterna.

Se diseñaron tres experimentos con el objetivo general de evaluar experimentalmente los efectos de diferentes concentraciones de glucosa sobre el peso corporal, el consumo de alimento, el consumo de agua y el consumo de calorías durante el un periodo post-privación. Un objetivo adicional fue analizar experimentalmente la conducta de regulación energética al modificar la disponibilidad del número de calorías durante el periodo post-privación y evaluar sus efectos post-privación. Es importante señalar que estos experimentos no tienen como objetivo analizar la preferencia entre soluciones con glucosa.

El interés general se dirige a resolver las siguientes interrogantes: ¿cómo se modifican los patrones de consumo de alimento y agua en el periodo post-privación ante diferentes concentraciones de glucosa en agua?, ¿la disponibilidad de glucosa en agua afecta al peso corporal durante el periodo post-privación?, ¿es posible afectar la ocurrencia de los efectos post-privación a partir de la presencia de glucosa en el agua? y ¿qué distribución se observaría en el consumo de alimento, agua y calorías?.

Se espera encontrar una modificación en los patrones de consumo de agua y alimento a partir de la presencia de glucosa en agua. Respecto a la ocurrencia de los efectos post-privación se espera que el peso corporal disminuya durante las fases de restricción y se recupere gradualmente cuando los animales retornen a condiciones de libre acceso con glucosa. Es posible que después de recuperar su peso corporal, los animales ganen más peso que el registrado durante la línea base, a partir de la presencia de calorías en el agua. Otro pronóstico adicional es que después del periodo de privación de comida no se presenten grandes comilonas debido a la disponibilidad de otra fuente de energía más palatable (agua con glucosa). No obstante, es posible que después de la privación de agua no se presenten grandes comilonas, sin embargo, es posible que se presenten grandes bebidas de agua con glucosa. Finalmente, consideramos que los consumos totales de calorías serán mayores cuando se adicione la glucosa al agua. Los posibles resultados se discutirán en el marco de la ocurrencia de los efectos post-privación reportados por López-Espinoza (2004). La presencia de una fuente alterna de energía podría ser un factor ambiental que modifique la ocurrencia de estos efectos. Con base en esta afirmación tendríamos dos discusiones posibles: 1) que los efectos post-privación se atenúen; o, 2) que se potencialicen. Ambas posibilidades permitirían establecer un marco para referir el proceso conductual de regulación alimentaria. De manera particular, si los efectos post-privación no se presentan podríamos afirmar que variar el contenido energético de los alimentos es un factor que atenúa su ocurrencia. Por el contrario, si se potencializan, afirmaríamos que modificar el contenido energético del alimento contribuye a su ocurrencia. En cualquiera de los casos, los resultados obtenidos estarían directamente relacionados con el uso de dietas con diferentes contenidos energéticos para evaluar modificaciones en la conducta de comer. Se pretende contribuir al estudio de los patrones

alimentarios de la rata, pues representa un campo experimental de gran interés para la manipulación de nuevas variables.

CAPÍTULO 2

EXPERIMENTO 1

El registro del número y tamaño de las comidas ha demostrado que las ratas consumen entre 50 y 60 calorías diariamente (Teitelbaum y Campell, 1958). Anliker y Mayer (citados por Collier, Hirsh y Kanareck, 1983) sugirieron que esta regularidad en el consumo de calorías también se presenta en los ratones de laboratorio entrenados para presionar una tecla y obtener comida. Concluyeron que los ratones tienen ritmos de alimentación definidos de 24 horas.

Diversos autores han afirmado que la periodicidad del patrón alimentario en la rata es producto de la regulación de energía (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983; Davis y Levine 1977; Keesey, 1986; Lane, Ingram y Roth, 1999; Mayer, 1955; Staddon y Zanutto, 1998; Staddon, 2003). Weingarten (1990) y Strubbe y Woods (2004) señalaron que la comprensión del fenómeno de la regulación de energía desde una perspectiva conductual, debe enfocarse en determinar cómo el organismo controla y distribuye la conducta de comer para mantener su homeostasis y sobrevivir.

Collier, Hirsh y Kanareck (1983) sugirieron que ante cambios energéticos ambientales, las ratas modifican sus patrones alimentarios para regular su consumo calórico. Otros estudios han evaluado el patrón alimentario de la rata a partir de la disponibilidad de alimentos con diferente contenido calórico bajo diferentes condiciones experimentales (Capaldi, Sheffer y Bradford, 1987; Young y Shuford, 1955). Sin embargo, no se ha evaluado experimentalmente los efectos de modificar el contenido energético del agua sobre el peso corporal y los consumos de alimento, agua y calorías.

A partir de este planteamiento se realizó el Experimento 1. Su objetivo fue evaluar el efecto de tres concentraciones de glucosa en agua sobre el peso corporal y los consumos de agua, alimento y calorías. Se utilizó la glucosa por sus propiedades –sabor y calorías-. Se proporcionaron tres concentraciones de glucosa en agua: una alta, una media y una baja,

además del alimento sólido habitual (*chow*) durante todo el experimento. Se utilizó la condición de libre acceso para evaluar el efecto de incluir la glucosa en la dieta ofrecida sobre el patrón alimentario de la rata y para valorar si las tres concentraciones de glucosa en agua eran aceptadas o rechazadas por los animales. Es por ello que los sujetos experimentales tuvieron disponibles c/u de las tres concentraciones de glucosa en agua. Se esperaba que los sujetos disminuyeran su consumo de alimento a partir del número de calorías consumido en cada concentración de glucosa, manteniendo una estabilidad en el peso corporal de acuerdo a la regulación de energía. Adicionalmente, se esperaba encontrar modificaciones de la conducta alimentaria manifestada en cambios sobre los consumos de agua y alimento.

Método

Sujetos

Seis ratas de la cepa Wistar, tres machos (ML1, ML2, MC) y tres hembras (HL1, HL2, HC), con 4 meses de edad al inicio del estudio e ingenuas experimentalmente.

Aparatos y Materiales

Se utilizaron seis cajas-habitación individuales, con medidas de 13cm de altura por 27cm de ancho y 38cm de largo, con una reja metálica en la parte superior, con división para comederos y bebederos. Para el registro del consumo de alimento y peso corporal se utilizó una báscula electrónica de precisión. Croquetas de la marca comercial Nutri-cubos, especial para animales de laboratorio, fue el alimento proporcionado. Su fórmula nutricional es la siguiente: 3% de grasas, 7% de cenizas, 1 % de calcio, 23% de proteína, 6% de fibra, 49% de E.L.N. (extracto libre de nitrógeno), 6% de fósforo y 12% de humedad. Como bebida se utilizó agua y durante la manipulación experimental se proporcionó una solución

compuesta de glucosa diluida en agua en tres diferentes concentraciones: alta, media y baja. La concentración alta (A) fue de 45g de glucosa diluidos en 200ml de agua, que aportó 90 calorías en total; la concentración media (M) fue de 30g de glucosa en 200ml con 60 calorías, y la concentración baja (B) se conformó por 15g de glucosa por cada 200ml de agua con 30 calorías. El líquido se proporcionó en bebederos graduados de 200ml.

Procedimiento

Los sujetos fueron identificados con un número de registro, fecha de nacimiento y peso corporal al inicio del experimento y fueron colocados en cajas-habitación individuales. El peso corporal, el consumo de agua y comida se registró diariamente a las 9:00 de la mañana. Para el pesaje se tomaba la caja habitación y se trasladaba a la mesa de trabajo en la que se encontraba la báscula utilizada para el registro. Se tomaba a la rata y se introducía en el recipiente de la báscula con lo que se obtenía el peso corporal. Al finalizar este procedimiento los sujetos retornaban a su caja habitación y permanecían en el bioterio.

Para calcular las calorías consumidas en el agua con glucosa y en el alimento se determinó el número de calorías que aporta el alimento por gramo a partir de la media estandarizada en nutrición animal (Subcommittee on Laboratory Animal Nutrition, Committee of Animal Nutrition, Board on Agriculture, National Council, 1995) de 3.4 calorías por gramo consumido. Esta cantidad se multiplicó por el número de gramos consumidos diariamente por el animal. El agua proporcionó 0 calorías. Cuando se adicionó glucosa al agua, se calculó el número de calorías que aportaba cada concentración de glucosa (Tabla 1), el cual se multiplicó por el número de mililitros consumidos diariamente. Se sumó la cantidad de calorías consumidas en el alimento más el número de calorías consumidas en la bebida para obtener el consumo total diario de calorías.

Tabla 1. Distribución de calorías disponibles

CONDICIONES EXPERIMENTALES		COMIDA	BEBIDA	TOTAL
Libre acceso sin glucosa		170	0	170
	Alta	170	180	350
Libre acceso con glucosa		170	120	290
	Baja	170	60	230

Diseño experimental

Se formaron dos grupos de sujetos experimentales y uno control, cada grupo se integró de una hembra y un macho. Los sujetos ML1 y HL1 fueron asignados al primer grupo, los sujetos ML2 y HL2 se asignaron al segundo grupo y los sujetos MC y HC al tercer grupo (control). La asignación de todos los sujetos a los grupos experimentales se realizó de forma aleatoria.

El experimento se dividió en siete fases. Las fases 1, 3, 5 y 7 tuvieron una duración de quince días cada una. En estas fases se proporcionó 50g de nutricubos y 200ml de agua sin glucosa a todos los sujetos. Las fases 2, 4 y 6 tuvieron una duración de seis días cada una y proporcionaron 50g de nutricubos y 200ml agua con glucosa en sus tres tipos de concentración a los sujetos experimentales. El grupo 1 recibió la secuencia de agua con glucosa de la siguiente manera alta – media – baja - alta – media- baja, durante las fases 2, 4 y 6. El grupo 2 recibió la secuencia opuesta, es decir, baja-media-alta-baja-media-alta durante las fases 2, 4 y 6. El grupo control recibió durante estas fases 50g de nutricubos y 200ml de agua, es decir, se mantuvo en condiciones de libre acceso sin glucosa durante todo el experimento. En la tabla 2 se representan las dos condiciones experimentales utilizadas en las siete fases del Experimento 1.

posteriormente fue recuperado durante ese mismo periodo, para continuar con su patrón ascendente.

En la Figura 2 se presenta el consumo de alimento. Ambos grupos experimentales muestran diferencias durante las fases de línea base y de libre acceso sin glucosa respecto a las fases de libre acceso con glucosa. El consumo promedio durante la línea base se situó entre los 22 y 32g en los machos y entre los 15 y 20g en la hembra HL1. La hembra HL2 inició su consumo de alimento entre los 25 y 30g y posteriormente decrementó entre los 15 y 22g. Durante las fases 3, 5 y 7 se observó el mismo promedio de consumo, excepto en el sujeto ML2 cuyo consumo osciló de los 12 hasta los 32g, sobre todo en la fase 7. Cuando se adicionó glucosa al agua (fases 2, 4 y 6) el consumo de los sujetos experimentales disminuyó respecto al registrado durante la línea base y las fases de libre acceso sin glucosa. Los machos consumieron un promedio de 10, 15 y 18g y las hembras consumieron 9, 10 y 12g durante la concentración alta, media y baja respectivamente. El grupo control no presenta diferencias de consumo entre las fases, el macho consumió un promedio de 28g y la hembra 20g. Una característica particular del sujeto HC es que durante las cuatro primeras fases mostró una variabilidad de ± 10 g en el consumo de alimento, a partir de la fase 5 su consumo muestra una variabilidad de ± 5 g.

La Figura 3 muestra el registro del consumo de agua y de agua con glucosa. Durante la línea base y las fases de libre acceso sin glucosa se muestra una variabilidad en el consumo de agua de ± 15 ml en los machos y de ± 20 ml en las hembras de los grupos experimentales, consumiendo un promedio de 60 y 45ml diarios respectivamente. Se observa un incremento en el consumo de agua durante las fases de libre acceso con glucosa respecto a las fases de libre acceso sin glucosa: el consumo se incrementó en promedio 20, 50 y 100ml durante la concentración alta, media y baja respectivamente. Los sujetos ML 1

y HL 2 duplicaron y los sujetos ML 2 y HL 1 triplicaron su consumo de agua con la concentración baja de glucosa respecto al promedio registrado durante las fases de libre acceso sin glucosa. El grupo control no mostró diferencias de consumo a lo largo de todo el estudio. El macho consumió entre 50 y 60ml y la hembra entre 40 y 50ml.

La Figura 4 muestra el consumo de calorías. Las barras de color negro representan el promedio de consumo de calorías durante las fases de línea base y libre acceso sin glucosa (1, 3, 5 y 7), los conjuntos de barras bicolors representan el consumo diario de calorías en que se adicionó glucosa a la bebida (fases 2, 4 y 6). Las calorías consumidas en el alimento y en la bebida se representan con los colores negro y blanco respectivamente. Los datos de los sujetos controles se representan por la línea continua sobrepuesta en los datos de los sujetos experimentales. La línea representa de igual forma, el promedio de consumo de calorías durante las fases 1, 3, 5 y 7 y el consumo diario de calorías durante los 5 días de duración de las fases 2, 4 y 6.

Durante las fases 1, 3, 5 y 7, los sujetos experimentales consumieron un promedio de 90 (machos) y 70 (hembras) calorías. Los sujetos control mostraron el mismo promedio de consumo durante las fases ya mencionadas y se mantuvo durante los 6 días de duración de las fases 2, 4 y 6. Por su parte, los sujetos experimentales incrementaron su consumo de calorías en estas fases (2, 4 y 6) con respecto a las fases sin glucosa. El sujeto ML1 mostró un incremento promedio de 10 calorías. El sujeto ML2 mostró un incremento promedio de 30 calorías, sin embargo, su consumo de calorías se duplicó en los días 2 y 6 de las fases 4 y 6 respectivamente. Las hembras consumieron entre 15 y 20 calorías más como promedio. El sujeto HL1 también duplicó su consumo el día 5 de la fase 4. La secuencia de concentraciones alta-media-baja y baja-media-alta en la que recibieron el agua con glucosa puede observarse que a mayor número de calorías en el agua, menor consumo de calorías

en el alimento respecto a las otras concentraciones, y a menor número de calorías en el agua, mayor el consumo de alimento respecto a las otras concentraciones.

PESO CORPORAL

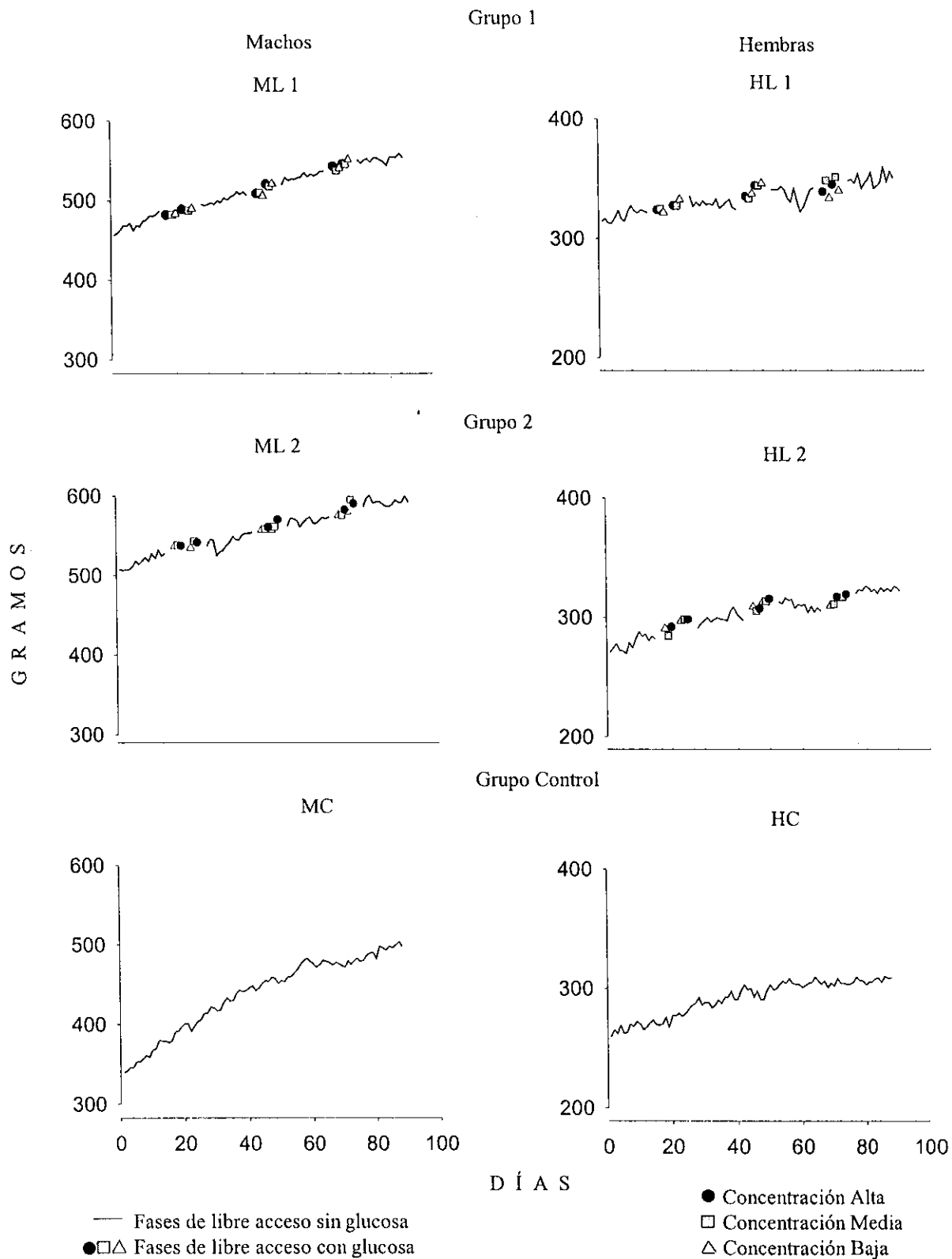


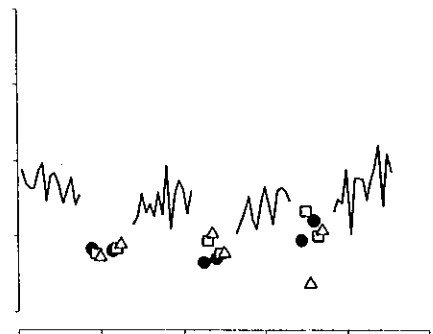
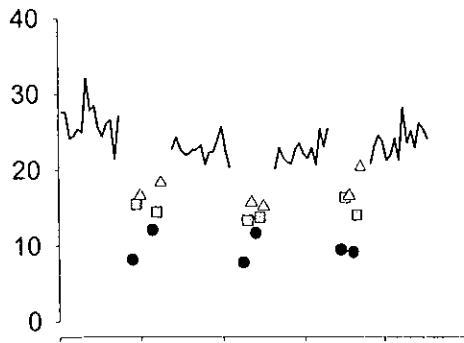
Figura 1. Peso corporal. Los dos paneles superiores muestran los datos del grupo 1, los centrales el grupo 2 y los inferiores el grupo control. Se presentan los datos de los machos y hembras en las columnas izquierda y derecha respectivamente. La línea continua representa la línea base y las fases de libre acceso sin glucosa y las figuras representan las fases de libre acceso con glucosa. El círculo representa la concentración alta, el cuadrado la media y el triángulo la baja del Experimento 1.

CONSUMO DE ALIMENTO

Grupo 1

ML1

HL1

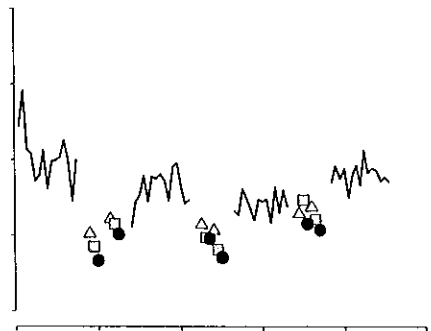
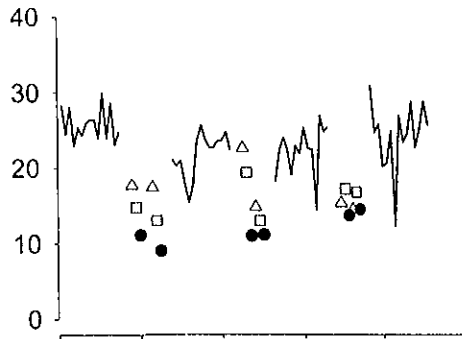


Grupo 2

ML2

HL2

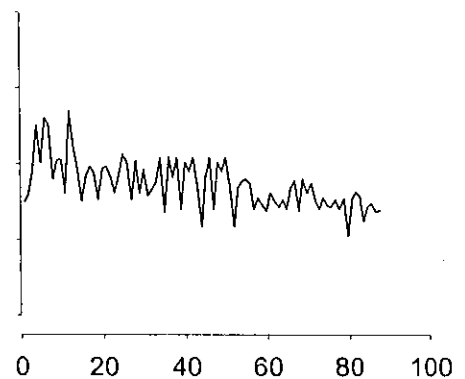
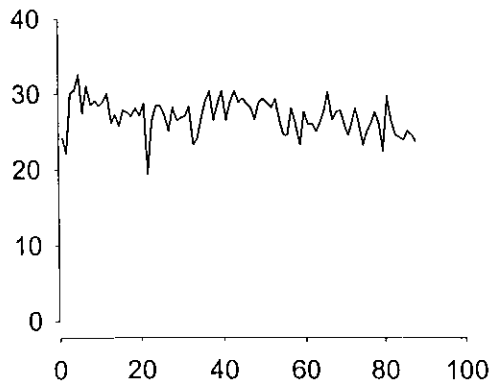
GRAMOS



Grupo Control

MC

HC



D Í A S

— Fases de libre acceso sin glucosa
●□△ Fases de libre acceso con glucosa

● Concentración Alta
□ Concentración Media
△ Concentración Baja

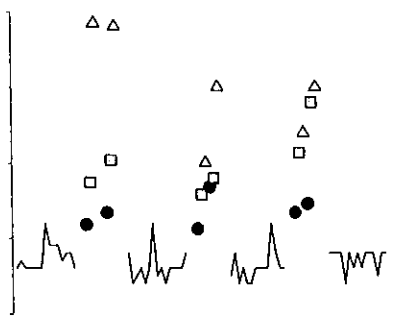
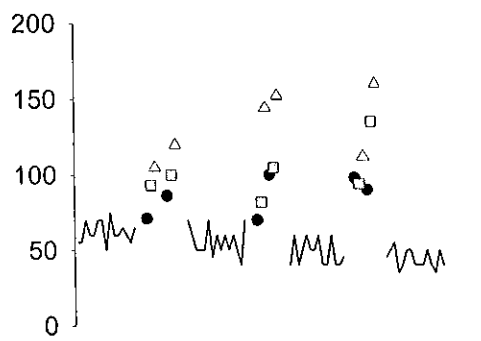
Figura 2. Consumo de alimento. Los dos paneles superiores muestran los datos del grupo 1, los centrales el grupo 2 y los inferiores el grupo control. Se presentan los datos de los machos y hembras en las columnas izquierda y derecha respectivamente. La línea continua representa la línea base y las fases de libre acceso sin glucosa y las figuras representan las fases de libre acceso con glucosa. El círculo representa la concentración alta, el cuadrado la media y el triángulo la baja del Experimento 1.

