

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

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



**“EFECTOS DEL ESTRÉS CRÓNICO INCONTROLABLE SOBRE LA
CONDUCTA ALIMENTARIA EN RATAS: Una evaluación de las predicciones de la
Teoría de la Ecología Conductual.”**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO: OPCIÓN EN
ANÁLISIS DE LA CONDUCTA**

PRESENTA:

MARINA LILIANA GONZÁLEZ TORRES

Director: Dr. Cristiano Valerio dos Santos

Asesor: Dr. Carlos Javier Flores Aguirre

Guadalajara, Jalisco. Octubre de 2012

AGRADECIMIENTOS

Todo mi reconocimiento y agradecimiento al Dr. Cristiano Valerio dos Santos por su constante interés y apoyo en mi formación académica, es un gran ejemplo como profesor e investigador.

Agradezco también al Dr. Carlos Flores por sus aportaciones a este trabajo y a mi conocimiento sobre el análisis experimental de la conducta.

Extiendo mi agradecimiento a otros profesores e investigadores tanto del CEIC como de la Universidad Autónoma de Aguascalientes que han influido de alguna manera en mi interés y aprendizaje en la psicología experimental, y en general en la investigación científica.

Por último quiero darle muy sinceramente las gracias a todos aquellos amigos y compañeros que compartieron conmigo esos momentos, en especial a Maryed, Cristina, Rebeca, Luis y Alex por su sincera amistad y apoyo incondicional. Así como a Jonathan y Rodrigo que en más de alguna ocasión me ayudaron cuando tuve algún contratiempo.

Dedico este trabajo muy especialmente a mis padres Mary y Benjamín porque ellos me han enseñado a ser lo que soy, y mis logros son también suyos. A mi compañero de vida José Luis Nieves por motivarme a realizar este proyecto y por los esfuerzos que realizó junto conmigo para que esto fuera una realidad.

ÍNDICE

Resumen.....	6
Capítulo 1. Introducción.....	8
La conducta alimentaria.....	9
La conducta alimentaria de la rata en ambientes naturales.....	9
Estudios experimentales de la conducta alimentaria en ratas.....	13
Medidas empleadas para el estudio de la conducta alimentaria.....	18
El estrés.....	20
Modelos animales de conducta alimentaria y estrés.....	25
Los choques eléctricos como estresor.....	30
Una teoría explicativa de los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria: la ecología conductual.....	34
Conducta de forrajeo y riesgo de predación.....	36
Planteamiento del problema	39
Capítulo 2. Experimento 1.....	42
Introducción.....	43
Método.....	45
Sujetos.....	45
Aparatos.....	45
Procedimiento.....	46

Resultados.....	49
Discusión.....	57
Capítulo 3. Experimento 2.....	64
Introducción.....	65
Experimento 2a.....	66
Método.....	66
Sujetos.....	66
Aparatos.....	66
Procedimiento.....	67
Resultados.....	68
Discusión.....	73
Experimento 2b.....	75
Método.....	75
Sujetos.....	75
Aparatos.....	75
Procedimiento.....	75
Resultados.....	77
Discusión.....	82
Capítulo 4. Experimento 3.....	87
Introducción.....	88
Método.....	89
Sujetos.....	89
Aparatos.....	89
Procedimiento.....	90

Resultados.....	90
Discusión.....	95
Capítulo 5. Experimento 4.....	101
Introducción.....	102
Método.....	105
Sujetos.....	105
Aparatos.....	105
Procedimiento.....	106
Resultados.....	109
Discusión.....	118
Capítulo 6. Discusión general.....	126
Anexos.....	138
Referencias.....	142

RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue evaluar las predicciones de la ecología conductual sobre los efectos del estrés crónico incontrolable en el patrón alimentario de ratas, permitiendo investigar algunas variables que desde esta perspectiva podrían resultar relevantes. Se evaluó el efecto de choques eléctricos inescapables, como estresor crónico, sobre el peso corporal, consumo de alimento y agua en ratas albinas. El Experimento 1 tuvo como objetivo evaluar el efecto de la incontrolabilidad del estresor aplicado de forma crónica sobre la conducta alimentaria de ratas macho de la cepa *Wistar*. En el Experimento 2 se indagó si el momento de aplicación del estímulo aversivo, en este caso descargas eléctricas, y el periodo en el que el alimento está disponible (luz u oscuridad) afecta diferencialmente la conducta alimentaria. El Experimento 3 pretendía evaluar el efecto del estrés crónico incontrolable sobre la conducta alimentaria de ratas macho cuando el alimento está disponible en el mismo contexto donde ocurrió previamente el estresor. Finalmente, se diseñó el cuarto experimento con el objetivo de evaluar el efecto de choques eléctricos inescapables sobre el patrón de consumo de alimento en ratas durante el periodo de oscuridad a través de un programa simulador de forrajeo. Los resultados generales fueron disminución del consumo de alimento, agua y ganancia de peso corporal durante la exposición al estrés. Además, se observó que los efectos del estrés fueron mayores cuando el estresor fue incontrolable, cuando fue administrado antes del periodo de alimentación, y cuando el alimento estuvo disponible durante el periodo de oscuridad, así como cuando el contexto de alimentación fue el mismo que el contexto donde ocurría previamente el estresor. El último experimento permitió hacer descripciones más finas de los cambios en el patrón alimentario de las ratas, entre ellas se encontró que cuando los choques son administrados al azar durante todo el periodo de alimentación (12 horas), y cuando ocurren

sólo en el componente donde obtienen el alimento, las ratas disminuyeron la duración y tamaño de las comidas sin modificaciones en la frecuencia, mientras que cuando los choques ocurren en el componente (procuramiento) que les da acceso al componente de forrajeo, los sujetos disminuyeron la frecuencia de comidas y no tanto la duración y el tamaño de cada una de ellas. Adicionalmente, los efectos fueron observados sólo durante los primeros cinco días de exposición al estrés y las modificaciones que corresponden a la dirección que propone el modelo de la ecología conductual fueron observadas sólo en la primer comida. Los resultados son discutidos desde el modelo de la ecología conductual, particularmente de la hipótesis del cambio regulatorio y de la paradoja de asignación de riesgos.

Palabras clave:

Conducta alimentaria, estrés crónico, ecología conductual, riesgo de predación, forrajeo.

INTRODUCCIÓN

Introducción

La conducta alimentaria

El fenómeno alimentario, definido como el comportamiento relacionado con la ingesta de alimentos, los hábitos de alimentación, la búsqueda y selección de alimentos que se ingieren y las cantidades ingeridas de ellos (Osorio, Weisstaub, & Castillo, 2002), se ha estudiado experimentalmente mediante la evaluación del peso corporal y del patrón alimentario, lo cual incluye, entre otras medidas, la duración de los periodos de alimentación, los intervalos entre esos periodos y la ingesta promedio en un periodo (Perpiñá, 1989).

En el caso de la conducta alimentaria, resulta difícil su estudio en humanos, en muchas ocasiones por el control de variables, tales como niveles de privación, historia del sujeto, entre otros. Así, los modelos animales son en algunos casos la herramienta más viable para estudiar algunos fenómenos, sobre todo, cuando no es posible utilizar modelos humanos.

La conducta alimentaria de la rata en ambientes naturales

Los roedores son normalmente alimentados con chow en pellets en condiciones de laboratorio, y en muchas ocasiones bajo un programa de alimentación de acceso libre, en el que el animal tiene siempre la comida y el agua disponibles. Sin embargo, esto no ocurre en el ambiente natural de la rata.