CONSUMO DE AGUA

Grupo 1

ML 1

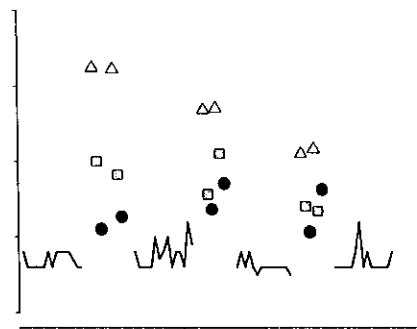
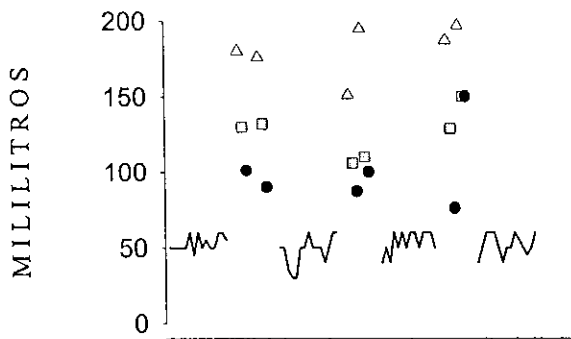
HL 1



Grupo 2

ML 2

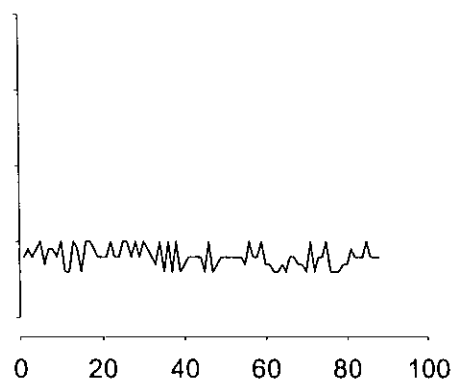
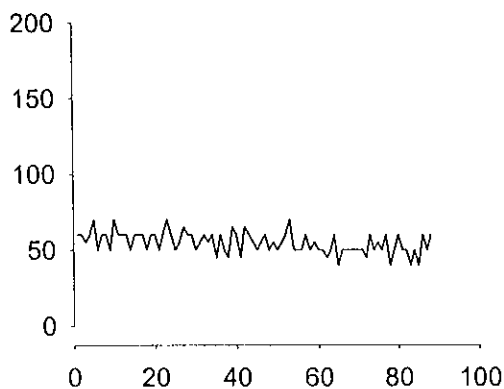
HL 2



Grupo 3

MC

HC



D Í A S

— Fases de libre acceso sin glucosa
 ●□△ Fases de libre acceso con glucosa

● Concentración Alta
 □ Concentración Media
 △ Concentración Baja

Figura 3. Consumo de agua. Los dos paneles superiores muestran los datos del grupo 1, los centrales el grupo 2 y los inferiores el grupo control. Se presentan los datos de los machos y hembras en las columnas izquierda y derecha respectivamente. La línea continua representa la línea base y las fases de libre acceso sin glucosa y las figuras representan las fases de libre acceso con glucosa. El círculo representa la concentración alta, el cuadrado la media y el triángulo la baja del Experimento 1.

CONSUMO DE CALORÍAS

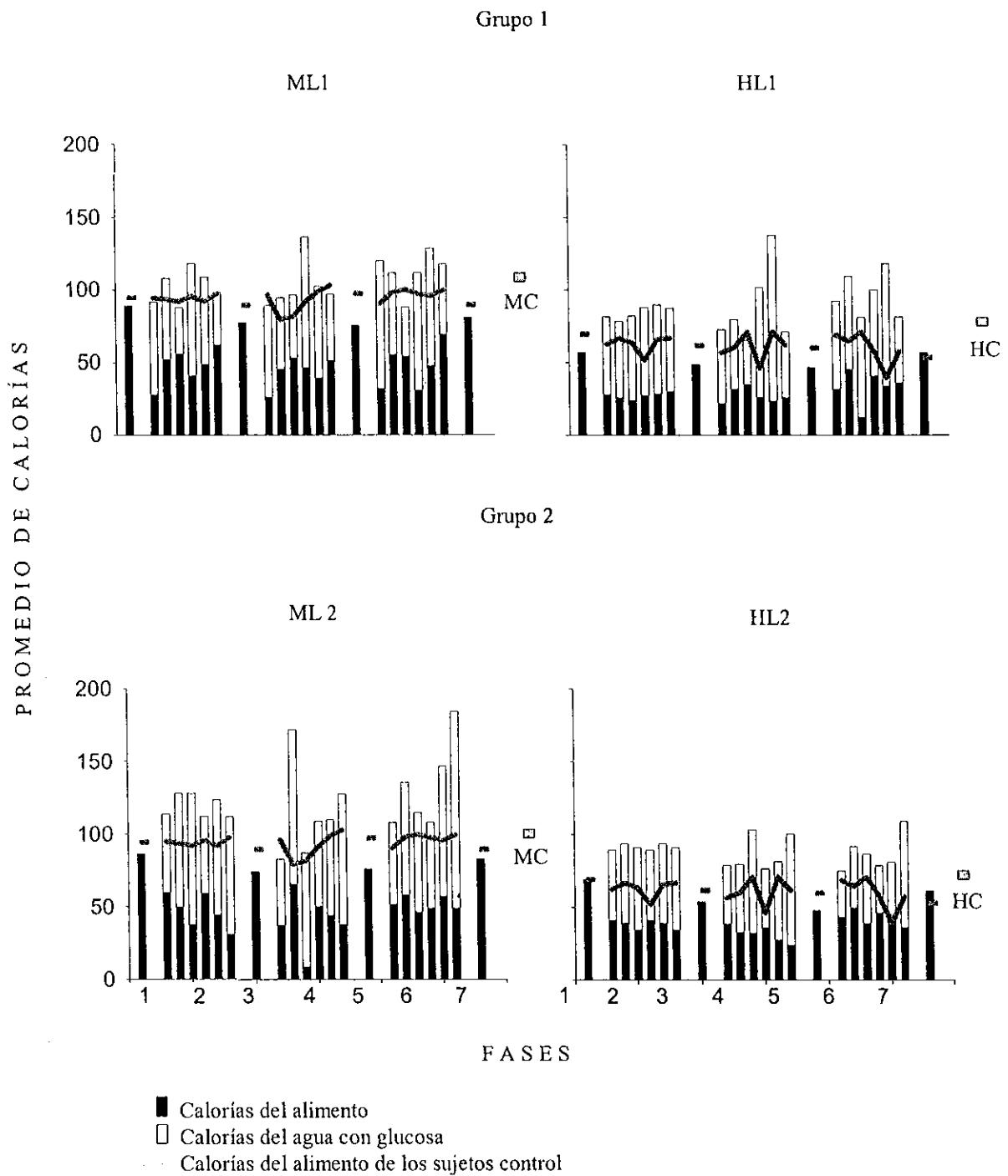


FIGURA 4. Se muestra el consumo de calorías del grupo 1 (panel superior) y 2 (inferior). Las barras negras representan el promedio de consumo durante las fases 1, 3, 5 y 7. El conjunto de barras bicolors representan el consumo de calorías en el alimento (negro) y en el agua (blanco) durante los seis días de las fases 2, 4 y 6. Los datos del grupo control están sobrepuestos mediante la línea gris.

Wojnicki, Fischer, Dimitrou, 1998; Weingarten, 1990); Strubbe y Woods, 2004). Sin embargo, los resultados demostraron que el número de calorías consumidas durante las fases de libre acceso con glucosa fue mayor que el registrado durante las fases de libre acceso sin glucosa, por lo que no es posible saber si la rata reguló su consumo de calorías. Estos datos no coinciden con lo reportado por Bolles (1983), Collier, Hirsh y Kanareck (1983) y Corwin, Wojnicki, Fischer, Dimitrou, Rice y Young (1998) quienes afirmaron que las ratas mantienen estable su consumo de calorías a pesar de la disponibilidad de otros alimentos. Los resultados podrían implicar la relación de otros factores, como el nivel de actividad de los sujetos, para que el peso corporal no sufriera cambios significativos. Según Garrow (1986) la cantidad de energía consumida es similar a la cantidad de energía expedita, si la ecuación falla, los organismos desarrollan obesidad, lo que no se observó en ninguno de los sujetos experimentales.

Respecto al número de calorías consumidas, las ratas consumieron diariamente un promedio de 80 calorías (machos) y 70 calorías (hembras) bajo condiciones de libre acceso, resultados que no concuerdan con lo afirmado por Teitelbaum (1966), quien reportó que las ratas consumen 50 y 60 calorías diariamente.

Por otro lado, se observó una relación proporcional entre la presencia de grandes bebidas de agua con glucosa y la concentración utilizada, pues a menor concentración de glucosa, mayor el consumo de bebida, y a mayor concentración de glucosa, menor el consumo de bebida. Mook (1974) señaló que las ratas consumen grandes cantidades de agua endulzada por sus propiedades hedónicas y postingestivas. Realizó algunas manipulaciones utilizando dos soluciones endulzadas y dos dietas líquidas endulzadas para medir la preferencia del animal. No encontró evidencias precisas de las preferencias de soluciones más concentradas en ratas. Sin embargo, su procedimiento consistía en ofrecer

Discusión

Los datos mostraron que: 1) la curva de crecimiento del peso corporal se mantuvo constante; 2) el consumo de alimento (*chow*) disminuyó durante las fases de libre acceso con glucosa respecto al consumo registrado durante las fases de libre acceso sin glucosa; 3) el consumo de agua con glucosa fue mayor que el consumo de agua; 4) el consumo de agua con glucosa se incrementó gradualmente en el grupo 1 (que recibió la secuencia alta-media-baja) y disminuyó gradualmente en el grupo 2 (que recibió la secuencia baja-media-alta) en cada una de las dos secuencias en las que se adicionaron las tres concentraciones de glucosa en agua; y, 5) los grupos 1 y 2 consumieron más calorías que el grupo control.

El peso corporal de los seis sujetos no presentó modificaciones relevantes en su curva de crecimiento normal, a pesar de que cuatro de los seis sujetos recibieron una mayor cantidad de calorías. Según Staddon (2003) este fenómeno se debe al balance de energía que se mantiene a pesar de la variación en la disponibilidad del alimento o de las calorías, que no determina cambios importantes en el peso corporal o en los consumos de alimento de las ratas. Sin embargo, los sujetos experimentales disminuyeron su consumo de alimento cuando tuvieron disponible una fuente de energía alterna en la glucosa. El consumo de alimento decrementó durante las fases de libre acceso con glucosa respecto a las fases de libre acceso sin glucosa. Situación opuesta al consumo de bebida, el cual se incrementó durante las fases de libre acceso con glucosa respecto a las fases de libre acceso sin glucosa. Estos resultados sugieren que la variación del contenido energético en el agua modificó los consumos de agua y alimento, lo que no representó cambios en el peso corporal.

Esta distribución de los consumos de alimento y agua sugiere que la rata modificó sus consumos a partir de la regulación de energía (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983; Corwin,

al animal las soluciones por un tiempo breve y además, utilizó sacarina para endulzar las soluciones. La sacarina no contiene calorías y por lo tanto, no produce consecuencias postingestivas. Para Mook (1974) la palatabilidad de soluciones o comidas dulces no garantiza que los animales muestren preferencias sólidas. Señaló que las ratas no consumen grandes cantidades de agua con sacarina y no modifican su ingesta diaria de alimento. Cuestionó el papel del sabor dulce en las preferencias alimentarias, argumentó que las ratas no consumen grandes cantidades de agua con sacarina por ausencia de efectos calóricos.

Los resultados de este experimento sugieren que la variación del contenido calórico de los alimentos modificó el patrón alimentario de la rata sin tener efecto sobre el peso corporal, a pesar de que aumentó el número de calorías consumidas. Con base en los resultados obtenidos en el Experimento 1, se analizarán los efectos de las tres concentraciones de glucosa en agua posterior a un periodo de privación de alimento. De este modo será posible evaluar la ocurrencia de los efectos pos-privación con una fuente de energía alterna disponible en la dieta.

CAPÍTULO 3

EXPERIMENTO 2

Los resultados obtenidos en el Experimento 1 mostraron que al adicionar una fuente alterna de energía, las ratas modificaron sus patrones de consumo, bebiendo progresivamente grandes cantidades de agua con glucosa. El patrón alimentario se modificó a pesar de que las ratas solo fueron expuestas al agua con glucosa en condiciones de libre acceso.

Bajo el procedimiento de privación, algunos estudios han evaluado la conducta alimentaria en relación a los cambios observados en el peso corporal y consumo de alimento y agua cuando las condiciones de la privación finalizan (Fay, Miller y Harlow, 1953; Lawrence y Masson, 1955; López-Espinoza, 2001, 2004a, 2004b; López-Espinoza y Martínez, 2001a, 2001b, 2004; Reid y Finger, 1955; Siegel, 1961).

López-Espinoza (2001, 2004a, 2004b) y López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b, 2004) estudiaron los efectos que se producen sobre el patrón alimentario de las ratas en el periodo post-privación y denominaron como efectos post-privación a la recuperación gradual del peso corporal, al aumento en el consumo de alimento (*gran comilona*) y de agua (*gran bebida*) presentados después de aplicar algún programa de privación. Sugirieron que la modificación en los patrones de consumo de las ratas era producto de la regulación alimentaria. Sin embargo, la ocurrencia de los efectos post-privación respecto a la disponibilidad de otra fuente de energía como la glucosa no ha sido ampliamente estudiada de manera experimental.

Por su parte, Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford (1987); Capaldi, Owens y Palmer (1994); y, Hamilton, Timmons y Lerner (1980) estudiaron los efectos de la privación de comida sobre las preferencias por soluciones azucaradas. En estos estudios se realizaron asociaciones entre las soluciones azucaradas y diferentes sabores, para demostrar procesos de condicionamiento clásico.

A partir de la evidencia anterior, en este estudio se explorarán los efectos diferenciales de la glucosa sobre el peso corporal y los consumos de agua y alimento posterior a la privación de alimento.

Método

Sujetos

Venticuatro ratas de la cepa Wistar, doce machos (ML1, ML2, ML3, ML4, ML5, ML6, ML7, ML8, ML9, MC10, MC11 y MC12) y doce hembras (HL1, HL2, HL3, HL4, HL5, HL6, HL7, HL8, HL9, HC10, HC11 y HC12), con 4 meses de edad al inicio del experimento e ingenuas experimentalmente.

Aparatos y Materiales

Los mismos aparatos y materiales que se usaron en el Experimento 1 se utilizaron en el Experimento 2, excepto que se utilizaron 24 cajas habitación.

Procedimiento

El mismo procedimiento que se utilizó en el Experimento 1, excepto que se utilizó un programa de privación de alimento con duración de tres días de acuerdo con la descripción del diseño experimental.

Diseño experimental

Se formaron tres grupos de sujetos experimentales y un grupo control. Cada grupo se integró con tres hembras y tres machos. La asignación de los sujetos se realizó de forma aleatoria.

El experimento se conformó de diez fases. En las fases 1 (15 días), 4, 7 y 10 (10 días c/u) se proporcionaron 50g de nutricubos y 200ml de agua natural (libre acceso sin glucosa). En las fases 2, 5 y 8 (3 días c/u) se privó de alimento y los sujetos solo tuvieron

disponible 200ml de agua (privación de alimento y de calorías). En las fases 3, 6 y 9 (5 días c/u), los grupos experimentales retornaron a la condición de libre acceso, pero se adicionó la glucosa al agua en las tres diferentes concentraciones (libre acceso con glucosa). El grupo 1 recibió la concentración alta de glucosa, el grupo 2 recibió la concentración media y el grupo 3 la concentración baja. Los sujetos control no recibieron glucosa en la bebida durante todo el experimento. En la tabla 3 se representan las tres condiciones experimentales utilizadas.

Tabla 3. Diseño de los experimentos 2 y 3.

Condiciones experimentales					
GRUPOS	1	2	3	4	→
1-ALTA	Libre acceso sin glucosa (Línea base) <i>Chow+agua</i>	Privación	<i>Chow+Alta</i>	Libre acceso sin glucosa <i>Chow+agua</i>	
2-MEDIA			<i>Chow+Media</i>		
3-BAJA			<i>Chow+Baja</i>		
Control			<i>Chow+agua</i>		
DÍAS	1-15	16-18	19-23	24-33	

Nota. Se representan las condiciones experimentales (libre acceso sin glucosa, privación y libre acceso con glucosa) que conformaron las diez fases de los Experimentos 1 y 2. En el Experimento 1 se utilizó la privación de alimento y en el Experimento 2 se utilizó la privación de agua.

Resultados

Las Figuras 5 y 6 muestran los datos individuales del registro diario del peso corporal de los machos y las hembras respectivamente, las Figuras 7 y 8 muestran el consumo alimento, y las Figuras 9 y 10 del consumo de agua. Las líneas continuas representan las fases de línea base y libre acceso sin glucosa (1, 4, 7 y 10). Las fases de privación (2, 5 y 8) se representan con círculos negros. Los círculos blancos representan las fases de libre acceso con glucosa (3, 6 y 9). En cada figura se muestran los datos de los grupos experimentales: 1 (Alta), 2 (Media) y 3 (Baja) en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. Los paneles inferiores muestran los datos del grupo control respectivo.

Finalmente, las Figuras 11 y 12 muestran el promedio de consumo de calorías durante cada fase del experimento.

La Figura 5 muestra el peso corporal de los machos. Los sujetos experimentales y los controles presentan una curva de crecimiento del peso corporal similar. Durante las fases de privación todos los sujetos disminuyeron su peso corporal. Cuando se adicionó la glucosa, no se observaron diferencias en la recuperación del peso corporal entre los sujetos experimentales y los sujetos control. De forma particular, el sujeto ML2 (grupo 1 Alta) mantuvo un promedio de peso corporal de 370g durante la línea base (fase 1) que disminuyó a 320g durante las fases 2, 3 y 4; posteriormente se recuperó gradualmente hasta alcanzar su promedio inicial de 370g. Los sujetos ML3 (grupo 1 Alta) y ML4 (grupo 2 Media) presentaron un decremento de peso corporal durante la fase 7 (libre acceso sin glucosa) que se recuperó posteriormente durante la misma fase.

La Figura 6 muestra el peso corporal de las hembras. No se presentaron diferencias entre los sujetos experimentales y los controles en relación a su curva de crecimiento del peso corporal. Durante las fases de privación el peso corporal disminuyó seguido de una recuperación gradual durante las fases de libre acceso con glucosa en el caso de los sujetos experimentales, y de libre acceso sin glucosa en el caso de los sujetos control. De forma particular, los sujetos HL4 y HL6 (grupo 2 Media) mostraron un decremento de 45g en el peso corporal de un día a otro durante las fases 2 y 8 respectivamente (privación).

En la Figura 7 se representa el consumo de alimento de los machos. Todos los sujetos modificaron su patrón de consumo en los periodos post-privación. Los sujetos experimentales mantuvieron un promedio de consumo de 25g durante las fases de libre acceso sin glucosa (1, 4, 7 y 10); durante la privación (fases 2, 5 y 8) el consumo de alimento cayó hasta cero, y durante las fases de libre acceso con glucosa (3, 6 y 9) se

observaron diferencias entre los promedios de consumo. El grupo 1 (Alta) disminuyó su consumo de alimento durante las fases de libre acceso con glucosa respecto a las fases de libre acceso sin glucosa en un promedio de 10g. El grupo 2 (media) disminuyó su consumo en un promedio de 4g durante las mismas fases. El grupo 3 (Baja) mantuvo el mismo promedio de consumo de 23g durante las fases de libre acceso con y sin glucosa. El grupo control también alteró su patrón de consumo después de las fases de privación. Los tres sujetos mostraron la presencia de grandes comilonas (aumento en el consumo de alimento de 6-8g con respecto a la línea base) durante los primeros días de las fases posteriores a la privación de alimento. Respecto a la ocurrencia de grandes comilonas en los grupos experimentales solo el sujeto ML8 (grupo 3 Baja) presentó una gran comilona durante la fase 3.

El consumo de alimento de las hembras se presenta en la Figura 8. Durante las fases de libre acceso sin glucosa el promedio de consumo de los grupos experimentales se situó entre los 15 y 20g. Durante la privación el consumo decreció hasta cero y durante las fases en las que se adicionó glucosa al agua se observó una tendencia a disminuir gradualmente el consumo de alimento de 15 a 5g. Adicionalmente se observaron diferencias entre los grupos. Los grupos 1 (Alta) y 2 (Media) disminuyeron un promedio de 5g en su consumo de alimento respecto al promedio observado en las fases en las que no recibieron glucosa. El grupo 3 (Baja) conservó el mismo promedio de consumo durante estas fases, a excepción del sujeto HL9 que mostró el patrón de consumo de los sujetos experimentales de los grupos 1 y 2. Respecto a la ocurrencia de grandes comilonas en los grupos experimentales, no se presentó ninguna en los 5 días posteriores a la privación (fases de libre acceso con glucosa). El grupo control mostró un promedio de consumo de

17g durante la línea base, mientras que en las fases posteriores a la privación se presentaron grandes comilonas de 27 y 29g en los primeros días de post-privación.

La Figura 9 muestra el consumo de agua de los machos. Durante la fase 1, los grupos experimentales mantuvieron un promedio de consumo de 50ml. En las fases correspondientes a la privación de alimento, el consumo de agua decreció un promedio de 20ml. Durante las fases en las que se adicionó glucosa al agua se presentaron diferencias entre los grupos. El grupo 1 (Alta) mantuvo un promedio de consumo de 50ml durante las fases de libre acceso sin glucosa y de 30ml durante las fases correspondientes a la privación de alimento.

Las hembras mostraron diferencias de consumo respecto a los machos. Su consumo de agua se representa en la Figura 10. Durante las fases de libre acceso sin glucosa (1, 4, 7 y 10), los grupos experimentales situaron su consumo de agua en los 30ml, el cual decreció a 20ml durante la privación (a excepción de los sujetos HL2 y HL3, que mantuvieron el mismo promedio de consumo). Cuando se adicionó glucosa al agua, el grupo 1 (Alta) aumentó un promedio de 20ml su consumo de agua respecto a las fases en las que no recibieron glucosa, el grupo 2 (Media) aumentó un promedio de 40ml y el grupo 3 (Baja) un promedio de 70ml. El aumento en el consumo de agua con glucosa de los grupos experimentales fue gradual, llegando a duplicarse, triplicarse y cuadruplicarse el promedio de consumo en los grupos 1, 2 y 3 respectivamente, en el último día de las 3 fases de libre acceso con glucosa. Durante los 5 días de acceso libre al agua con glucosa se observó una tendencia a aumentar el consumo gradualmente. El grupo control consumió un promedio de 30ml durante las fases sin glucosa y un promedio de 15ml durante las fases correspondientes a la privación.

Finalmente se muestra el consumo de calorías en las Figuras 11 y 12. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías durante las 10 fases del experimento. Las barras negras representan el consumo de calorías aportado por el alimento (fases 1, 3, 4, 6, 7, 9 y 10) y las barras blancas el consumo de calorías aportado por el agua con glucosa (fases 3, 6 y 9). Los datos del grupo control se presentan mediante las barras de color gris en el panel inferior.

La Figura 11 muestra el promedio de consumo de calorías de los machos. En las fases 1, 4, 7 y 10 el promedio de consumo de los grupos experimentales se situó en 80 calorías. Durante las fases de privación el consumo de calorías fue de a cero. Durante las fases 3, 6 y 9 el grupo 1 (Alta) disminuyó a 50 calorías su consumo promedio, pero aumentó a 95 calorías su promedio de consumo total (50 calorías del alimento + 40 calorías del agua con glucosa). El grupo 2 (Media) disminuyó a 60 su consumo calórico del alimento y situó en 90 su promedio de consumo total (60 calorías del alimento + 30 calorías de la bebida). El grupo 3 (Baja) también situó su ingesta total en 90 calorías, consumiendo un promedio de 70 calorías en el alimento y de 20 calorías en el agua con glucosa. El grupo control mostró diferencias entre las fases con disponibilidad de calorías en el alimento (1, 3, 4, 6, 7, 9 y 10). Durante las fases previas a la privación el consumo promedio de calorías fue de 80, mientras que en las fases posteriores a la privación su consumo promedio aumentó a 95.

El consumo de calorías de las hembras se muestra en la Figura 12. Durante las fases de libre acceso sin glucosa, con calorías disponibles solo en el alimento, los grupos experimentales consumieron un promedio de 60 calorías, mientras que en las fases de libre acceso con glucosa, donde tuvieron calorías disponibles en el alimento y agua, el promedio de consumo aumentó a 80 calorías. Con la adición de la glucosa, el grupo 1 (Alta)

decrementó a 35 su promedio de ingesta calórica del alimento y mantuvo en 45 su promedio de calorías ingeridas a partir del agua con glucosa, mientras que los grupos 2 (Media) y 3 (Baja) consumieron un promedio de 40 calorías en el alimento y 40 calorías en el agua con glucosa. El grupo control consumió 60 calorías en promedio durante las fases previas a la privación y 70 calorías en las fases correspondientes al periodo post-privación.

PESO CORPORAL
MACHOS
GRUPO EXPERIMENTAL

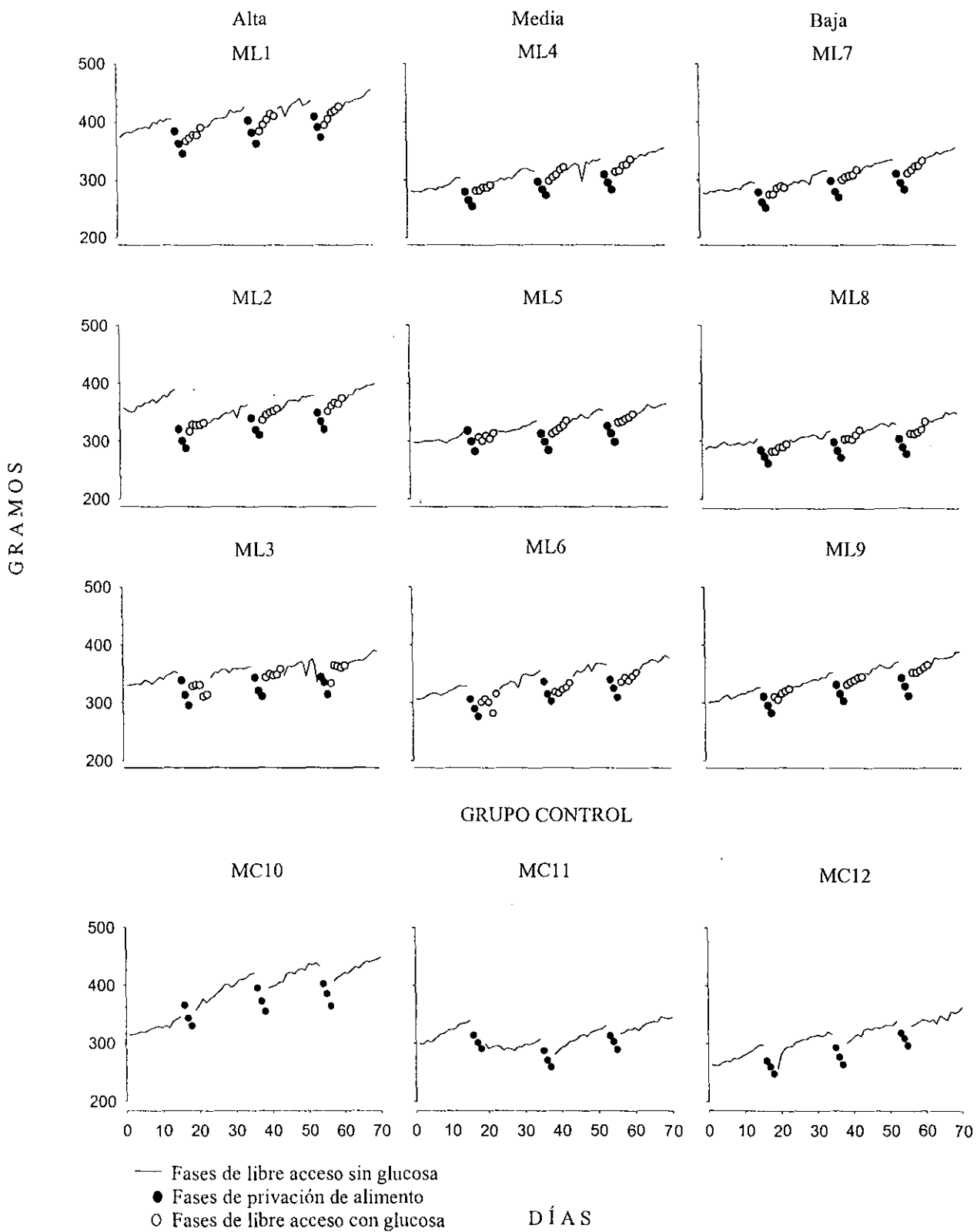


FIGURA 5. Peso corporal de los machos. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

PESO CORPORAL
HEMBRAS
GRUPO EXPERIMENTAL

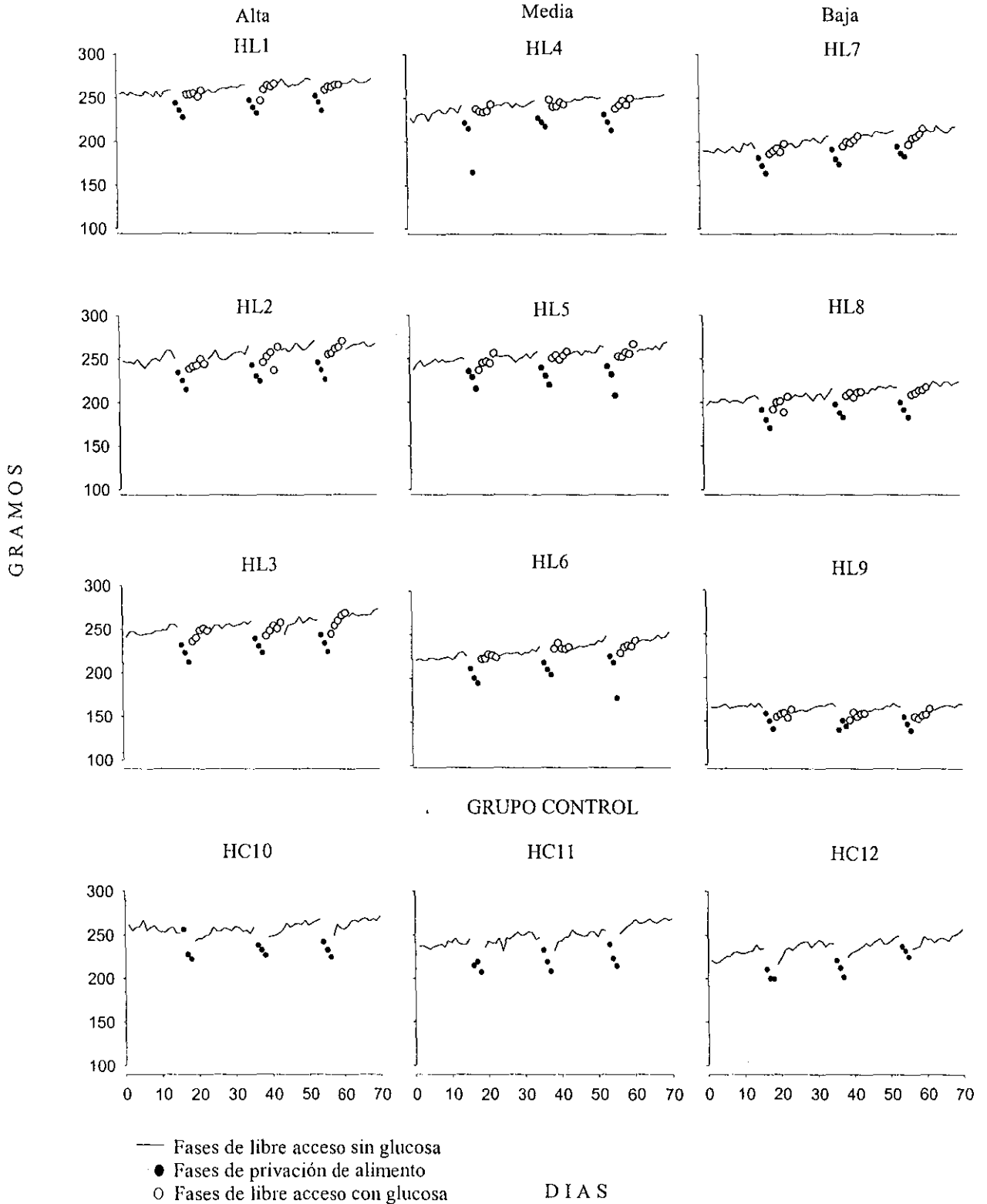


FIGURA 6. Peso corporal de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

CONSUMO DE ALIMENTO

MACHOS

GRUPO EXPERIMENTAL

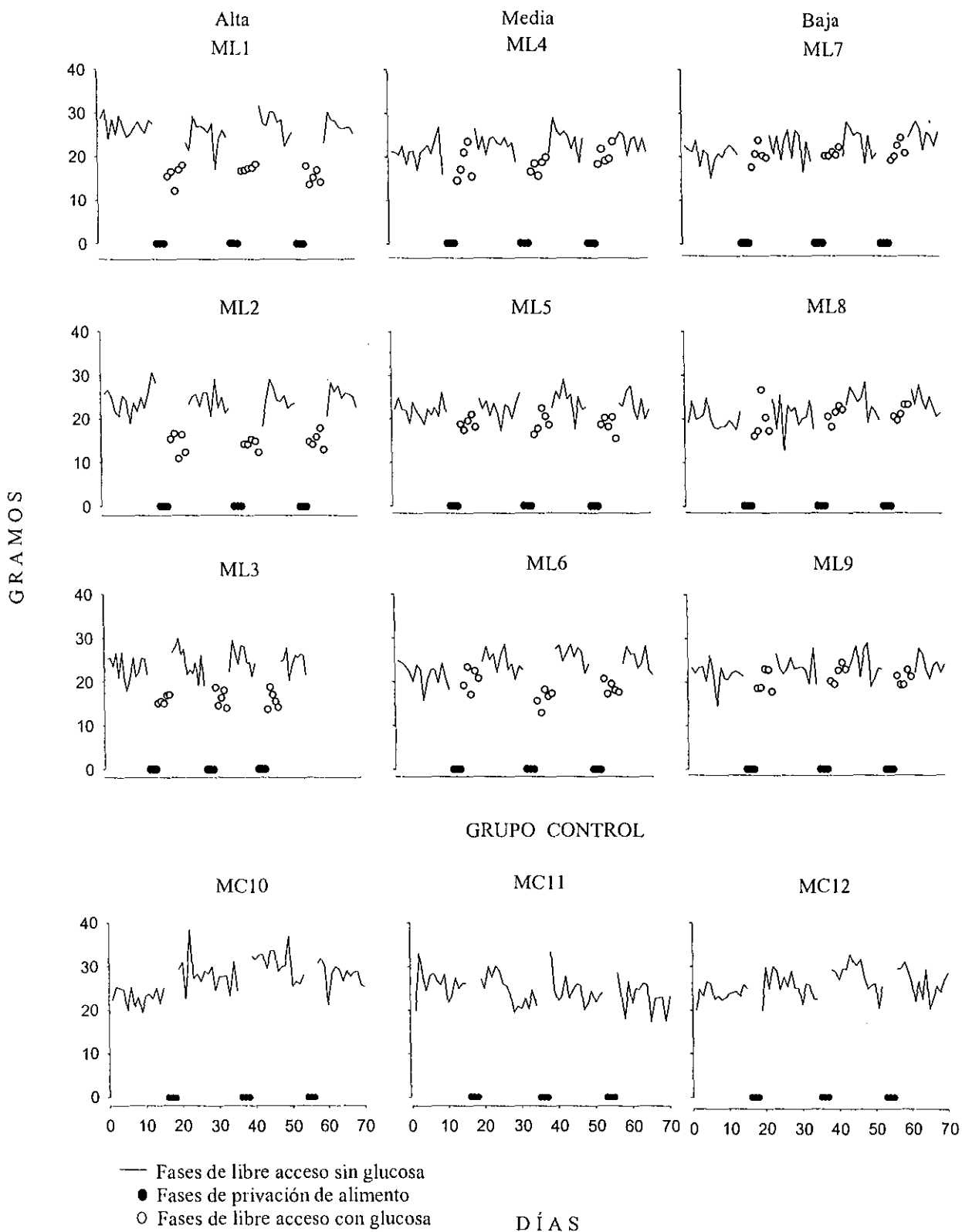


FIGURA 7. Consumo de alimento de los machos. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

CONSUMO DE ALIMENTO

HEMBRAS

GRUPO EXPERIMENTAL

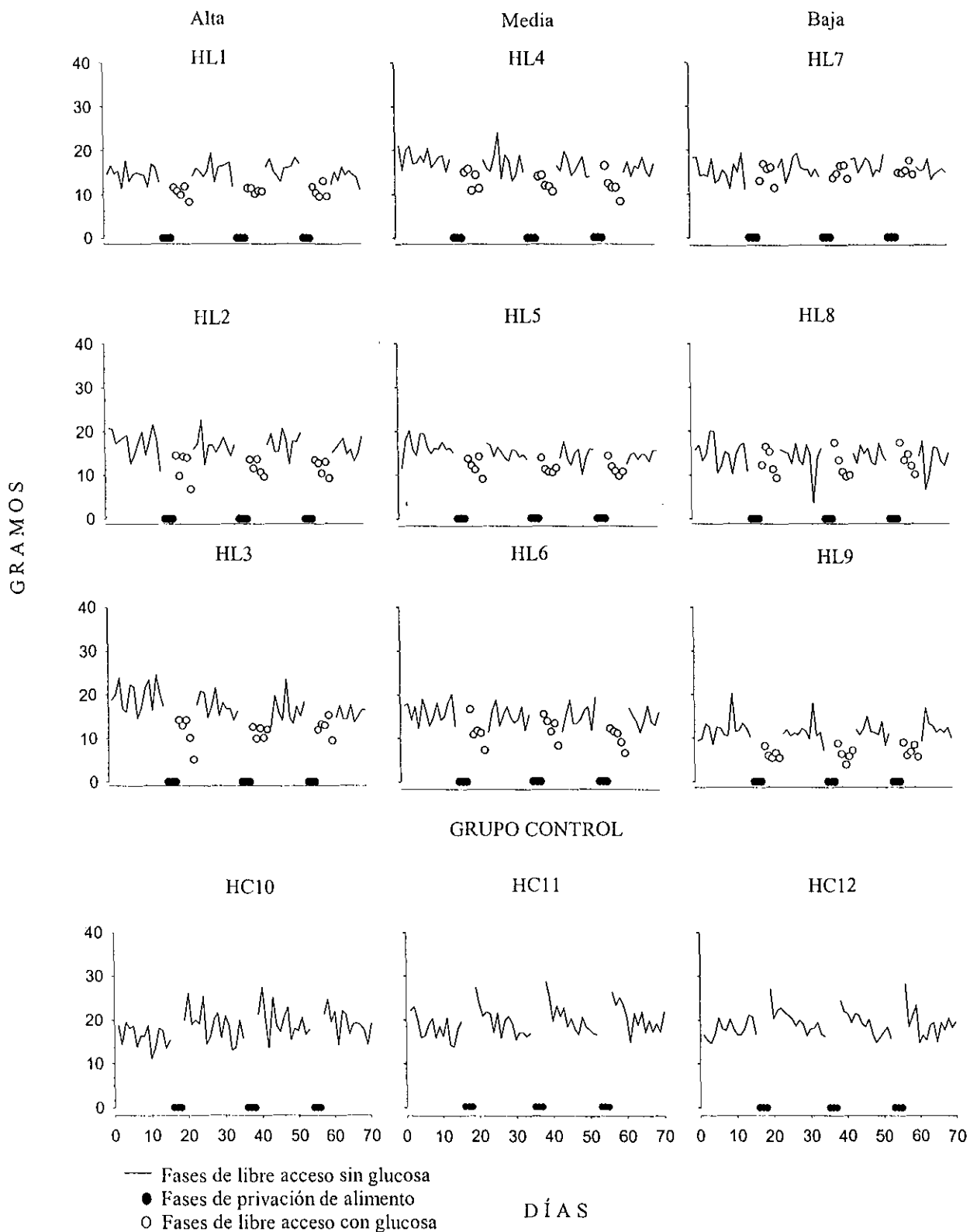


FIGURA 8. Consumo de alimento de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