Las ratas salvajes tienen acceso a una gran variedad de alimentos, entre ellos aves pequeñas o mamíferos, algunas comen caracoles, y las que viven en las orillas de los arroyos pueden comer pescado. Las que viven en campos de agricultura se alimentan más comúnmente de granos de trigo o de otras plantas, aunque rápidamente aceptan alimentos

alternativos recientemente disponibles, tales como hojas de col o carne cruda (Barnett, 2005). Morton (2002) apunta que los roedores, usados como mascotas por ejemplo, consumen también una gran variedad de alimentos, como granos, productos lácteos, vegetales, frutas, y varios productos cárnicos. Adicionalmente señala que el consumo de agua dependerá del tipo de alimento que se esté consumiendo, y será menor cuando el contenido de agua en el alimento sea alto.

En un entorno estable, las ratas salvajes comen la mayor parte de su alimento en la oscuridad, unos pocos gramos a la vez, a intervalos regulares. En el corto plazo, las ratas adultas pueden ajustar estos alimentos para mantener una temperatura corporal y un peso estable, pero crecen lentamente a lo largo de la mayor parte de su vida adulta, hasta llegar a unos 700 gramos en las condiciones más favorables (Barnett, 2005) y el consumo de alimento proporcional al peso de la rata es mayor en las etapas tempranas, y luego se reduce cuando llega a la madurez sexual (Clifton, 2005).

Otra actividad importante que realizan las ratas en ambientes naturales como parte de su conducta alimentaria y para proveerse de la cantidad de energía necesaria para sobrevivir y realizar otras conductas es la selección de alimentos, la cual está influenciada por el sabor, olor o la textura. Las ratas favorecen mezclas dulces, si contienen azúcar o sacarina. Las ratas silvestres también prefieren harina de trigo finamente dividido a los granos enteros. Algunos aceites comestibles, como el cacahuete, aumentan la aceptación de granos, pero el ácido butírico o aceite de anís es un elemento de disuasión (Barnett, 2005).

De forma natural, las ratas tienden a rechazar los alimentos novedosos (neofobia), además la demora para iniciar a comer el alimento novedoso es mayor si la comida está en un contenedor desconocido. Sin embargo, con el tiempo las ratas comienzan a muestrear la

comida y se intercalan con episodios de evitación del alimento y pruebas de él, como si el "miedo" y la "curiosidad" (o el hambre) se opusieran (Barnett, 2005).

Una característica destacada de la selección de alimentos en ratas es su capacidad para adquirir aversiones, debido a los efectos internos de los alimentos. En el caso de que el alimento novedoso que ha sido muestreado contenga un veneno, la primera pequeña cantidad tomada puede causar enfermedad pero no ser letal y entonces el animal deja de comer. El valor de supervivencia de la neofobia, combinado con aversiones adquiridas a alimentos envenenados, se ha observado en muchos experimentos de campo. Para los psicólogos experimentales, tales aversiones tienen dos características inesperadas: 1) las aversiones surgen de una experiencia única, y no de varios ensayos como en otros aprendizajes; y 2) el intervalo entre la ingestión de un veneno y el desarrollo de la enfermedad puede ser de varias horas, lo cual es un ejemplo de aprendizaje después de una gran demora (Barnett, 2005).

La adquisición de una aversión es el anverso de la capacidad de elegir los alimentos dietéticos favorables (autoselección), que también ha sido ampliamente analizados en experimentos de ratas domésticas. La importancia de los muestreos de alimentos es evidente cuando se les ofrece una amplia variedad de alimentos como en los experimentos de tipo cafetería, donde las mezclas de alimentos son de diferentes valores nutricionales. Se ha reportado también que los animales con una nutrición deficiente tienden a elegir alimentos desconocidos y así hacer la búsqueda de la mejor opción más probable (Barnett, 2005).