CONSUMO DE AGUA
MACHOS
GRUPO EXPERIMENTAL

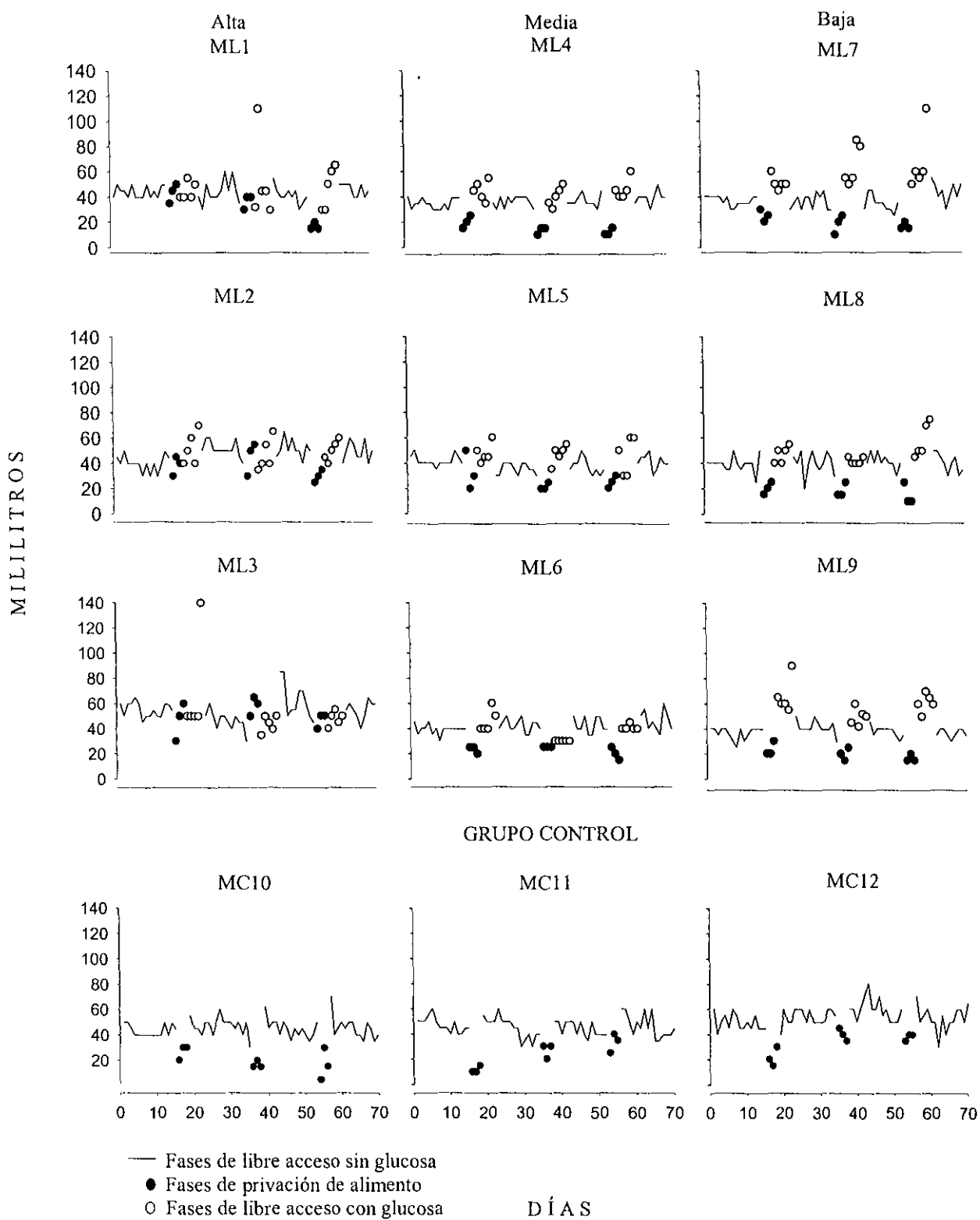


FIGURA 9. Consumo de agua de los machos. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos el grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

CONSUMO DE AGUA

HEMBRAS

GRUPO EXPERIMENTAL

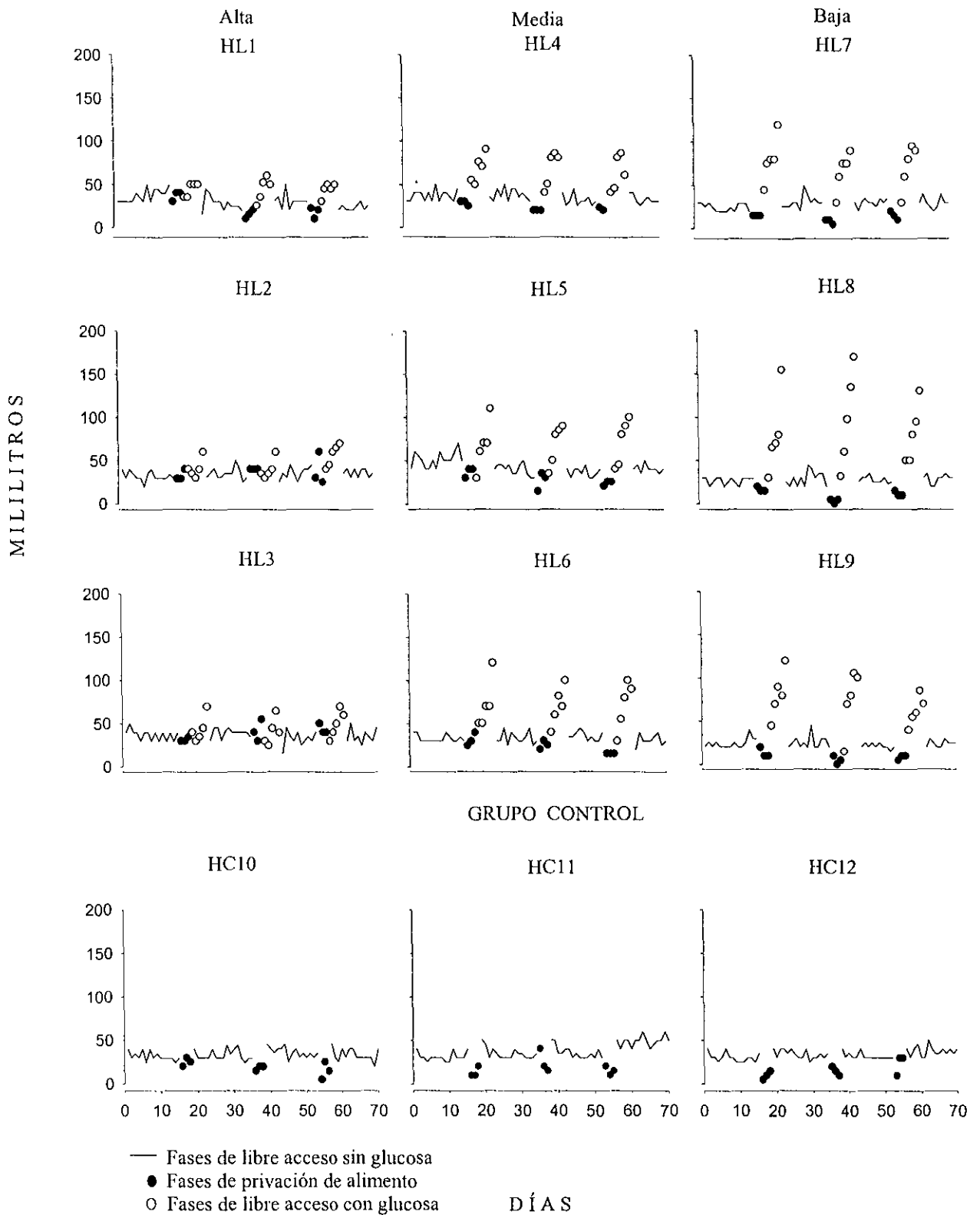


FIGURA 10. Consumo de agua de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación de alimento y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa del Experimento 2.

CONSUMO DE CALORÍAS MACHOS

GRUPO EXPERIMENTAL

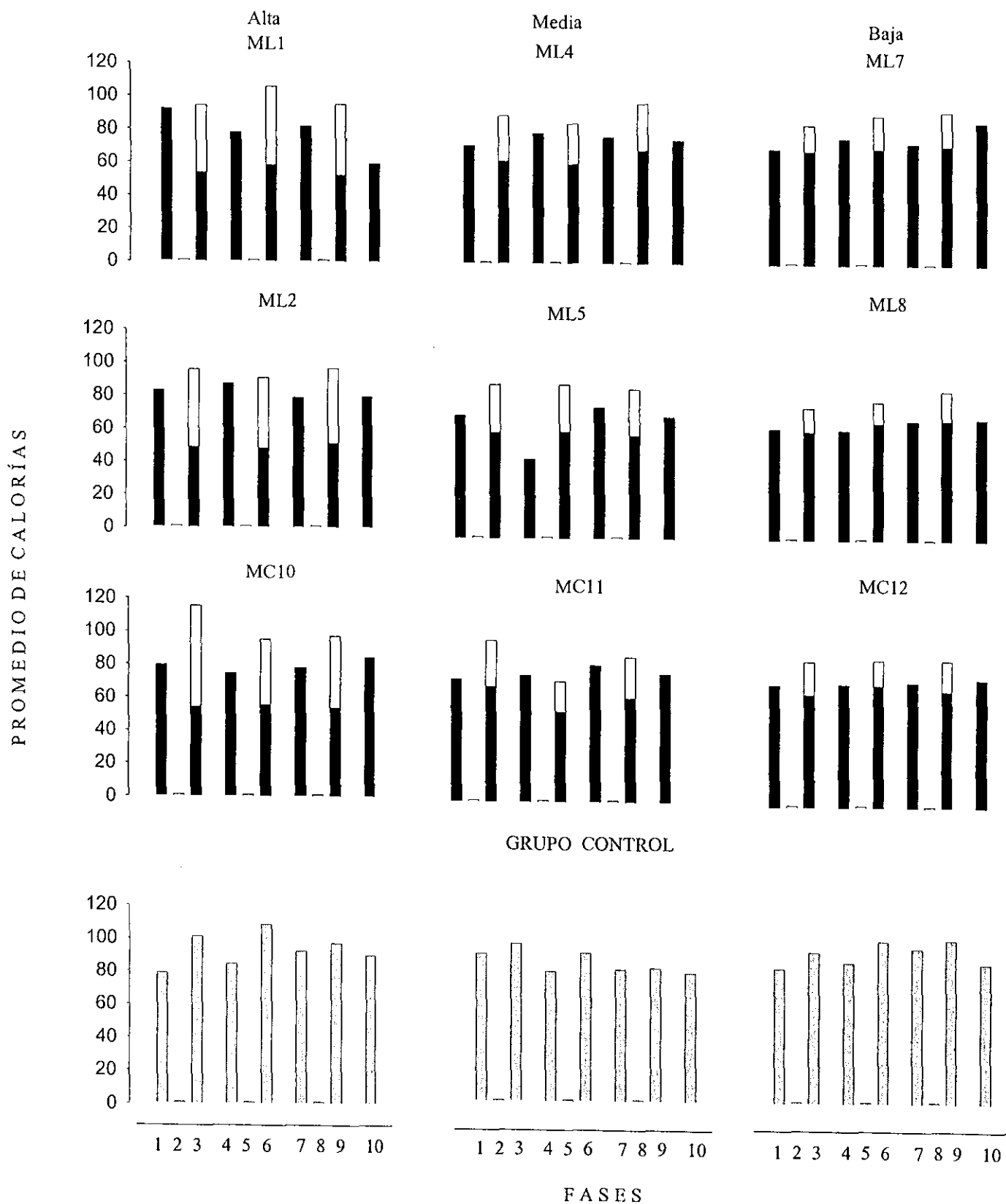


Figura 11. Promedio de consumo de calorías de los machos. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías de las siete fases del experimento. Las barras bicolores representan el promedio de consumo durante las fases 2, 4 y 6. El color negro representa el consumo de calorías en la comida y el blanco de la bebida. Las barras grises representan el promedio de consumo de calorías del grupo control del Experimento 2.

CONSUMO DE CALORÍAS
HEMBRAS
 GRUPO EXPERIMENTAL

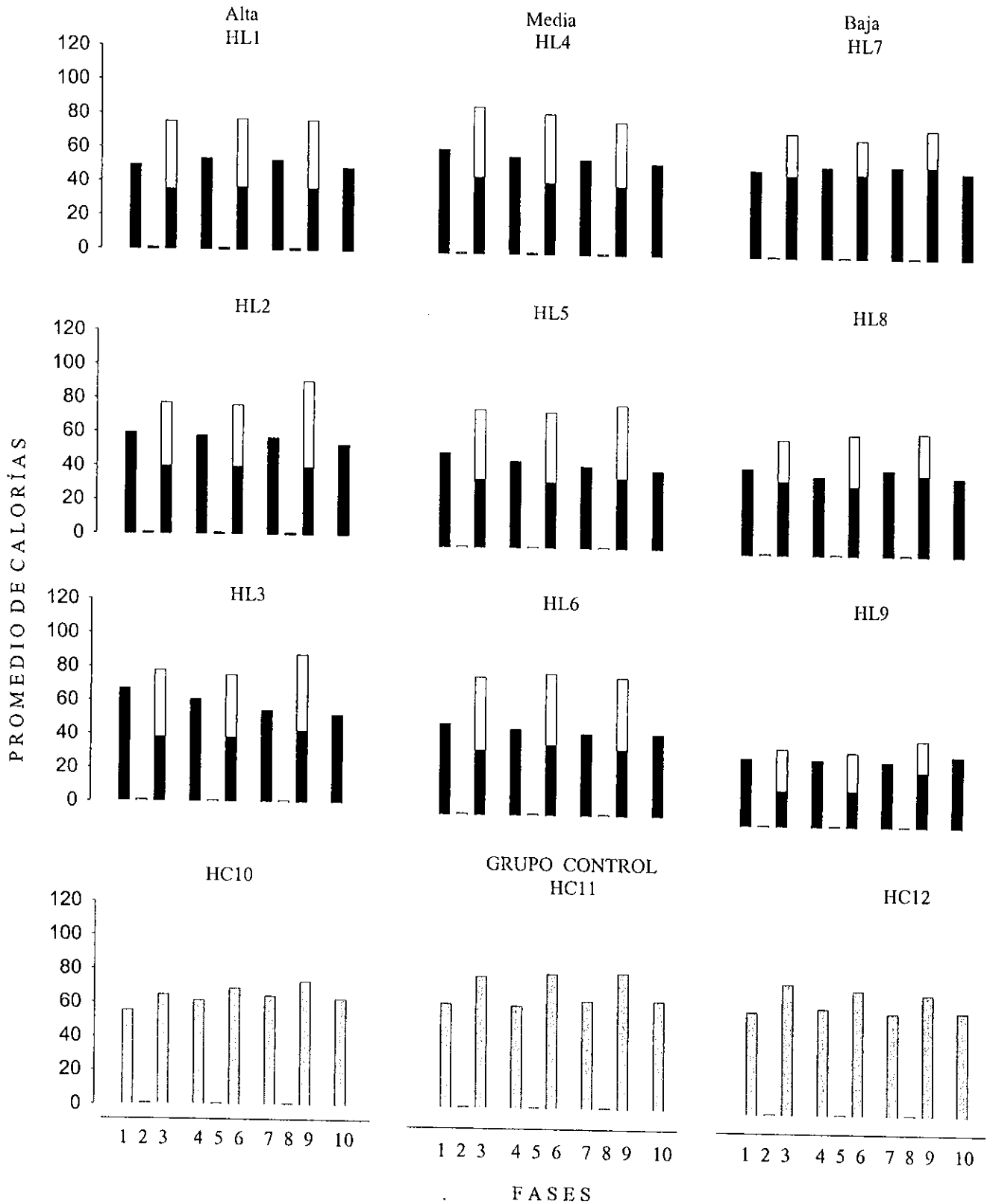


Figura 12. Promedio de consumo de calorías de las hembras. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías de cada una de las diez fases del experimento. Las barras bicolors representan el promedio de consumo durante las fases 2, 4 y 6. El color negro representa el consumo de calorías en la comida y el blanco de la bebida. Las barras grises representan el promedio de consumo de calorías del grupo control del Experimento 2.

Discusión

Los resultados obtenidos mostraron que el peso corporal de los sujetos experimentales: 1) disminuyó durante el periodo de privación y posteriormente fue recuperado durante las fases de libre acceso con glucosa; 2) a pesar de que el consumo de calorías fue mayor, no modificó su curva de crecimiento cuando se adicionó la glucosa al agua; 3) mostró el mismo patrón ascendente en su curva de crecimiento en las fases de libre acceso con glucosa que en las fases de libre acceso sin glucosa; y, 4) no se observaron diferencias en el peso corporal entre los sujetos experimentales y los controles.

López-Espinoza (2001, 2004) y López-Espinoza y Martínez (2001a y 2001b) señalaron que una de las alteraciones conductuales presentada por los animales que son sometidos a programas de privación, es la recuperación gradual del peso corporal perdido durante el retorno a las condiciones de libre acceso. Sin embargo, los sujetos experimentales y los controles mostraron el mismo patrón de pérdida y recuperación del peso corporal. Es decir, la adición de las calorías no parece tener ningún efecto en el patrón de la curva de crecimiento del peso corporal, pues los resultados obtenidos son similares a los reportados por López-Espinoza (2001, 2004) que en su procedimiento experimental no ofreció otra fuente adicional de energía.

Los cambios en el peso corporal de los sujetos después de la aplicación de un programa de privación se han reportado por diversos autores (Dmitrou, Rica y Corwin, 2000; Iwasaki, Inoue, Kiriike y Hikiji, 2000; Hagan y Moss, 1997; Lopez-Espinoza, 2001, 2004; López-Espinoza y Martínez, 2001a, 2001b; Polivy y Herman, 1985). Penicaud y Le Magnen (citados por Del Prete, Balkowski y Scharrer, 1994) mostraron que la restricción de comida produce aproximadamente un 25% de pérdida de peso corporal. Polivy y Herman (1985) y López-Espinoza (2001, 2004) señalaron que las modificaciones en el peso

corporal de los sujetos experimentales involucran cambios drásticos en el consumo de alimento y agua.

El diseño experimental utilizado en el Experimento 2 permitió observar cambios en el patrón de consumo de alimento, agua y agua con glucosa y diferencias de consumo entre los grupos experimentales. Se observó que: 1) el consumo de alimento disminuyó gradualmente con la adición de la glucosa, 2) el consumo de agua con glucosa aumentó gradualmente, 3) el promedio de consumo de alimento y agua durante las fases sin glucosa se mantuvo estable, y, 4) los sujetos control presentaron grandes comilonas y los sujetos experimentales grandes bebidas.

López-Espinoza (2001, 2004) señaló que en el periodo posterior a la privación de alimento se observa un incremento en el consumo de alimento identificado como gran comilona. Los sujetos experimentales no mostraron grandes comilonas, lo que sugiere que la disponibilidad de otra fuente de energía más palatable permite a la rata distribuir su consumo de calorías de tal forma que no se observen grandes consumos de alimento. Penicaud y Le Magnen (citados por Del Prete, Balkowski y Scharrer, 1994). Señalaron que las ratas incrementan su ingesta de comida voluntariamente durante la primera semana después de la privación, respecto a sus controles. Mencionaron que se incrementa el tamaño de la comida, pero no el número de comidas. Nuestros resultados mostraron que también se modifica el número de calorías consumidas.

Los resultados sugieren que en los grupos experimentales, la ausencia de grandes comilonas se sustituyó por la presencia de grandes bebidas a partir de la distribución en el consumo de calorías. Los sujetos experimentales duplicaron, triplicaron y cuadruplicaron su consumo de agua con glucosa gradualmente, alcanzando consumos de hasta 190ml (Grupo 3 Baja). López-Espinoza (2001, 2004) reportó grandes bebidas de 70 y 80ml en el periodo

post-privación. La diferencia entre los consumos de agua parece involucrar dos características: el sabor y las calorías utilizadas en la manipulación experimental. Durante el retorno a las condiciones de libre acceso las ratas tuvieron disponible un sabor agradable y además una consecuencia post-ingestiva, en los experimentos de López-Espinoza (2001, 2004) estas propiedades no estuvieron presentes.

Nisbett (1972) sugirió que un organismo privado tiende a consumir más comida “buena” proporcionalmente en comparación a uno no privado. Reportó que cuando las ratas son privadas de comida y se le da acceso a agua y agua con sacarina, muestra una marcada preferencia por la solución endulzada respecto a los sujetos control (no privados de comida). Por su parte, Valenstein (1967) mostró que los animales no privados a quienes se les ofrecen dos soluciones con glucosa: una altamente dulce y una menos dulce, prefieren la menos dulce. Lo que explicaría por qué los sujetos experimentales del grupo 3 (Baja) muestran un consumo mayor que el del grupo 1 (Alta) y 2 (Media).

Los datos obtenidos sugieren que los animales privados prefieren comer la comida que sepa mejor, más dulce o palatable. Adicionalmente, el patrón alimentario de los sujetos experimentales parece relacionarse con el número de horas de privación para que muestren esta conducta. Probablemente los animales privados muestren más habilidades discriminativas en su alimentación. Del Prete, Balkowski y Scharrer (1994) señalaron que la restricción de comida produce hambre específica por carbohidratos. Estudiaron la selección de nutrientes en ratas después de 5 días de restricción de alimento (5g de alimento disponibles diariamente), encontraron que el consumo de carbohidratos se incrementó mientras que el consumo de grasa se mantuvo constante. Estas evidencias explicarían por qué los sujetos experimentales mostraron grandes bebidas respecto al consumo del grupo control. Así como la disminución en el consumo del alimento sólido.

CAPÍTULO 4

EXPERIMENTO 3

Los resultados del Experimento 2 mostraron que los sujetos no presentaron grandes comilonas en el periodo post-privación cuando se les ofreció otra alternativa de energía en el agua con glucosa. Adicionalmente se observaron grandes bebidas de agua con glucosa. A partir de esta evidencia, el objetivo de este experimento fue replicar los datos obtenidos en el Experimento 2 utilizando privación de agua en lugar de privación de alimento.

Bolles (1983) señaló que al privar de agua a un animal, sus necesidades de alimento no se alteran, de modo que la reducción en el consumo de alimento representa una especie de “inhibición” del comer. Por su parte, Collier, Hirsch y Kanareck (1983) sugirieron que los animales sedientos hacen reducciones en su ingesta de alimento con el fin de perder peso y conservar su equilibrio de agua. Finalmente, López-Espinoza (2001) y, López-Espinoza, Ríos y Soto (2004) reportaron que después de un periodo de privación de agua, las ratas modifican su patrón alimentario, presentando grandes comilonas y grandes bebidas cuando los animales retornan a condiciones de alimentación previas a la privación.

Método

Sujetos

Se utilizaron veinticuatro ratas de la cepa Wistar, doce machos (MLA1, MLA2, MLA3, MLA4, MLA5, MLA6, MB7, MLA8, MLA9, MLC10, MLC11 y MLC12) y doce hembras (HLA1, HLA2, HLA3, HLA4, HLA5, HLA6, HLA7, HLA8, HLA9, HCA10, HCA11 y HCA12), con 4 meses de edad al inicio del estudio e ingenuas experimentalmente.

Aparatos y Materiales

Los mismos aparatos y materiales que se utilizaron en el Experimento 2.

Procedimiento

El mismo procedimiento que se utilizó en el Experimento 2, excepto que se utilizó un programa de privación de agua con duración de tres días de acuerdo con la descripción del diseño experimental.

Diseño experimental

El mismo diseño experimental que se utilizó en el Experimento 2, excepto que en las fases 2, 5 y 8 se aplicó un programa de privación de agua (Tabla 3).

Resultados

Las Figuras 13 y 14 muestran los datos individuales del registro diario del peso corporal, las Figuras 15 y 16 muestran el consumo alimento, y las Figuras 17 y 18 el consumo de agua de los machos y las hembras respectivamente. Las líneas continuas representan las fases de línea base y libre acceso sin glucosa (1, 4, 7 y 10). Las fases de privación (2, 5 y 8) se representan con círculos negros. Los círculos blancos representan las fases de libre acceso con glucosa (3, 6 y 9). En cada figura se muestran los datos de los grupos experimentales: 1 (Alta), 2 (Media) y 3 (Baja) en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. Los paneles inferiores muestran los datos del grupo control. Finalmente, se muestra el promedio de consumo de calorías en las Figuras 19 y 20.

La Figura 13 muestra el peso corporal de los machos. Durante la primera fase (línea base) los sujetos experimentales pesaron en promedio 260g. Las fases de privación (2, 5 y 8) se caracterizaron por un decremento gradual en el peso corporal de los tres grupos experimentales. El decremento promedio fue de 30g. Cuando se adicionó la glucosa (fases 3, 6 y 9), los sujetos recuperaron su peso gradualmente. Esta característica se presentó en todas las fases de libre acceso sin glucosa posteriores a la privación. No se observaron diferencias en la recuperación del peso corporal entre los sujetos experimentales y los

controles. De forma particular, el sujeto MLA1 (Grupo 1 Alta) disminuyó su peso corporal durante la fase 10 (sin glucosa) respecto a la fase 9 (con glucosa).

El peso corporal de las hembras se muestra en la Figura 14. Los grupos experimentales iniciaron el estudio pesando un promedio de 230g durante la fase 1 (línea base). Las fases de privación (2, 5 y 8) se caracterizaron por un decremento gradual del peso corporal. Las hembras experimentales perdieron un promedio de 20g durante la privación de agua. En las fases de libre acceso con glucosa (3, 6 y 9) se observó la recuperación del peso corporal de acuerdo con la curva de crecimiento. Las fases de libre acceso sin glucosa (4, 7 y 10) continuaron el patrón ascendente de la curva de crecimiento. No se presentaron diferencias entre los sujetos experimentales y los controles.

En la Figura 15 se representa el consumo de alimento de los machos. Los sujetos experimentales mantuvieron un promedio de consumo de 25g durante las fases de línea base y libre acceso sin glucosa (1, 4, 7 y 10). Las fases de privación de agua (fases 2, 5 y 8) se caracterizaron por un decremento gradual en la ingesta de alimento. Con la adición de la glucosa al agua (fases 3, 6 y 9) los machos experimentales incrementaron el consumo de alimento gradualmente respecto al consumo durante las fases de privación. Adicionalmente se observaron características particulares entre los grupos experimentales en relación a los promedios de consumo de alimento entre las fases con glucosa y las fases sin glucosa. El grupo 1 (Alta) disminuyó su consumo de alimento 10g respecto al promedio de consumo de las fases sin glucosa. El grupo 2 (Media) disminuyó su consumo en un promedio de 15g durante las mismas fases. El grupo 3 (Baja) incrementó su consumo de alimento gradualmente después de las fases de privación hasta alcanzar el promedio de consumo de las fases sin glucosa de 25g, de forma particular, el sujeto MLA8 (grupo 3 Baja) presentó una gran comilona en la fase 7 (con glucosa). El grupo control consumió un promedio de

25g durante las fases sin glucosa, decrementó gradualmente el consumo de 10 a 0g cuando fueron privados de agua y en las fases post-privación recuperó gradualmente su promedio de peso corporal de 25g. Durante la primera fase post-privación no se observó la ocurrencia de grandes comilonas en el grupo control. A partir de la segunda y tercera fase después de la privación de agua, se presentaron las grandes comilonas en este grupo.

En la Figura 16 se observa el consumo de alimento de las hembras. Durante la línea base, los grupos experimentales consumieron un promedio de 18g de alimento. La ingesta de comida disminuyó progresivamente en un rango de 10 a 0g cuando se privó de agua. Las fases de libre acceso con glucosa se caracterizaron por el incremento gradual del consumo de alimento respecto a las fases de privación. El promedio de consumo durante estas fases fue de 10g durante las fases posteriores a la adición de la glucosa el promedio de consumo retornó al observado durante la línea base, de 18g adicionalmente se observaron diferencias entre e intra grupos. Los grupos 1 (Alta) y 2 (Media) disminuyeron su consumo de alimento en las fases con glucosa, llegando a consumir solo 5g. De manera particular, el sujeto HLA6 (grupo 2 Media) disminuyó su consumo de alimento hasta 0g durante el segundo día de la fase 6. El grupo 3 (Baja) decrementó entre 0 y 5g su consumo de alimento cuando se adicionó la glucosa al agua respecto al promedio de consumo observado en las fases sin glucosa. El sujeto HLA9 conservó el promedio de consumo de 18g durante las fases con y sin glucosa. El sujeto HL8 presentó una gran comilona durante la fase 9 seguido de un decremento en el consumo de alimento. Los demás sujetos experimentales no presentaron grandes comilonas. El grupo control consumió un promedio de 18g durante las fases previas y posteriores a la privación. Cuando se privó de agua, su consumo de alimento decrementó gradualmente. El sujeto HCA12 presentó grandes comilonas en las tres fases posteriores a la privación de agua.

La Figura 17 muestra el consumo de agua de los machos. Los grupos experimentales presentaron diferencias respecto al consumo de agua y agua con glucosa. En las fases 1 (línea base), 4, 7 y 10 (sin glucosa) mantuvieron un promedio de consumo de 45ml. Posterior a las fases de privación de agua, en las que el consumo de agua fue de 0ml, se adicionó glucosa a la bebida. El grupo 1 (Alta) consumió un promedio de 50ml de la solución de glucosa y agua. El grupo 2 (Media) incrementó progresivamente su consumo de agua con glucosa de 50 a 100ml respecto a su consumo promedio de agua de 50ml. El grupo 3 (Baja) también incrementó su consumo de agua con glucosa. El aumento en el consumo fue de 60 hasta 150ml. Específicamente, el sujeto MLA1 (Alta) disminuyó su consumo de agua en la fase 10 respecto a las otras fases en las que la glucosa no estaba disponible, promediando 25ml de consumo. Los sujetos MLA8 y MLA9 (Baja) presentaron grandes bebidas en la fase 6 (con glucosa) de 150ml. El grupo control mantuvo un promedio de consumo de 45ml durante las fases de libre acceso sin glucosa, de 0ml en la privación y de hasta 70ml durante las fases correspondientes a las condiciones de libre acceso con glucosa, presentó grandes bebidas.

El consumo de agua en las hembras se muestra en la Figura 18. Durante las fases sin glucosa (1, 4, 7 y 10) los sujetos experimentales consumieron un promedio de 40ml. Después de las fases de privación (2, 5 y 8), donde el consumo fue de 0ml, retornaron a condiciones de libre acceso con glucosa (3, 6 y 9) aumentando su consumo de agua con glucosa gradualmente. El grupo 1 (Alta) aumentó su consumo en un rango de 40 hasta 75ml, el grupo 2 (Media) de 40 a 90ml y el grupo 3 (Baja) de 40 a 190ml, a excepción del sujeto HLA9 cuyo rango fue de 40 a 130ml. El grupo control consumió 40ml en promedio durante las fases de línea base y libre acceso sin glucosa. Durante las fases post-privación de agua, su consumo retornó al promedio observado antes de la privación. En los tres

primeros días posteriores a la privación, los sujetos control presentaron grandes bebidas de hasta 70ml.

El consumo de calorías se muestra en las Figuras 19 y 20. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías durante las 10 fases del experimento. Las barras negras representan el consumo de calorías aportado por el alimento y las barras negras-blancas el consumo de calorías aportado por el alimento (color negro) y el agua con glucosa (color blanco) durante las fases 3, 6 y 9. Los datos del grupo control se presentan mediante las barras de color gris en el panel inferior.

El consumo promedio de calorías de los machos se presenta en la Figura 19. Durante las fases de línea base y de libre acceso sin glucosa los sujetos experimentales consumieron 75 calorías en promedio y durante las fases de privación 25 calorías. En las fases de libre acceso con glucosa aumentaron su consumo a 80 calorías en promedio. El grupo 1 (Alta) consumió un promedio de 40 calorías en la comida y 40 calorías en el agua con glucosa. El grupo 2 (Media) consumió 45 y 35 calorías en promedio de la comida y del agua con glucosa respectivamente. El grupo 3 (Baja) consumió un promedio de 60 calorías en el alimento y de 20 calorías del agua con glucosa. Los sujetos control consumieron en promedio 75 calorías durante las fases sin glucosa y 25 calorías durante las fases de privación.

La Figura 20 muestra el consumo de calorías de las hembras. Los grupos experimentales consumieron un promedio de 60 calorías durante las fases de línea base y de libre acceso sin glucosa (calorías disponibles en el alimento). Durante las fases de privación (calorías disponibles en el alimento) su consumo promedio fue de 15 calorías. Posteriormente, consumieron un promedio de 80 calorías durante las fases de libre acceso con glucosa (calorías disponibles en alimento y agua). Durante estas fases, el grupo 1 (Alta)

consumió 30 calorías en la comida y 50 calorías en el agua con glucosa, el grupo 2 (Media) 40 y 40 y el grupo 3 (Baja) 50 y 30 respectivamente. El grupo control consumió 60 calorías en promedio durante las fases sin glucosa y 20 calorías durante las fases de privación.

PESO CORPORAL

MACHOS GRUPO EXPERIMENTAL

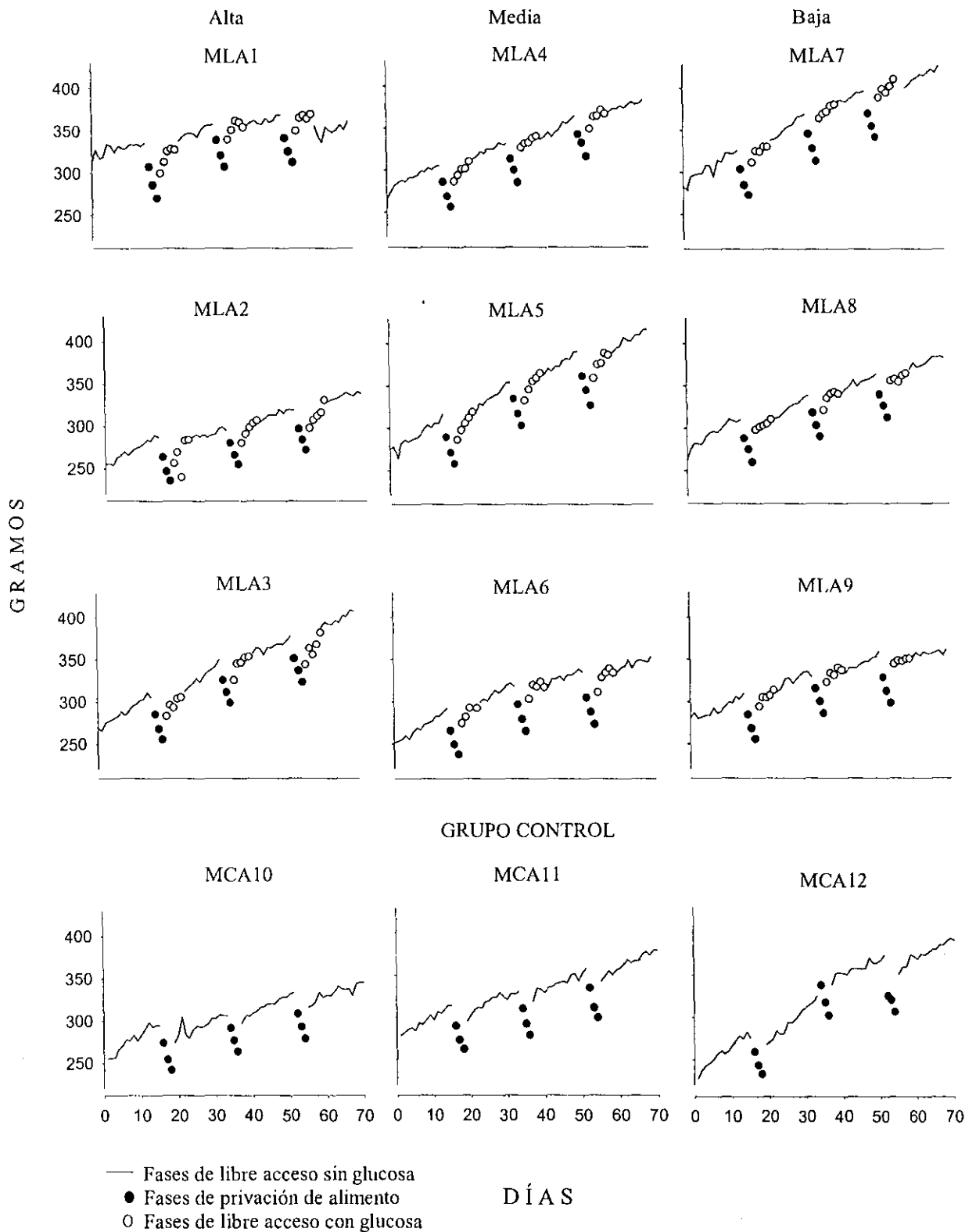


FIGURA 13. Peso corporal de los machos. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa.

PESO CORPORAL

HEMBRAS GRUPO EXPERIMENTAL

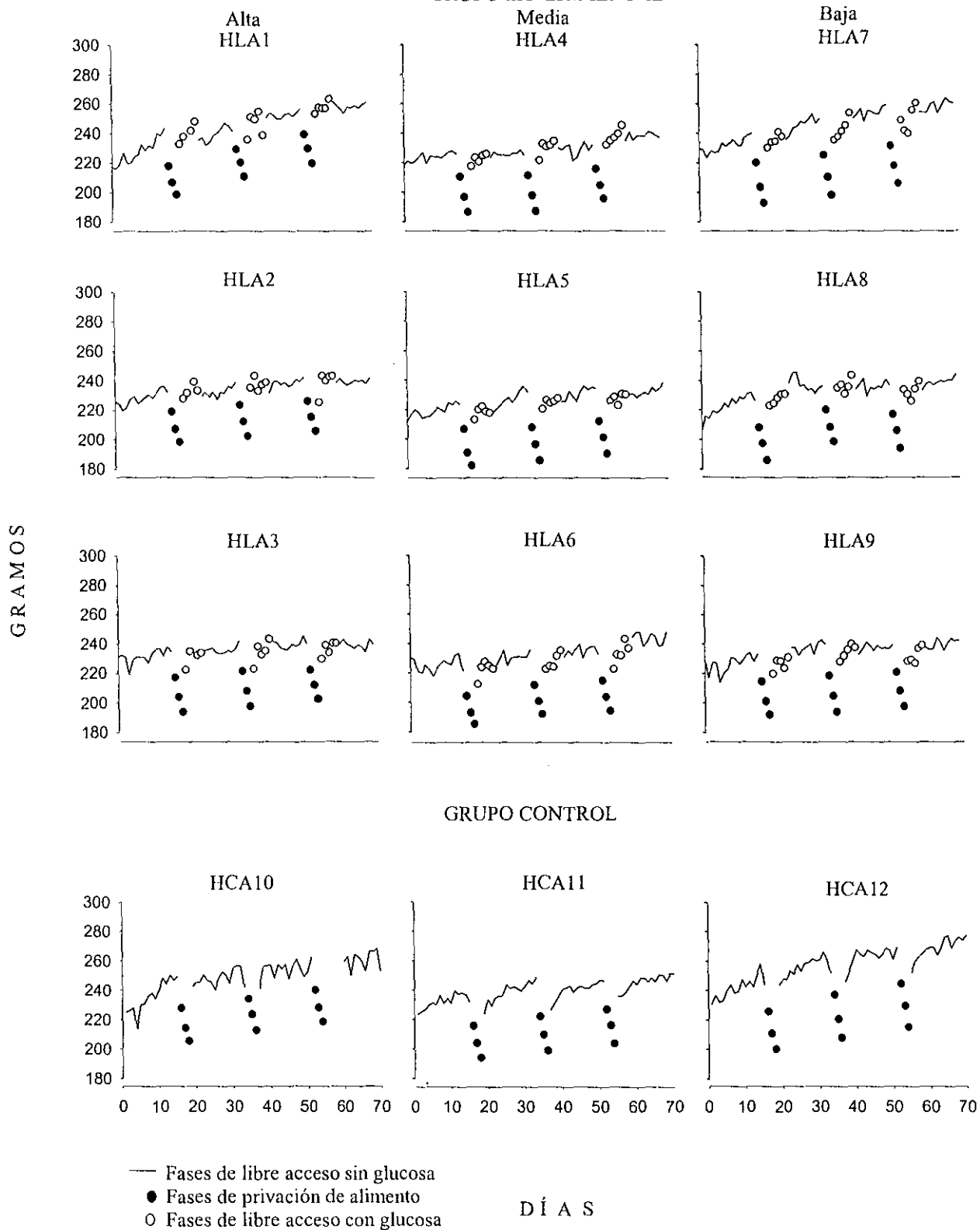


FIGURA 14. Peso corporal de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa.

CONSUMO DE ALIMENTO

HEMBRAS GRUPO EXPERIMENTAL

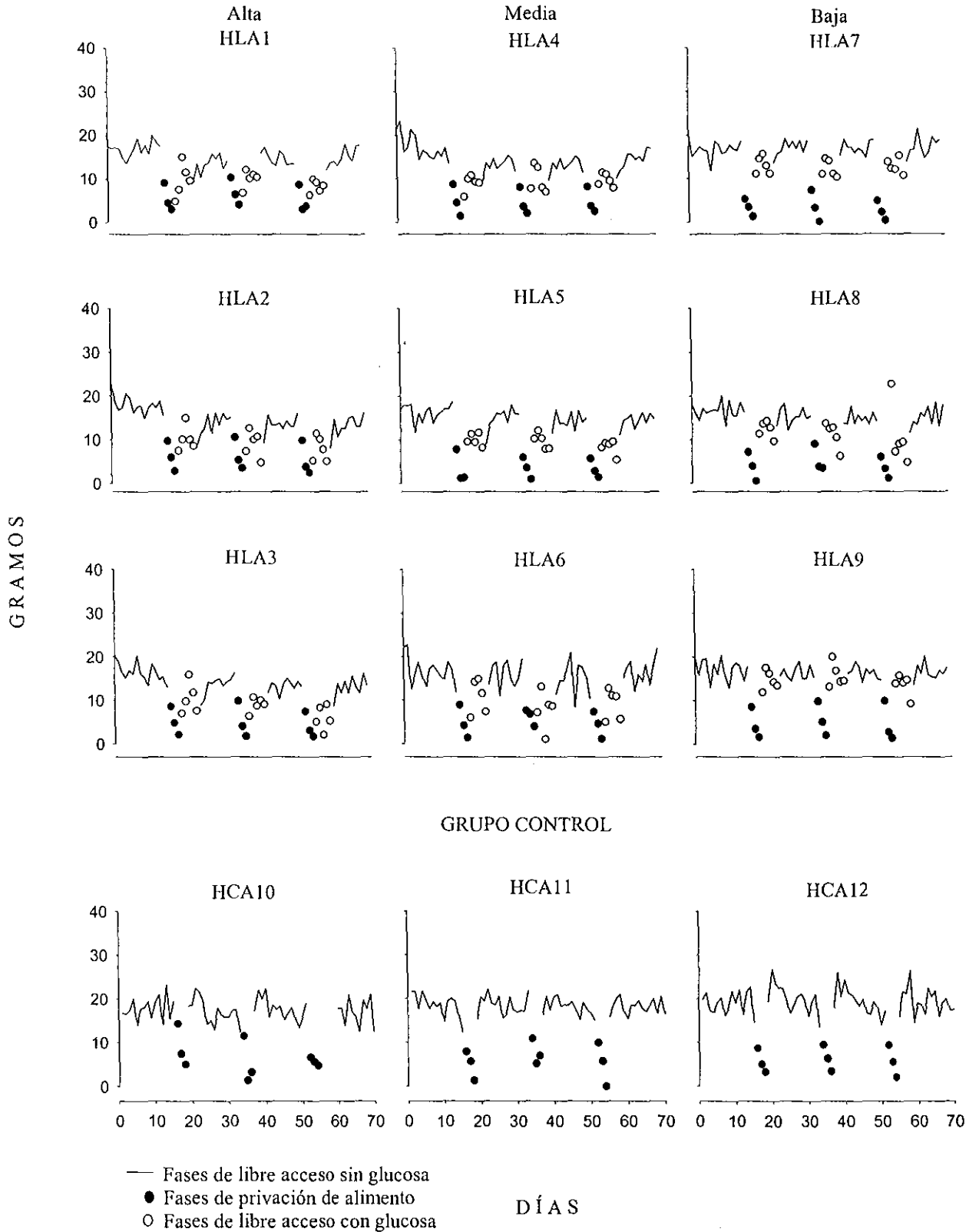


FIGURA 16. Consumo de alimento de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa.