Por otra parte, en el medio silvestre, el alimento puede ser escaso o abundante, y las ratas deben forrajear, lo cual les toma tiempo para que puedan ingerir las cantidades adecuadas de energía. Interesantemente, algunos autores han señalado (e.g. Morton 2002)

que al parecer las ratas prefieren trabajar por su comida que obtenerla gratuitamente, como cuando se les da alimento tanto en un depósito como en el piso, ellas prefieren forrajear a tomar todo el alimento del mismo depósito. Además, ellas parecen preferir presionar una palanca para obtener el alimento, en lugar de tomar el alimento que está frente a ellas, y quitar la cáscara de las semillas de girasol a comer una ya preparada. Esta conducta es conocida como contra-free-loading (Inglis et al, 1997). Adicionalmente, Clifton (2005) señaló que la condición de alimentación *ad libitum* puede no ser la ideal para estudios experimentales a largo plazo. La restricción alimentaria moderada reduce la obesidad, aumenta la longevidad y disminuye la incidencia de neoplasias (Koolhaas, 1999, citado en Clifton, 2005) y pueden estar justificadas por razones de bienestar para una amplia gama de estudios.

Ahora bien, esa búsqueda de alimento o forrajeo implica además de tiempo y gasto de energía, la exposición a peligros como, por ejemplo, el predador y la presa pueden forrajear en el mismo lugar. A partir de esto se ha explicado que el patrón alimentario de las ratas puede ser producto de una adaptación a estas cuestiones de peligro, por ejemplo el mayor forrajeo y consumo de alimento durante el periodo de oscuridad (Fanselow, Lester & Helmstetter, 1988). Además, muchos roedores almacenan alimento en despensas subterráneas en el medio natural, quizá como otra medida de reducción al peligro (Morton, 2002).

En el patrón alimentario de la rata en ambiente natural entonces, además de ocurrir casi en su totalidad en el periodo de oscuridad, se ha reportado una tendencia a alimentarse a alta intensidad durante períodos relativamente cortos, característica también observada en muchas especies de mamíferos pertenecientes a grupos tan diversos como los primates, carnívoros, rumiantes y otros roedores. Estos periodos de intenso comportamiento de

alimentación se denominan habitualmente "comidas", aunque se ha hipotetizado que las comidas son simplemente epifenómenos resultante de la disponibilidad de alimentos irregular en el medio ambiente. Sin embargo, las ratas en un ambiente de laboratorio con comida y agua disponible continuamente también estructuran su consumo en una secuencia de comidas (Clifton, 2005).

Debido al mayor control de variables en laboratorio, en comparación con los estudios de campo o en ambientes naturales, y dado que es más fácil registrar los patrones alimentarios en los estudios de laboratorio, este último tipo de estudios es más usado para el análisis experimental de la conducta alimentaria, pero siempre debe tenerse en cuenta las condiciones artificiosas de dichos estudios cuando se pretende generalizar los hallazgos.

Estudios experimentales de la conducta alimentaria en ratas

El primer estudio experimental sobre la conducta alimentaria fue realizado en 1912 por Cannon y Washburn. Dichos autores señalaron que el acto de comer era controlado por dos mecanismos: biológico y psicológico. Las manifestaciones de esos mecanismos fueron identificadas por dos estados definidos como "hambre" y "apetito" respectivamente.

A partir de sus estudios, se inició el estudio experimental de conductas involucradas en el acto de comer, tales como la selección y búsqueda de comida (Bindra, 1947, 1948; Galef, 1986; Sclafani, 1990), el tamaño de las porciones consumidas (Rozin, Kabnick, Pete, Fischler & Shields, 2003), la preferencia por determinados sabores o contenidos nutricionales (Sclafani, 1990; Treit, Spetch & Deutsch, 1982; Young, 1948a, 1948b), entre otros.

La conducta alimentaria puede además ser evaluada bajo condiciones distintas, como las de libre acceso, privación o restricción, dependiendo del objetivo experimental. Richter (1927) fue probablemente el primero en investigar la conducta alimentaria de las ratas en condiciones de libre acceso. Esa condición se ha utilizado para describir el patrón alimentario de la rata en general, y en situaciones normales de laboratorio (Baker, 1955; Richter, 1927; Siegel & Stuckey, 1947, entre otros). Posteriormente ha sido utilizada para observar variaciones en ese patrón alimentario, es decir, como una medida de línea base de cualquier experimento que pretenda evaluar cambios en el patrón alimentario.