CONSUMO DE AGUA

MACHOS GRUPO EXPERIMENTAL

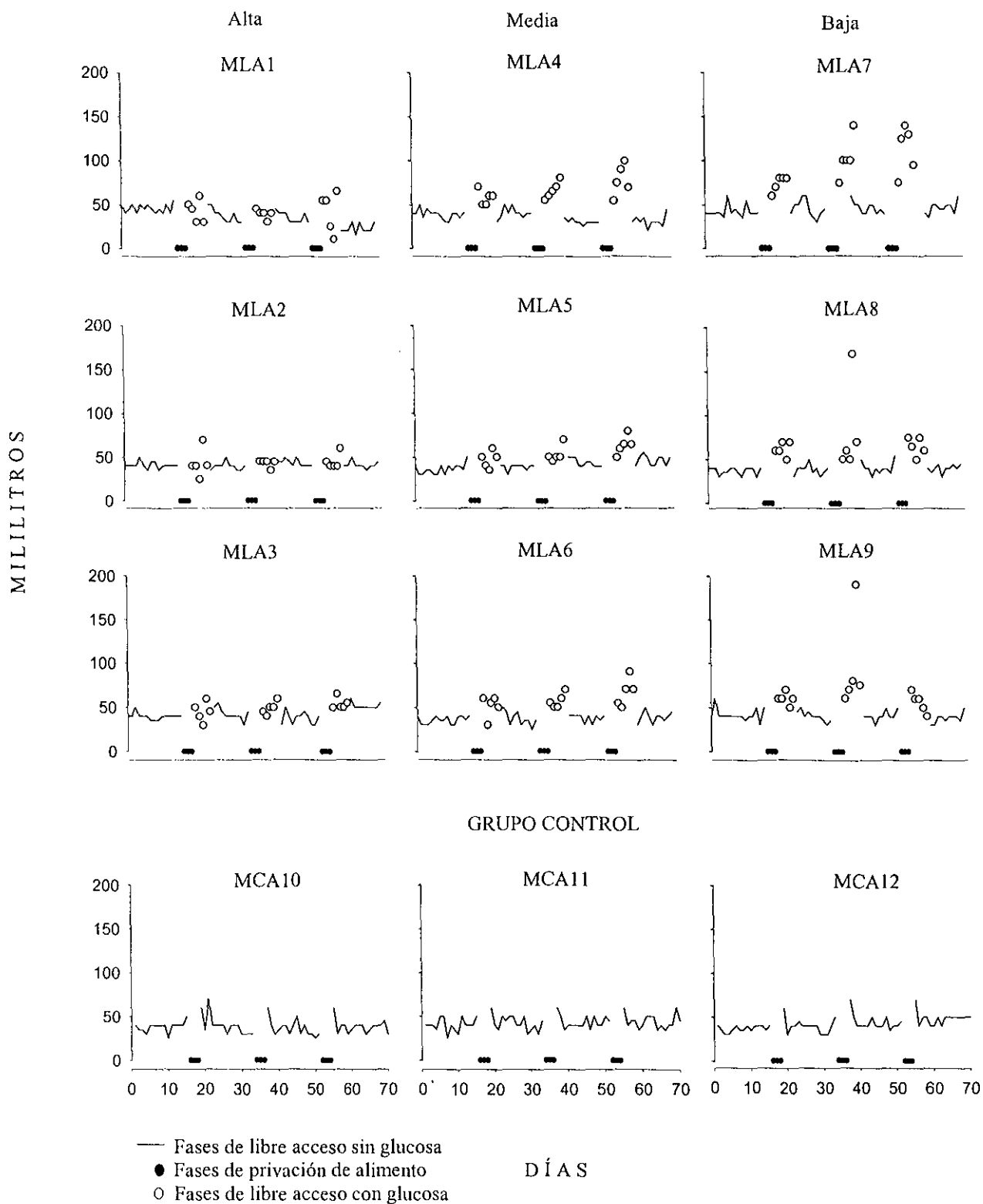


FIGURA 17. Consumo de agua de los machos. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa.

CONSUMO DE AGUA

HEMBRAS GRUPO EXPERIMENTAL

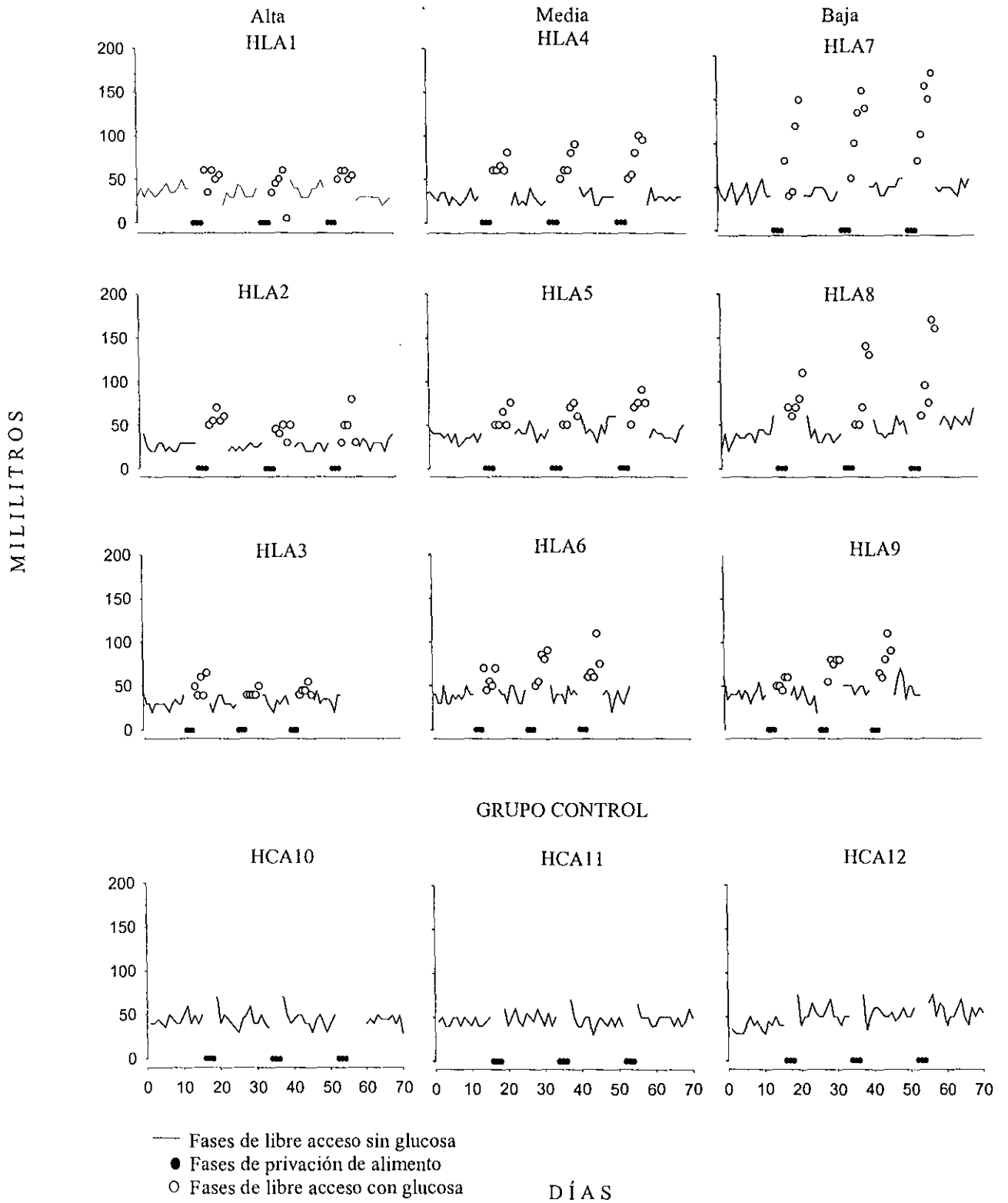


FIGURA 18. Consumo de agua de las hembras. Se presentan los datos de los grupos 1, 2 y 3 en las columnas izquierda, central y derecha respectivamente. El panel inferior presenta los datos del grupo control. La línea continua representa las fases de línea base y libre acceso sin glucosa, los círculos negros las fases de privación y los círculos blancos las fases de libre acceso con glucosa.

CONSUMO DE CALORÍAS

MACHOS

GRUPO EXPERIMENTAL

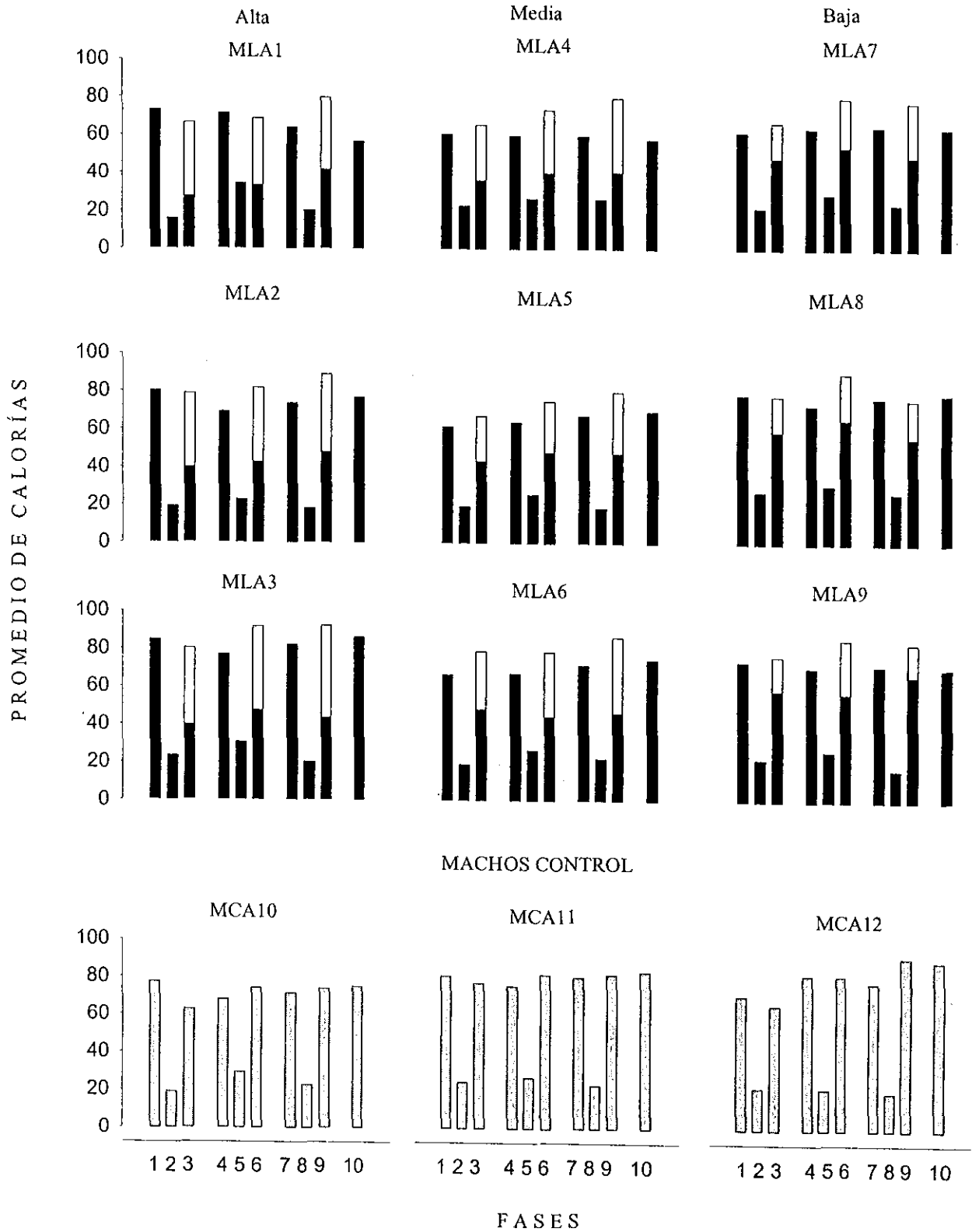


Figura 19. Promedio de consumo de calorías de los machos. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías de cada una de las 10 fases del experimento. Las barras de color negro representan el consumo de calorías de la comida y el blanco del agua con glucosa. Los datos del grupo control se presentan en el panel inferior mediante las barras de color gris.

CONSUMO DE CALORÍAS

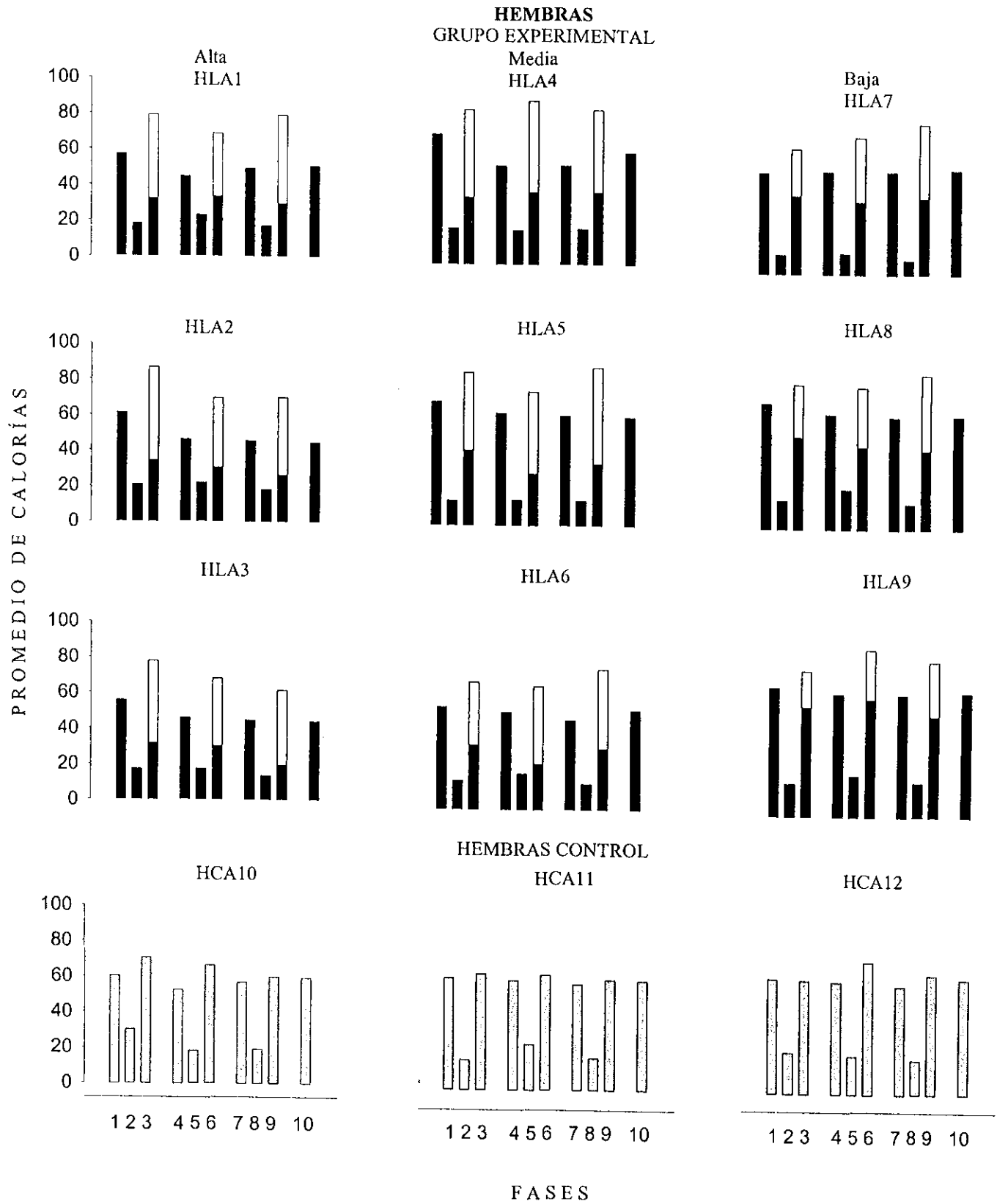


Figura 20. Promedio de consumo de calorías de las hembras. Cada barra representa el promedio de consumo de calorías de las 10 fases del experimento. Las barras de color negro representa el consumo de calorías en la comida y el blanco de la bebida. Los datos del grupo control se presentan en el panel inferior mediante las barras de color gris.

Discusión

Los resultados obtenidos en el Experimento 3 mostraron que después de las fases de privación de agua el patrón alimentario de los sujetos experimentales se alteró de forma similar a lo reportado en el Experimento 2. Adicionalmente los datos demostraron que no se presentaron grandes comilonas en los sujetos experimentales, sin embargo, el consumo de agua con glucosa se incrementó considerablemente respecto a los consumos registrados de agua durante las fases previas a la privación.

La fase post-privación de agua mostró que los grupos experimentales modificaron la distribución en el consumo de calorías. El consumo de alimento y agua con glucosa mostró una relación recíproca: a menor concentración de glucosa (menor número de calorías), mayor consumo de alimento y a mayor concentración de glucosa (mayor número de calorías), menor consumo de alimento. El consumo de calorías se mantuvo estable durante las diez fases del experimento, a pesar de la disponibilidad de otra fuente de energía, lo que no representó cambios significativos en el peso corporal. Los sujetos mostraron el mismo patrón en la curva de crecimiento del peso corporal que los sujetos de los Experimentos 1 y 2.

Durante las fases de privación de agua y a pesar de la disponibilidad de alimento, los sujetos mostraron el fenómeno de auto-privación de alimento reportado por Verplanck y Hayes (1953). Este fenómeno se caracteriza por la disminución en el consumo de alimento cuando los animales son expuestos a programas de privación de agua, al igual que el consumo de agua decrementa cuando la privación es de comida (Verplanck y Hayes, 1953; López-Espinoza, 2001).

Ramachandran y Pearce (1987) advirtieron que hay una relación inhibitoria entre la sensación de hambre y sed. Señalaron que las respuestas instrumentales para obtener

comida son interrumpidas por la presencia simultánea de sed y del mismo modo, las respuestas para obtener agua, son interrumpidas por el hambre.

Por su parte, Carlson (1977) mencionó que una comida sin algo de beber produce sed. Argumentó que los humanos y las ratas casi siempre beben agua (de una u otra forma) con cada comida. Las ratas ingieren determinada cantidad de agua a partir de su necesidad o déficit y para contrarrestar los efectos deshidratantes de la comida. Señaló que las ratas ingieren una cantidad de agua determinada por la demanda osmótica que la comida ejerce sobre ellas y que beben el agua antes de que el líquido corporal pase al intestino. Carlson (1977) indicó que una dieta rica en proteínas es más deshidratante que ninguna otra, es decir, causa más sed. Subrayó que cuando se cambia de una dieta rica en proteínas a una rica en carbohidratos, los animales disminuyen su consumo de agua lentamente. Aparentemente los animales comienzan a beber menos agua debido al esfuerzo implicado en su ingestión. También parece haber un mecanismo que produce la anticipación de las necesidades futuras de agua. Los animales aprenden a beber la cantidad de agua requerida por el tipo de dieta que tienen disponible (Capaldi, 1996).

Nuestros resultados demostraron que después de la privación de agua los sujetos experimentales presentaron grandes bebidas de forma gradual, en cantidades similares a las que presentaron los grupos experimentales del Experimento 2 después de las fases de privación de comida. Las grandes bebidas obtenidas en este experimento después de un periodo de privación de agua son mucho mayores a las reportadas por López-Espinoza (2001) y López-Espinoza, Ríos y Soto (2004). Los sujetos control presentaron grandes bebidas que son comparables en el consumo presentado por los sujetos que utilizó López-Espinoza (2001)) y López-Espinoza, Ríos y Soto (2004).

CAPÍTULO 5
DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo general de la tesis fue evaluar experimentalmente los efectos de diferentes concentraciones de glucosa sobre el peso corporal, consumo de alimento, consumo de agua y consumo de calorías posterior a un periodo de privación. Los resultados mostraron que: 1) la presencia de glucosa en agua no modificó el peso corporal; 2) no se presentaron grandes comilonas; 3) se presentó el fenómeno de auto-privación (de alimento o agua, dependiendo del elemento privado); 4) el consumo de agua con glucosa fue mayor que el consumo de agua; 5) se presentaron grandes bebidas de agua con glucosa con o sin privación de alimento y agua; y, 6) el promedio de consumo de calorías aumentó cuando se adicionó la glucosa al agua.

Los resultados obtenidos en el Experimento 1 mostraron que el patrón de consumo de alimento y agua fue afectado por la presencia de tres concentraciones de glucosa en agua. Los sujetos modificaron su patrón de consumo en presencia de una fuente de energía alterna más palatable respecto a su alimento habitual, consumiendo más calorías durante las fases de libre acceso con glucosa, respecto a las fases de libre acceso sin glucosa. A pesar de las modificaciones observadas en el patrón alimentario, no se reportaron cambios importantes en el peso corporal.

Reportes experimentales demuestran que las ratas mantienen su peso corporal a pesar de modificar: 1) el horario de acceso al alimento (Corwin y Buda-Levin, 2004; Del Prete, Balkowski y Scharrer, 1994); o, 2) la composición de su dieta, ya sea por las propiedades del alimento, como el sabor y la textura (Capaldi, 1996; Collier, Hirsch y Kanareck, 1983), o por su consecuencia nutricional y energética (Cambraia, Vannucchi, y De-Oliveira, 1997; Sclafani, 1990). Adicionalmente se ha mencionado que las ratas expuestas a ambientes estables (p. ej. un laboratorio), con comida y agua disponibles no muestran modificaciones importantes en el peso corporal cuando se altera su ambiente experimental (Woods y

Seeley, 2002). Es decir, las ratas alimentadas con comida especial para laboratorio regulan adecuadamente su peso corporal y ganan peso conforme a su curva de crecimiento filogenético. Sin embargo, bajo procedimientos especiales con dietas altas en grasas y carbohidratos, las ratas pueden aumentar de peso y desarrollar obesidad (Carlson, 1977).

Nuestros resultados sugieren que los sujetos experimentales no desarrollaron obesidad a pesar del aumento en el número de calorías consumidas, lo que sugiere un adecuado proceso de regulación. No obstante, la presencia de la glucosa alteró de forma importante su patrón de consumo. La presencia de grandes bebidas de hasta 190ml debe afectar indudablemente el ambiente interno de una rata por lo que es probable que la glucosa represente un estímulo atractivo para el animal. Las grandes bebidas de agua con glucosa pueden explicarse desde dos perspectivas: 1) la preferencia innata por el sabor dulce; y, 2) la consecuencia postingestiva (Capaldi, 1990; Mook, 1974; Staddon, 2001).

Una de las propiedades más importantes de los alimentos es su sabor. Una dieta dulce puede estimular el inicio de una comida y una ingesta elevada de calorías que no ocurriría ante la ausencia del sabor dulce. En este sentido se involucran factores hedónicos y evolutivos que participan en las elecciones de alimento de los animales.