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 (Collier, Hirsh & Kanareck, 1983). En la condición de libre acceso, se proporciona al animal una comida nutritivamente completa y agua. Bajo esas condiciones, Richter (1927) reportó que las ratas realizan en promedio de cinco a diez comidas al día y beben aproximadamente el 75% de su ración de agua diaria durante la noche. Además, las ratas consumen el 70% de alimento durante las 12 horas de oscuridad (Siegel & Stuckey, 1947). Díaz y Bruner (2007) registraron además la frecuencia y la duración de los episodios de comida, y observaron que la frecuencia de comidas es mucho mayor en el periodo de oscuridad (22) que en el de luz (6) aunque la duración de cada episodio de comida es menor (2 minutos) durante la oscuridad que durante el periodo de luz (4 minutos), lo que explica el mayor consumo global durante el periodo de oscuridad. El intervalo entre los episodios de comer durante el periodo de luz (110 min) fue más largo que durante la oscuridad (30 min).

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 lengüetada. Reportaron que la rata lame

unas 6 veces por segundo el bebedero y que en cada lengüetada toma de 0.004 a 0.005 cc. Afirmaron que 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 alimento. Richter (1927) mencionó que las ratas beben aproximadamente el 75% de su ración de agua diaria durante la noche. Finalmente, Diaz y Bruner (2007) también registraron los episodios de beber además de los de comer y estudiaron la relación que había entre ellos, encontrando que el número de los episodios de beber es mayor que los de comer, y también son mayores en el periodo de oscuridad (24) que en el de luz (10), aunque la duración de éstos episodios de beber (0.5 min) es menor que los de comer (2 min). El intervalo entre episodios de beber también fue mayor en el periodo de luz (55 min) que durante el periodo de oscuridad (31). Un dato importante fue que observaron una secuencia clara entre el comer y beber, siendo altamente probable que un episodio de comer fuera seguido por uno de beber.

Estos datos son útiles para la planeación de experimentos. Por ejemplo, cuando se pretende hacer manipulaciones sin variar tanto el patrón alimentario, pueden considerarse los horarios del patrón de alimento de las ratas, para introducir variaciones en otros momentos y observar lo que ocurre con el patrón original. En el estudio del patrón alimentario, la privación es un método experimental que consiste en retirar el alimento y/o agua durante un periodo de tiempo determinado, o bien proporcionar una cantidad de alimento y/o agua inferior al que generalmente se consume en condiciones de libre acceso, que en este caso será llamado restricción.

El periodo de tiempo durante el cual se aplica la privación o restricción de alimento puede ser variable y se relaciona con el objetivo experimental. Algunos investigadores utilizan periodos de horas (Baker, 1955; Lawrence & Mason, 1955; Reid & Finger, 1955),

días (Baker, 1955; Lawrence & Mason, 1955; López-Espinoza & Martínez, 2001a, 2001b) o ciclos (Young, 1948a, 1948b) para medir los efectos a corto y largo plazo de la privación.

Cuando se comparan las condiciones de libre acceso y de privación, se observa que en periodos de privación, el peso corporal disminuye gradualmente y el nivel de actividad se incrementa durante la hora previa al acceso de alimento (Reid & Finger, 1955), el consumo de alimento se incrementa durante los periodos de disponibilidad (Lawrence & Mason, 1955) y el efecto sobre la ingesta depende del tiempo de privación: mientras más severo sea el programa de privación, menor será la tasa de ingestión de comida (Baker, 1955).