Por otra parte, los estudios sobre las consecuencias postingestivas indican que los animales aprenden a preferir aquellos alimentos que tengan un valor energético y nutricional adecuado (Capaldi, Campell, Sheffer y Bradford; 1987; Capaldi, Owens y Palmer 1994; Weingarten, 1990). Nuestros resultados indican que los sujetos del grupo 2 del Experimento 1 presentaron grandes bebidas de más de 150ml durante el primer día de la fase en la que se adicionó la glucosa, este grupo inició la manipulación experimental con la secuencia baja-media-alta de concentraciones de agua con glucosa. Probablemente el sabor de la glucosa fue el estímulo predominante para que las ratas presentaran los grandes

consumos. Este argumento podría ser evaluado si en el futuro se realizara la misma manipulación experimental pero utilizando sacarina. De este modo sería posible observar si los animales consumen grandes cantidades de agua endulzada a partir del sabor o de la consecuencia postingestiva que producen las calorías.

Por otro lado, la presencia de la glucosa representa una modificación en el ambiente de la rata, pues es un alimento con el que nunca ha interactuado. Se ha demostrado que los animales expuestos ante alimentos novedosos no regulan adecuadamente su peso corporal y desarrollan obesidad (Raynor y Epstein, 2001). Beatty (1978) expuso a un grupo de ratas a dietas de cafetería en las que ofrecieron alimentos como: chocolates, galletas de chocolate, queso, plátanos, salami, leche con chocolate y mantequilla de maní. Las ratas triplicaron su peso corporal en solo dos meses con respecto a sus controles. Estos resultados sugieren que la disponibilidad de comida con sabor agradable participa en el desarrollo de la obesidad. Nisbett (1972) y Woods y Seeley (2002) indicaron que la gente obesa parece más responsiva a los “buenos” sabores que la gente no obesa. Sugirieron que la prevalencia de obesidad se debe en parte, a la disponibilidad de alimentos ricos en calorías y sabores. Es posible que nuestros sujetos experimentales no desarrollaran obesidad porque solo recibieron un alimento adicional, es decir, la combinación de varios alimentos puede representar el estímulo apropiado para que las ratas desarrollen la obesidad dietaria.

Por ello, la variedad de los alimentos en la dieta es otro factor de interés. Cuando se ofrece un solo alimento, los animales muestran un consumo de alimento estable, como ocurrió durante las fases de libre acceso sin glucosa. Cuando se les ofrece otro tipo de alimentos (incluso con el mismo número de calorías que el alimento anterior) el consumo de alimento aumenta considerablemente. Por ejemplo, los sujetos consumen más pasta si se les proporciona en forma de spaghetti, tallarines y ravioles (a pesar de tener el mismo sabor

y contenido energético) respecto a sujetos control que solo reciben la pasta en forma de tallarines (Rolls, Rowe y Rolls, 1982). Esto sugiere que simples cambios en las propiedades de la comida pueden modificar la conducta ingestiva. Un animal puede saciar su hambre una vez que ha consumido los nutrientes que necesita, pero puede seguir comiendo si hay más comida(s) disponible y además sabe mejor. Este argumento podría explicar por qué los sujetos experimentales continuaron consumiendo *Nutricubos* (comida especial para ratas de laboratorio, nutricionalmente completa) en diferente proporción a los que consumían antes de adicionar la glucosa y beber grandes cantidades de agua endulzada.

La relación entre la disminución en el consumo de alimento y el incremento en el consumo de agua con glucosa puede considerarse un evidente proceso de regulación alimentaria. No obstante, los grupos 1 y 2 del Experimento 1 sobrepasaron la cantidad de calorías ingerida habitualmente. A pesar de dejar de obtener calorías del alimento y compensar esa pérdida con el consumo de calorías en el agua con glucosa, los animales se excedieron en el consumo de agua endulzada. En este caso particular, los modelos de regulación como el *set point* (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983; Davis y Levine 1977; Keeseey, 1986; Lane, Ingram y Roth, 1999; Mayer, 1955; Staddon y Zanutto, 1998; Staddon, 2003) no contemplan una explicación para este tipo de conducta ingestiva. Los animales no se encontraban en un estado de necesidad ni tenían una deficiencia específica por el azúcar. Según los argumentos de los diversos modelos de regulación, los sujetos debieron detener su consumo de agua con glucosa cuando satisfacían su ingesta diaria de calorías.

Desde otra perspectiva, un argumento en favor de la regulación alimentaria sería el nivel de actividad. Si los animales mantuvieron sus pesos corporales a pesar de incrementar su ingesta de calorías tuvieron que elevar su gasto de calorías mediante la actividad.

Garrow (1986) describió un experimento reportado por Atwater, Benedict y Osterberg en el cual se midió la cantidad de comida ingerida por Osterberg durante cuatro días consecutivos. Registraron la cantidad de calor y monitorearon los cambios de proteínas y grasas que Osterberg produjo en ese periodo de tiempo. Encontraron que la cantidad de energía consumida era similar a la cantidad de energía expedita. Concluyeron que el balance de energía se traduce como el equilibrio entre la energía que ingresa al cuerpo (*input*) mediante el consumo de alimentos y bebidas y la energía que sale (*output*) a través de la actividad.

En base a esta afirmación, Garrow (1986) señaló que esta ecuación de entrada y salida de energía es la base fisiológica de la relación entre el peso corporal y la comida ingerida. De este modo, la obesidad es un desequilibrio en el que el contenido de energía en el cuerpo es excesivamente grande que no se expide mediante la actividad. Este argumento explicaría por qué nuestros sujetos experimentales mantuvieron estable su peso corporal, sin embargo no es posible afirmarlo pues el nivel de actividad de las ratas no fue una medida considerada en los tres experimentos realizados ya que nuestro interés se dirigió a la distribución de los consumos de alimento, agua y agua con glucosa mediante la manipulación experimental.

Los resultados obtenidos en los sujetos control de los Experimentos 2 y 3 replicaron las tres características de los efectos post-privación: 1) la recuperación del peso corporal después de las fases de privación; 2) la presencia de grandes comilonas; y, 3) la presencia de grandes bebidas. Durante las fases de libre acceso con glucosa, los grupos experimentales de los Experimentos 2 y 3 mostraron el mismo patrón de consumo de alimento, agua y agua con glucosa respecto a los sujetos experimentales del Experimento 1 a pesar de la modificación en el procedimiento experimental. La privación de alimento

(Experimento 2) y de agua (Experimento 3) afectó la curva de crecimiento del peso corporal de forma similar a los estudios reportados por López-Espinoza (2001, 2004), quien demostró que los animales disminuyen su peso corporal gradualmente durante la privación de comida o agua y que posteriormente lo recuperaron cuando retornaron a condiciones de libre acceso. Los Experimentos 2 y 3 presentan las mismas características en el peso corporal descritas por López-Espinoza (2001, 2004). La presencia de glucosa no afectó la curva de crecimiento del peso corporal entre los sujetos experimentales y los controles bajo condiciones de libre acceso, de privación de comida (Experimento 2) o de agua (Experimento 3). Estos datos sugieren que la ingesta de una fuente de energía adicional en el periodo post-privación no tiene efectos sobre el peso corporal.

Sin embargo, los animales privados de agua o alimento que experimentan una pérdida considerable de peso corporal vuelven a recuperarlo tan pronto como regresa la disponibilidad del elemento privado. López-Espinoza (2001, 2004a, 2004b) y López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b, 2004) observaron este efecto a pesar de modificar la duración del periodo privación, el elemento privado o la edad de los sujetos. Se ha sugerido que la recuperación inmediata del peso corporal obedece a que animal consume mucho más alimento del que habitualmente consume a partir de las condiciones de restricción alimentaria. Este cambio en el consumo de alimento se ha denominado como *gran comilona* y se le considera una consecuencia a corto plazo de la aplicación de un programa de privación. No obstante, los resultados obtenidos en los Experimentos 2 (privación de comida) y 3 (privación de agua) no se observaron grandes comilonas posteriores a la privación respecto a sus controles, aunque si se observó un incremento en el consumo de calorías totales, proporcionado en gran medida por la glucosa en agua, ingerida en grandes cantidades. Es probable que el concepto de *gran comilona* deba redefinirse

experimentalmente para involucrar no solo la cantidad de comida ingerida, sino también el número de calorías ingeridas. Por ejemplo, Woods y Seeley (2002) subrayaron que una comida se refiere a la cantidad de energía consumida y no al consumo en gramos de alimento ingerido.

Corwin y Buda-Levin (2004) definieron el término *binge eating* o gran comilona como un sobreconsumo de alimento en breves periodos de tiempo intermitentes. Indicaron que una forma apropiada para definir operacionalmente el término de *binge eating* debe contemplar los siguientes puntos: 1) la conducta debe ocurrir repetidamente durante un periodo de tiempo; 2) durante el periodo de *binge eating*, las ratas deberán consumir más comida en periodos breves y discretos de tiempo respecto a sujetos control; y, 3) si se emite una conducta compensatoria, deberá iniciarse por animal y no por las condiciones impuestas por el investigador.

Según la definición de gran comilona de Corwin y Buda-Levin (2004), nuestros resultados mostraron que en la fase post-privación, solo los sujetos control presentaron este patrón de consumo. Los sujetos experimentales, aun y cuando hayan incrementado su ingesta calórica después de la privación, mostraron un patrón de consumo diferente: a) disminuyeron su consumo de alimento durante la disponibilidad de agua con glucosa; y, b) el consumo de agua con glucosa se incrementó gradualmente. Esta conducta no involucró los elementos principales de la gran comilona y podría ser clasificada como adictiva. Las conductas adictivas se caracterizan por incrementar una determinada respuesta ante un estímulo que produce beneficios para el sujeto que la emite (Lewis, 1994). En el caso de la conducta alimentaria, la necesidad por la ingestión de una sustancia se va incrementando conforme se obtiene el beneficio y el sujeto puede consumirla en una mayor proporción cada vez o bien, requiere de la sustancia en dosis más altas. En nuestros resultados, las

fases de libre acceso con glucosa tuvieron una duración de 5 días consecutivos y se observó un patrón parecido al de la conducta adictiva. Es decir, los sujetos consumieron agua con glucosa en un patrón de incremento gradual. Sería interesante en futuros experimentos aumentar el número de días de agua con glucosa. De esta forma sería posible observar si las ratas continúan el incremento gradual en el consumo de agua endulzada hasta llegar a un nivel asintótico, o bien, que el patrón de consumo se modifique ante la saturación de glucosa.

Por otro lado, el incremento en el consumo de agua con glucosa puede explicarse desde la perspectiva homeostática. Rothschild (1971) señaló que los animales sometidos a condiciones experimentales en las que se rompe su equilibrio homeostático (p. ej. la privación), corrigen los desequilibrios mediante la ingestión de sustancias adecuadas. Puntualizó que la glucosa y el cloruro de sodio representan dos variables ideales para observar este fenómeno.

Rothschild (1971) utilizó un aparato especial en el que colocó 18 concentraciones de glucosa (en un rango de 0 a 60% de azúcar en agua) en cilindros adaptados como bebederos. Los sujetos tuvieron acceso a cada cilindro durante 3 segundos. El aparato grababa la posición de la rata ante cada cilindro y contabilizaba el total de solución ingerida. Después de someter a las ratas a programas de privación parcial (6 horas diarias de acceso libre a agua y alimento) o total (24 horas sin agua y alimento) se colocaban dentro del aparato durante una hora. Los resultados obtenidos mostraron que las ratas bajo los programas de privación de 6 horas prefirieron las concentraciones más altas de agua con glucosa, mientras que las ratas privadas por 24 horas prefirieron las concentraciones más bajas. Se observó que los sujetos de ambos grupos mostraron una tendencia a pasar más tiempo en las concentraciones más altas respecto al tiempo pasado en las concentraciones

más bajas. Los resultados reportados por Rothschild (1971) sugieren que las diferencias entre el consumo de las tres concentraciones utilizadas en nuestros experimentos puede explicarse por los efectos de la privación. Los sujetos bajo condiciones más severas de privación consumirán en mayor medida las concentraciones más bajas, pues su proceso de ingestión y digestión es más rápido que el de las concentraciones altas (Carlson, 1977). Nuestros sujetos experimentales privados de alimento o agua consumieron grandes cantidades de agua con glucosa. Los grupos que recibieron la concentración baja posterior a la privación mostraron un mayor consumo que los grupos media y alta. Esto sugiere que la privación afecta en parte, la preferencia por un tipo de concentración de azúcar.

Sin embargo, reportes experimentales demuestran que los sabores dulces y la privación pueden tener otros efectos. Capaldi (1996) y Capaldi, Sheffer y Owens (1991) señalaron que las ratas prefieren los sabores no dulces bajo la condición de alta privación. Aparentemente resulta aversivo para la rata el sabor dulce de la comida cuando las condiciones de privación son altas. Señalaron que en los humanos las comidas dulces se comen típicamente al final de una comida (como postre) en lugar del inicio, por los efectos del sabor. Pareciera que si la privación es extrema, la preferencia por otros alimentos no dulces parece incrementarse.

Kandell, Schwartz y Jessell (1995) mencionaron que el placer interviene sin lugar a dudas en las conductas motivadas como la alimentación. Por ejemplo, los humanos pueden auto-privarse para intensificar el placer que se obtiene cuando se alivia la privación. Aunque resulta complicado estudiar el placer experimentalmente en modelos animales, existen evidencias que muestran que los animales también son afectados por factores hedonistas (Cabanac, 1971). Kandell, Schwartz y Jessell (1995) señalaron que cuando los estados de hambre o sed son severos, puede beberse o comerse lo que sea a pesar de un mal

sabor. Por otro lado, argumentaron que las ratas beberán grandes cantidades de agua con azúcar a pesar de que no estén sedientas o hambrientas: una rata privada de comida pero no de agua, beberá un poco de agua, pero si el agua tiene un poco de azúcar o sacarina, la rata beberá una mayor cantidad y a pesar de que no esté muy hambrienta de todas formas beberá el agua con azúcar. Este argumento coincide con el patrón de consumo de agua con glucosa de los sujetos de los Experimentos 2 (privación de alimento) y 3 (privación de agua). A partir de estas evidencias resulta interesante investigar si las ratas, en condiciones de necesidad calórica, muestran preferencias por concentraciones altas o bajas de azúcar por su contenido energético o por sabor. Esta es la razón por la que construir un marco de referencia para el estudio de las preferencias sobre los alimentos debe contemplar todas sus propiedades. Parece que los animales discriminan entre diferentes consecuencias postingestivas a partir de las propiedades salientes de los alimentos. Capaldi (1990) advirtió que la preferencia condicionada por determinado sabor ocurre solo si se impone una demora entre el sabor y su consecuencia nutricional, que deberá necesariamente contener calorías. Por otro lado, Bolles, Hayward y Crandall (1981) mostraron que la densidad calórica es más importante que el número de calorías. Reportaron que la preferencia es mayor por un sabor asociado con 2g de una comida con 4 calorías que por un sabor asociado con 4g en una comida con 2 calorías.

Establecer las razones para argumentar una posible explicación de la modificación en la distribución del consumo de alimento, agua, agua con glucosa y calorías bajo los procedimientos de libre acceso (Experimento 1) y privación (Experimentos 2 y 3) nos lleva a contemplar diversas posibilidades. El peso corporal fue afectado únicamente en los experimentos que utilizaron privación, lo que indica que la adición de la glucosa no produce ningún efecto sobre esta medida. El consumo de alimento fue similar en los tres

experimentos: mantuvo un promedio estable durante las fases sin glucosa que disminuyó gradualmente cuando se adicionó la glucosa. Por su parte, en el consumo de agua con glucosa se observó el patrón opuesto: su consumo se incrementó gradualmente. El promedio de consumo de calorías se mantuvo estable en las diferentes fases de los experimentos con privación, mientras que en el Experimento 1 se observó un incremento en el consumo de calorías cuando se adicionó la glucosa en sus tres concentraciones durante seis días consecutivos. En base a estos resultados es posible afirmar que la privación afecta el peso corporal y el consumo posterior de alimento y agua, pero no tiene ningún efecto sobre la magnitud de las grandes bebidas de agua con glucosa y por lo tanto, en la disminución gradual del consumo de alimento. La privación produce grandes consumos de alimento o agua, pero los grandes consumos de agua con glucosa reportados en los Experimentos 2 y 3 no fueron provocados por el procedimiento de la privación, sino por la presencia de la glucosa, tal y como ocurrió en el Experimento 1, en el que no se privó a las ratas.

Adicionalmente, los resultados de los Experimentos 2 y 3 mostraron el fenómeno de auto-privación de agua o alimento respectivamente. Este fenómeno fue reportado por López-Espinoza (2001) al exponer a las ratas a periodos de privación de agua o alimento. Los animales mostraron un decremento gradual del elemento no privado. En los resultados del Experimento 2, los sujetos experimentales y controles mostraron el fenómeno de auto-privación de agua. Situación similar ocurrió en el Experimento 3, solo que los animales se auto-privaron de alimento. Estos resultados concuerdan con el proceso de regulación alimentaria, que sugiere que los animales hacen reducciones en su ingesta de alimento o agua con el fin de perder peso y conservar su equilibrio de agua (Collier, Hirsh y Kanareck, 1983).

Otro resultado interesante es la diferencia en el consumo de agua con glucosa entre hembras y machos. Las hembras presentaron mayores consumos de agua con glucosa con respecto a los machos. Estas diferencias en el consumo se han reportado anteriormente en pruebas de preferencia (Mook, 1974). Adicionalmente, Duffy y Bartoshuk (1996) y Raynor y Epstein (2001) señalaron que las mujeres son más responsivas ante los sabores dulces y amargos con respecto a los hombres y argumentaron que en esta diferencia se involucran los niveles hormonales.

Por otra parte, es probable que el cambio en el sabor del agua fuera suficiente para que los sujetos lo prefirieran sobre el alimento. Adicionalmente, el agua con glucosa les proporcionó una consecuencia postingestiva más fácil y rápida. Estas características permitieron que conforme aumentaban el consumo de agua con glucosa, los sujetos de los Experimentos 1, 2 y 3 decrementaran su consumo de alimento. En este caso, el proceso de la regulación energética puede explicar la redistribución del consumo de alimento y agua con glucosa. Estos resultados plantean algunas cuestiones interesantes sobre los modelos de regulación alimentaria.

La mayoría de los modelos de regulación involucran un mecanismo de retroalimentación negativa que sirve para mantener la homeostasis, es decir, mantiene constante el ambiente interno. Los organismos tienen mecanismos para regular un número de variables fisiológicas dentro de ciertos límites ideales para un adecuado funcionamiento. Esta regulación depende de la retroalimentación negativa: el cuerpo tiene una reserva de elementos determinada, si esta reserva disminuye se envían señales al sistema nervioso y se inicia la estimulación para comer. La mayoría de los modelos de regulación alimentaria explican de esta forma por qué un animal inicia el acto de comer y por qué lo detiene, lo único que han modificado es el nombre de la reserva que es regulada. Es así que el inicio o

final de la conducta de comer ha sido atribuido al contenido gástrico (Cannon y Washburn, 1912), a la proporción de glucosa en sangre (Mayer, 1955), a la temperatura corporal (Brobeck, 1945), a las reservas de lípidos en el cuerpo (Kennedy, 1953), o los niveles hormonales en el torrente sanguíneo (Woods, Decke y Vasselli, 1974), entre otros.

Sin embargo, algunos estudios (Mook, 1996; Ramsay, Seeley, Bolles y Woods, 1996; Woods y Seeley, 2002) han demostrado que este modelo tiene limitaciones para explicar algunas conductas de índole alimentario. Los cambios en el peso corporal de los humanos en diferentes edades y los estudios comparativos entre personas delgadas y obesas no son los mejores ejemplos para aplicar el modelo de retroalimentación negativa. Weingarten (1990) advirtió que los modelos de retroalimentación negativa como el *set point* son suficientes para explicar la regulación de la temperatura en una casa, pero resultan inadecuados para explicar cómo interactúan las funciones biológicas y las respuestas alimentarias emitidas.

Entre las limitaciones del modelo de retroalimentación negativa se señalan: 1) la necesidad de una señal de error para activar su funcionamiento; 2) su lentitud como proceso biológico; y, 3) su falta de anticipación ante constricciones ambientales. Ante estas limitaciones se han hecho otras propuestas que involucran al aprendizaje. Una de ellas es el modelo de regulación alimentaria anticipatoria (Ramsay, Seeley, Bolles y Woods, 1996). Este modelo ofrece la ventaja de activar respuestas correctivas anticipadamente ante una inminente interrupción o desequilibrio de los niveles de determinada variable que está siendo controlada. Señala que los animales aprenden a activar respuestas apropiadas en anticipación a los eventos. Sin embargo, este modelo también hace referencia a la regulación como punto central ante un desequilibrio causado por el ambiente. No obstante, nuestros resultados mostraron que los sujetos que recibieron glucosa sin privaciones

sucesivas tampoco muestran una conducta anticipatoria para evitar un inminente desequilibrio. Esto nos lleva a sugerir otra explicación.

Es innegable que en el proceso de regulación alimentaria intervienen mecanismos biológicos (por ejemplo: hormonas, jugos gástricos, neurotransmisores y otros) que se involucran en la ingestión de los alimentos e intervienen en las sensaciones de hambre y saciedad. Pero es necesario contemplar factores externos que activan a los mecanismos internos para establecer el equilibrio interno del organismo. En este sentido sugerimos que los estímulos externos participan y son determinantes para la conducta alimentaria. Mook (1996) señaló un sencillo ejemplo para sustentar nuestra afirmación: si pensamos en la última bebida que ingerimos esta mañana (un café, un vaso de leche o hasta un refresco) ¿la tomamos por tener una sensación de sed? o simplemente porque estaba disponible o porque sus propiedades fueron atractivas en determinado momento. La conducta alimentaria de un sujeto puede variar con el estrés, por el buen sabor de un alimento o por otros factores ambientales y genéticos. Es muy probable que la conducta de alimentación esté regulada por un sistema de control interno que tenga mecanismos formales de activación, pero también es probable que los estímulos externos puedan evocar diferentes respuestas que no son reguladas.