Sin embargo, las modificaciones del patrón alimentario no se dan sólo durante la privación. Diversos estudios han señalado los efectos que se producen sobre el patrón alimentario de las ratas cuando finaliza un programa de privación (post-privación) (Lawrence & Mason, 1955; Reid & 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 y que la cantidad consumida era insuficiente para compensar las deficiencias nutricias provocadas por el periodo de privación. Collier, Hirsch y Kanareck (1983) reportaron que durante ese periodo el consumo de alimento inicia con un incremento súbito, luego 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. Esos efectos dependen de las condiciones del programa de privación. Siegel (1961) observó que los animales comían relativamente poco al finalizar un periodo de privación matutina de 4 horas, mientras que tras privaciones nocturnas de la misma duración, los animales

aumentaban su consumo al finalizar la privación, comparado también con el consumo del grupo control.

Los efectos observados, en general, durante el periodo post-privación son: a) recuperación gradual del peso corporal, b) gran comilona y gran bebida, que se refieren al aumento del consumo de alimento y agua respecto a las mediciones previas a la privación. (López-Espinoza, 2001; 2004a; 2004b; López-Espinoza & Martínez 2001a; 2001b; 2004; López-Espinoza, Rios & Soto, 2004), c) la *autoprivación* (Verplanck & Hayes, 1953), es decir, 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 (López-Espinoza, 2004; Ried & Finger, 1955; Siegel & Stuckey, 1947), si se retira el agua, el consumo de alimento disminuye respecto a los consumos previos a la privación (López-Espinoza, 2001).

De acuerdo con López-Espinoza y Martínez (2004b), la modificación en el patrón de consumo durante el período post-privación obedece al fenómeno de la regulación alimentaria, pues después de la pérdida de las reservas de energía durante la privación, los organismos se reestablecen ingiriendo mayores cantidades de calorías que las ingeridas antes de la privación. Staddon (2001) afirmó que uno de los aspectos más importantes de la alimentación es la regulación.

La autoprivación también puede deberse a este fenómeno de regulación. Bolles (1983) mencionó que un animal come para satisfacer sus necesidades nutricias y toma agua para regular sus necesidades metabólicas. Así, un animal hambriento bebe menos porque no necesita más agua para su metabolismo. Collier, Hirsch y Kanareck (1983), por otro lado, sugirieron que los animales sedientos reducen su consumo de alimento con el fin de perder peso y conservar su equilibrio de agua.

Medidas empleadas para el estudio de la conducta alimentaria

Richter (1927) consideró a la “comida” como la unidad de análisis de la conducta alimentaria. A partir de los reportes de Richter (1927), y de otros autores como Siegel y Stuckey (1947), se establecieron los primeros parámetros que conformarían el análisis microestructural de la conducta alimentaria. Un elemento determinante de las investigaciones antes citadas fue identificar cada periodo de alimentación de las ratas como una “comida”.

La cantidad, frecuencia y variabilidad de la conducta de comer ha representado el método más utilizado para evaluar las modificaciones ligadas al comportamiento alimentario. Se ha señalado que el peso corporal y el patrón alimentario representan los principales criterios experimentales para el estudio del fenómeno alimentario (Perpiñá, 1989).

Richter (1927) y Siegel y Stuckey (1947) describieron el número de comidas que emiten las ratas durante 24 horas e identificaron el intervalo entre cada periodo alimentario. Así, el momento en que un organismo se alimenta fue identificado como un elemento discreto capaz de ser observado y evaluado mediante criterios específicos. Collier, Hirsch y Kanarek (1983) señalaron la influencia que tuvo Richter al describir el patrón alimentario de las ratas para que Skinner buscara una medida de la fuerza de la conducta de alimentación en la tasa de comer dentro de una “comida”. Así surgió el primer mecanismo para medir una “comida”, mediante el registro acumulativo de la caja de Skinner.