Kandell, Schwartz y Jessell (1995) indicaron que el ambiente puede afectar el estado interno del cuerpo y que los factores internos responden a los estímulos externos. Este fenómeno ocurre tanto en animales como en humanos pero con diferentes consecuencias. Posiblemente los animales como las ratas, que son estudiados bajo ambientes más estables, puedan controlar sus pesos adecuadamente, a pesar de consumir exageradas porciones de agua endulzada. Situación que no ocurre en sujetos humanos, quienes ante un cambio importante en su ingesta calórica desarrollan obesidad (Mahoney, 1974; Perpiñá, 1989). En

base a estas evidencias resulta atractivo explorar experimentalmente el nivel de actividad que las ratas emiten bajo condiciones de libre acceso y privación, pues se ha señalado que los tres factores que afectan el peso corporal son: el contenido energético de los alimentos, la ingesta y gasto de energía (Garrow, 1986).

A manera de resumen podemos señalar algunas particularidades de nuestros resultados respecto a los efectos post-privación: 1) el peso corporal se recuperó en todos los sujetos; 2) no se presentaron grandes comilonas en los sujetos experimentales; 3) se presentó el fenómeno de auto-privación (dependiendo del elemento privado); 4) se presentaron grandes bebidas en los sujetos experimentales; 5) las grandes bebidas del grupo *baja* aumentaron significativamente respecto a la línea base; y, 5) las grandes bebidas fueron mayores que las reportadas por López-Espinoza y Martínez (2001a, 2001b y 2004).

Finalmente concluimos que la conducta alimentaria puede regularse por otros factores distintos a las necesidades fisiológicas. Es evidente que las respuestas homeostáticas como comer y beber están reguladas por mecanismos innatos y aprendidos que modulan los efectos de las señales de retroalimentación que indican diversas necesidades. Anteriormente se había señalado que en los humanos, los hábitos aprendidos y los sentimientos subjetivos de placer pueden superar a las señales de retroalimentación . Por ejemplo, cuando las personas salen a comer a un restaurante y consumen un postre, aunque generalmente en casa no lo consuman (Kandell, Schwartz y Jessell, 1995). Sin embargo, nuestros resultados advierten que las ratas también pueden modificar sus respuestas alimentarias a partir de modificar las propiedades de los alimentos, superando sus señales de retroalimentación negativa. Es decir, la conducta puede anticipar fenómenos fisiológicos.

Debemos reconocer que la conducta de ingestión puede iniciarse y mantenerse desde “afuera” y no desde “adentro”. Tal y como ocurre con los hábitos de los humanos respecto al horario de comer o al número de comidas al día que consumimos (Mook, 1996; Ramsay, Seeley, Bolles y Woods, 1996; Strubbe y Woods, 2004; Woods y Seeley, 2002), o con ciertos animales carnívoros que pueden comer con rapidez no por las señales de retroalimentación que indican que la privación es intensa, sino porque sus experiencias previas y el aprendizaje les permiten asegurar su caza y no compartirla con otros animales que son vistos como competidores. El aprendizaje es un factor poderoso que puede iniciar e inclusive terminar con el acto de comer y superar las necesidades internas. En este sentido, Weingarten (1996) mencionó que la regulación energética no podría ocurrir sin la asistencia del aprendizaje.

Los resultados obtenidos de los tres experimentos reportados advierten la necesidad de alcanzar un mejor conocimiento sobre el control experimental de la conducta reguladora de la alimentación. Lo que nos lleva a profundizar en la investigación de las propiedades subyacentes de los alimentos como responsables de ciertas respuestas alimentarias. De igual forma, el estudio de procedimientos como las privaciones sucesivas de alimento o agua representa un instrumento eficaz para determinar los efectos acumulativos de la restricción, como los efectos post-privación. Es evidente que el análisis experimental de la alimentación humana puede guiarse mediante el desarrollo de modelos animales. Es por ello que nuestros resultados aportan un conocimiento novedoso relacionado directamente con el uso de dietas con diferentes contenidos energéticos como herramientas de control de los desórdenes alimentarios.

Referencias

- Adlerstein, A. y Fehrer, E. (1955). The effect of food deprivation on exploratory behavior in a complex maze. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 250-253.
- Baker, R. A. (1955). The effects of repeated deprivation experience on feeding behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 37-42.
- Beatty, D. (1978). Brief communication: Operant responding in rats with dietary obesity. *Physiology and Behavior*, 21, 671-672.
- Bindra, D. (1947). Water-hoarding in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 40, 149-156.
- Bindra, D. (1948). The nature of motivation for hoarding food. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 41, 211-218.
- Bindra, D. (1974). A motivational view of learning, performance and behavior modification. *Psychological Review*, 81, 199-213.
- Blundell, J. E. (1984). Serotonin and appetite. *Neuropharmacology*, 22, 1537-1551.
- Bolles, R. C. 1970. Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48.
- Bolles, R. C. (1983). *Teoría de la motivación*. México: Trillas.
- Bolles, R. C. (1990). A functionalistic approach to feeding. En E. D. Capaldi, y T. L. Powley (eds.). *Taste, experience & feeding: Development and learning*. USA: American Psychological Association.
- Bolles, R. C., Hayward, L. y Crandall, C. (1981). Conditioned taste preferences based on caloric density. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 59-69.

- Booth, D. (1990). Learned tastes in eating motivation. En E. D. Capaldi, y T. L. Powley (eds.). *Taste, experience & feeding: Development and learning*. USA: American Psychological Association.
- Brobeck, J. R. (1945). Effects of variations in activity, food intake, and environmental temperature on weight gain in albino rat. *American Journal of Physiology*, 143, 1-5.
- Brobeck, J. R. (1960). Food and temperature. *Recent progress in hormone research*, 16, 439-466.
- Cabanac, M. (1971). Physiological role of pleasure. *Science*, 173, 1103-1107.
- Cambraia, R. P. B., Vannucchi, H. y De-Oliveira, L. M. (1997). Food intake and weight of lactating rats maintained on different protein-calorie diets, and pup growth. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 30, 985-988.
- Cannon, W. B. y Washburn, A. L. (1912). An explanation of hunger. *American Journal of Physiology*. 29, 441- 454.
- Capaldi, E. D. (1996). Conditioned food preferences. En E. D Capaldi (ed). *Why we eat what we eat*. USA: American Psychological Association, 53-80.
- Capaldi, E. D., Campell, D. H., Sheffer, J. D. y Bradford, J. P. (1987). Conditioned flavor preferences based on delayed caloric consequences. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 13, 150-155.
- Capaldi, E. D., Owens, J. y Palmer, K. A. (1994). Effects of food deprivation on learning and expresión of flavor preferentes condicioned by saccharin or sucrose. *Animal Learning & Behavior*, 22, 173-180.
- Carlson, N. R. (1977). *Fisiología de la conducta*. México: Compañía Editorial Continental.
- Carper, J. y Polliard, F. (1953). A comparison of the intake of glucose and saccharin solutions in conditions of caloric need. *American Journal of Psychology*, 66, 479-482.

- Castonguay, T. W., Hirsch, E. y Collier, G. (1981). Palatability of sugar solutions and dietary selection? *Physiology and Behavior*, 27, 7-12.
- Clark, F. C. (1958). The effect of deprivation and frequency of reinforcement on variable-interval responding. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 1, 221-227.
- Collier, G., Hirsh, E. y Kanareck, R. (1983). La operante vista de Nuevo. En W. K. Honig, y J. E. R. Staddon (eds.). *Manual de conducta operante*. México: Trillas.
- Corwin, R. L. y Buda-Levin, A. (2002). (2004) Behavioral models of binge-type eating *Physiology and Behavior*, 82, 123-130.
- Corwin, R. L., Wojnicki, F. H. E., Fischer, J. O., Dimitrou, S. G., Rice, H. B. y Young, M. A. (1998). Limited access to a dietary fat option affects ingestive behavior but not body composition in male rats. *Physiology and Behavior*, 65, 545-553.
- Davis, J. D. y Levine, M. W. (1977). A model for the control of ingestion. *Psychological Review*, 84, 379-412.
- Del Prete, E., Balkowski, G. y Scharrer, E. 1994). Meal pattern of rats during hyperphagia induced by long-term food restriction is affected by diet composition *British Journal of Nutrition*, 23, 79-86.
- Dimitrou, S. G., Rice, H. B. y Corwin, J. (2000). Effects of limited access to a fat option on food intake and body composition in female rats. *International Journal of Eating Disorders*. John Wiley & son's Inc.
- Donnelly, C. P.; Trites, A. W. y Kitts, D. D. (2003). Effects of feeding Pollock and herring on the growth and reproductive success of stellar sea lions (*Eumetopias jubatus*) insights from feeding experimental using on alter nature animal model, *Rattus norvegicus*. *British Journal of Nutrition* 89: 71-2.

- Duffy, V. B. y Bartoshuk, L. M. (1996). Sensory factors in feeding. En E. D Capaldi (ed). *Why we eat what we eat*. USA: American Psychological Association, 143-171.
- Fay, J. C., Miller, J. D. y Harlow, H. F. (1953). Incentive size, food deprivation and food preference. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46, 13-15.
- Finger, F. W. (1951). The effect of food deprivation and subsequent satiation upon general activity in rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44, 557-564.
- Galef, B. G. (1986). Social interactions modifies learned aversions, sodium appetite, and both palatability and handling-time induced dietary preference in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 100, 432-439.
- Galef, B. G. (1996). Social influences on food preferences and feeding behavior of vertebrates. En E. D Capaldi (ed). *Why we eat what we eat*. USA: American Psychological Association, 207-231.
- Galef, B. G. y Whiskin, E. E. (2001). Effects of caloric, protein, and sodium deprivation on the affiliative behavior of Norway rats (*rattus novergicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 115, 192-195.
- Garfinkel, P. E., Garner, D. M. y Goldbloom, D. S. (1987). Eating disorders: Implications for the 1990's. *Journal of Psychiatry*, 32, 624- 631.
- Garrow, J. S. (1986). Physiological aspects of obesity. En K. D. Brownell y J. P. Foreyt (Eds.), *Handbook of eating disorders*. New York: Basic Books., Publishers,45-62.
- Grossman, S. P. (1972). Neurophysiologic aspects: Extra hypothalamic factors in the regulation of food intake. *Advances in Psychosomatic Medicine*, 7, 49-72.
- Guttman, N. (1954). Equal-reinforcement values for sucrose and glucose solutions compared with equal sweetness values. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 358-361.

- Hagan, M., M. y Moss, D. E. (1997). Persistence of binge-eating patterns after a history of restriction with intermittent bouts of refeeding on palatable food in rats: Implications for bulimia nervosa. *International Journal of Eating Disorders*, 22, 411-420.
- Hamilton, L. W., Timmons, C. R. y Lerner, S. M. (1980). Caloric consequences of sugar solutions: A failure to obtain gustatory learning. *American Journal of Psychology*, 93, 387-407.
- Hirsch, E., Duboise, C. y Jacobs, H. L (1982). Overeating, dietary selection patterns and sucrose intake in growing rats. *Physiology and Behavior*, 28, 819-833.
- Iwasaki, S., Inoue, K., Kiriike, N. y Hikiji, K. (2000). Effect of maternal separation on feeding behavior of rats in later life. *Physiology and Behavior*, 70, 551-556.
- Janowitz, H. D., Hanson, M. E. y Grossman, M. I. (1949). Effects of intravenously administered glucose on food intake in the dog. *American Journal of Physiology*, 156, 87-91.
- Kandell, E. R., Schwartz, J. H. y Jesell, T. M. (1995). *Principles of neural science* (3era ed.). New York: Elsevier.
- Keel, P. K. y Klump, K. L. (2003). Are eating disorders culture-bound syndromes? Implications for conceptualizing their etiology. *Psychological Bulletin*, 129, 747 – 769.
- Keesey, R. E. (1986). A set-point theory of obesity En K. D. Brownell y J. P. Foreyt (Eds.), *Handbook of eating disorders*. (pp. 63-87) New York: Basic Books., Publishers.
- Kennedy, G. C. (1953). The role of depot fat in the hypothalamic control and hormones during growth. *Annals of New York Academy of Sciences*, 157, 1049-1060.
- Korner, J. y Aronne, L. J. (2003). The emerging science of body weight regulation and its impact on obesity treatment. *Science*, 228, 217-244.
- Lane, M. A., Ingram, D. K. y Roth, G. S (1999). Nutritional modulation on aging in nonhuman primates. *The Journal of Nutrition, Health y Aging*, 3, 69-78.

- Lawrence, D. H. y Masson, W. A. (1955). Food intake in the rat as a function of deprivation intervals and feeding rhythms. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 267-271.
- Le-Magnen, J. y Devos, M. (1982). Daily body energy balance in rats. *Physiology and Behavior*, 29, 807-811.
- Levin, B. E. y Dunn-Meynell, A. A (2000). Defence of body weight against chronic caloric restriction in obesity prone and resistant rats. *American Journal of Physiology. Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 278, 231-237.
- Lewis, J. A. (1994). *Addictions*. Maryland: An Aspen Publication.
- Lichtenstein, P. E. (1958). The relative sweetness of sugars: sucrose and dextrose. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 38, 278-286.
- López-Espinoza, A. (2001). *Efectos de la privación de agua y comida sobre el peso corporal y el consumo de alimento y agua en ratas albinas (Rattus norvegicus)*. Tesis de maestría inédita, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- López-Espinoza, A. (2004a). El fenómeno alimentario: ¿un problema biológico o psicológico?. *Cuadernos de Nutrición*, 27, 173-177.
- López-Espinoza, A. (2004b). *Análisis experimental de los efectos post-privación. Una propuesta para el control de la gran comilona en ratas albinas (Rattus norvegicus)*. Tesis doctoral inédita, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- López-Espinoza, A. y Martínez, H. (2001a). Efectos de dos programas de privación alimentaria sobre el peso corporal de ratas Wistar. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 27, 35-46.

- López-Espinoza, A. y Martínez, H. (2001b). Efectos de dos programas de privación parcial sobre el peso corporal y el consumo total de agua y comida en ratas. *Acta Comportamentalia*, 9, 5-17.
- López-Espinoza, A. y Martínez, H. (2004). Cambios en el patrón alimentario como efecto de la privación de agua o alimento en ratas en crecimiento. *International Journal of psychology and psychological therapy*, 4, 93-104.
- López-Espinoza, A., Ríos, A. y Soto, M. A. (2004). Efectos de la privación de agua en un programa de reforzamiento IV5' sobre el peso corporal consumo de agua y alimento en ratas. *Acta Comportamentalia*, 12, 157-170.
- Lowe, M. R. (1993). The effects of dieting on eating behavior: a three factor model. *Psychological Bulletin*, 114, 100-121.
- Loy, I. y Hall, G. (2002). Taste aversion after ingestion of lithium chloride: An associative analysis. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 55B(4), 365-380.
- Mancilla, J. M. y Pérez, B. E. (1997). Serotonina-Conducta alimentaria. *Revista Mexicana de Psicología*, 9, 143-150.
- McFarland, D. F. (1973). Stimulus relevante and homeostasis. En R.A. Hinde y J. Stevenson-Hinde (eds.). *Constraints of learning: limitations and predispositions*. New York: Academy Press.
- Mahoney, M. (1974). *Cognición y modificación de conducta*. México : Trillas.
- Mathis, C. E., Jonhson, D. F. y Collier, G. H. (1995). Procurement time as a determinant of meal frequency and meal duration. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 63, 295-311.
- Mayer, J. (1955). Regulation of energy intake and body weight. The glucostatic theory and the lipostatic hypothesis. *Annals of the New York Academy of sciences*, 63, 15-43.
- Milton, K. (1993). Dieta y evolución de los primates. *Investigación y Ciencia*, 12, 56-63.

- Mondragón, E. y Hall, G. (2002). Analysis of the perceptual learning effect in flavor aversion learning: Evidence for stimulus differentiation. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 55B(2), 153-169.
- Mook, D. G. (1974). Saccharin preference in the rat: some unpalatable findings. *Psychological Review*, 81, 475-490.
- Mook, D. G. (1996). Biological motives: hunger and thirst. En D.G. Mook (ed). *Motivation*. Nueva York: W.W. Norton & Company, 57-110.
- Nisbett, R. (1972). Hunger, obesity, and the ventromedial hypothalamus. *Psychological Review*, 79, 433-453.
- Perpiñá, C. (1989). Trastornos alimentarios: de los problemas en los criterios diagnóstico al esbozo de un nuevo modelo para su conceptualización. *Revista Española de Terapia del Comportamiento*, 7, 199-219.
- Polivy, J. y Herman, P. (1985). Dieting and bingeing: A causal analysis. *American Psychologist*, 40, 193 – 201.
- Ramachandran, R. y Pearce, J. M. (1987). Pavlovian analysis of interactions between hunger and thirst. *Journal of Experimental Psychology*, 13, 182-192.
- Ramsay, D. S., Seeley, R. J., Bolles, R. C. y Woods, S. C. (1996). Homeostasis: the primacy of learning. En E.D Capaldi (ed). *Why we eat what we eat*. USA: American Psychological Association, 11-27.
- Raynor, H. A. y Epstein, L. H. (2001). Dietary variety, energy regulation, and obesity. *Psychological Bulletin*, 127, 325-341.
- Reid, L. S. y Finger, F. W. (1955). The rats adjustment to 23-hour food-deprivation cycles. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 110-113.

- Richter, C. P. (1927). Animal behavior and internal drives. *Quarterly Review of Biology*, 2, 307-343.
- Rolls, B. J., Rowe, E. T. y Rolls, E. T. (1982). How sensory properties of food affect human feeding behavior. *Physiology and Behavior*, 29, 409-417.
- Rothschild, G. H. (1971). Patterns of concentration preference for glucose and sodium chloride in rats. *The psychological record*, 21, 487-496.
- Rozin, P. Kalat, J. W. (1971). Specific hungers and poisoning as adaptive specializations of learning. *Psychological Review*, 78, 459-486.
- Sahakian, W. S. (1987). *Historia y sistemas de la psicología*. Madrid: Tecnos, S.A.
- Schwartz, M. (1978). *Physiological psychology*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.
- Sclafani, A. (1990). Nutritionally based learned flavor preferences. En E. D. Capaldi, y T. L. Powley (eds.). *Taste, experience & feeding: development and learning*. USA: American Psychological Association.
- Secor, S. M. y Diamond, J. (1998). A vertebrate model of extreme physiological regulation. *Nature*, 395, 659-662.
- Sheffield, F. D. y Thornton, R. (1950). Reward value of a non-nutritive sweet taste. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 43, 471-481.
- Siegel, P. S. (1961). Food intake in the rat in relation to the dark-light cycle. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 54, 294-301.
- Siegel, P. S. y Stuckey H. L. (1947). The diurnal course of water and food intake in the normal mature rat. *The Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 40, 365-370.
- Staddon, J. E. R. (2001). *Adaptive dynamic. The theoretical analysis of behavior*. Massachusetts Institute of Technology.

- Staddon, J. E. R. (2003). *Adaptive behavior and learning*. (Internet ed.). Nueva York: Cambridge University Press.
- Staddon, J. E. R. y Zanutto, B. S. (1998). In praise of parsimony. En D. L. Wynne y J. E. R. Staddon (eds.). *Models of action*. USA: Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Stellar, E. y Hill, J. H. (1952). The rat's rate of drinking as a function of water deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 96-102.
- Strubbe, J. H. y Woods, S. C. (2004). The timing of meals. *Psychological Review*, 111, 148-121.
- Subcommittee on Laboratory Animal Nutrition, Committee of Animal Nutrition, Board on Agriculture, National Research Council. (1995). *Nutrient Requirements of Laboratory En línea* : National Academies Press.
- Teitelbaum, P. y Campell, B. A. (1958). Ingestion patterns in hyperphagic and normal rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51, 135-141.
- Teitelbaum, P. y Epstein, A. N. (1962). The lateral hypothalamic syndrome: recovery of feeding and drinking after lateral hypothalamic lesions. *Psychological Review*, 69, 74-90.
- Treit, D. Spetch, M. L., y Deutsch, J. A. (1982). Variety in the flavor of food enhances eating in the rat: a controlled demonstration. *Physiology and Behavior*, 30, 207-211.
- Valenstein, E. (1967). Selection to a nutritive and nonnutritive solutions under different conditions of need. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 429-433.
- Verplanck, W. S. y Hayes, J. R. (1953). Eating and drinking as a function of maintenance schedules. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46, 327-333.
- Weingarten, H. P. (1990). Learning, homeostasis and control of feeding behavior. En E. D. Capaldi, y T. L. Powley (eds.). *Taste, experience & feeding: development and learning*. USA: American Psychological Association.

- Woods, S., Decker, E. y Vasselli, J. R. (1974). Metabolic hormones and regulation of body weight. *Psychological Review*, 81, 26-43.
- Woods, S. C. y Seeley, R. J. (2002). Hunger and energy homeostasis. En R. Gallistel y H. Pashler (eds). *Steven's handbook of experimental psychology*. Nueva York: John Wiley & Son's, 633-668.
- Wurtman, J. J. y Wurtman, R. (1978). Fenfluramina and other serotonergic drugs depress food intake and carbohydrate consumption while sparing protein consumption. *Current Medical Research and Opinion*, 6, 28-33.
- Wurtman, J. J. y Wurtman, R. (1979). Drugs that enhance central serotonergic transmission diminish elective carbohydrate consumption bay rats. *Life Sciences*, 24, 895-904.
- Young, P. T. (1941). The experimental analysis of appetite. *Psychological Bulletin*, 38, 129-164.
- Young, P. T. (1948a). Appetite, palatability and feeding habit: a critical review. *Psychological Bulletin*, 45, 289-320.
- Young, P. T. (1948b). Studies of food preferences, appetite and dietary habit. VII Palatability as related to learning and performance. *The Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 40, 37-72.
- Young, P. T. y Shuford, E. H. (1955). Quantitative control of motivation through sucrose solutions of different concentrations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 114-118.