A partir de esa primera aproximación tecnológica del estudio de la conducta alimentaria y el desarrollo de la computadora y de celdas fotosensibles, Blundell y Latham (1978) y Kissileff (1970) diseñaron las primeras cajas adicionadas con “eatometer” y “lickometer”. El “eatometer” es una adaptación técnica del sistema convencional de

reforzamiento operante, en la cual una porción de alimento está disponible inmediatamente después de que la rata consumió una porción previa, de manera que esa secuencia puede ser manipulada para evaluar diferentes programas alimentarios (Kissileff, 1970). El “lickometer” combina un detector electrónico o mecánico para registrar la presencia de la lengua en la porción final del bebedero. El registro del número de lengüetadas permite evaluar la cantidad, duración y horario de la conducta de beber. Tanto el eatometer como el lickometer utilizan un sistema de colección de datos por microprocesador, así el equipo proporciona un registro exacto sobre períodos de 24 h de las conductas de comer y beber.

Otra aportación de Blundell y Latham (1978) y Kissileff (1970) fue establecer los seis parámetros que describen exhaustivamente a la “comida” como unidad de análisis; frecuencia, duración, cantidad, tasa, intervalos entre comidas y elección de comidas. Algunas medidas son más finas y detalladas que otras y por lo tanto de mayor utilidad para algunos experimentos. Por ejemplo, cuando se pretende evaluar el cambio en el patrón alimentario a partir de modificaciones ligeras en el contexto, o en las manipulaciones de privación, quizá dice mucho más la frecuencia, la duración de cada comida y la cantidad de alimento consumido por comida que la sola medida de la cantidad global de alimento consumido en 24 horas. En cuanto al estudio de regulación alimentaria muchas veces es de gran utilidad los experimentos que implican elección de alimentos, porque se ha logrado observar como los sujetos regulan su consumo de calorías a partir de variar los alimentos que contienen diferencias en contenido nutricional (Clifton, 2005).

Whishaw, Dringenberg y Comery (1992) midieron la velocidad de consumo de alimento de ratas en diferentes ambientes y observaron que ésta era más rápida si las ratas eran expuestas a un ambiente novedoso o de luz. Observación que fue muy importante para establecer un modelo de regulación alimentaria desde la ecología conductual en la que se

establece que un incremento en la velocidad de consumo es adaptativo en ambientes peligrosos, ya que el riesgo de predación es más bajo si las ratas pasan menos tiempo comiendo, y de esta manera la ingesta de alimento es optimizada. Si la medida de la conducta alimentaria hubiese sido sólo la cantidad global quizá no se hubieran observado modificaciones, ya que al aumentar su velocidad y reducir su frecuencia de consumo, el consumo global queda aproximadamente igual.

La medida del peso corporal también ha sido utilizada en los estudios de conducta alimentaria (López-Espinosa, 2001, 2004). Para Staddon (2001) el peso corporal es una medida que demuestra la regulación alimentaria. Los efectos de la estimulación, el exceso de ejercicio o la hiperfagia, se observan también sobre el peso corporal. 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 alimento (gramos por hora), o de energía (consumo de calorías).

Varma, Chai, Meguid, Gleason y Yang (1999) especificaron que la ingesta de alimento o el patrón alimentario es una función en el tiempo del número y tamaño de las porciones que se consumen. Además señalaron que la conducta alimentaria depende de diversas variables tanto internas como externas. Dentro de estas variables que controlan la conducta alimentaria señalaron al *estrés*.

El estrés

A pesar de tener un extenso uso en el campo de las ciencias médicas, psicológicas y sociales, no se ha logrado un consenso general entre expertos acerca del concepto y definición del término estrés. La ambigüedad en el uso del concepto de estrés fue señalada por Selye (1974) quien, en su libro *Stress without Distress*, señaló que:

La palabra «estrés», al igual que «éxito», «fracaso» o «felicidad», significan diferentes cosas para diferente gente de tal manera que su definición es muy difícil. El hombre de negocios, quien se encuentra bajo gran presión por parte de sus clientes y empleados, el controlador de tráfico aéreo quien sabe que un aumento de distracción puede costar la muerte de centenares de personas, el atleta que quiere ganar una competencia, y el esposo que desesperanzadamente ve a su esposa morir lenta y dolorosamente de cáncer, todos sufren de estrés. Los problemas que cada una de estas personas enfrenta son totalmente diferentes, sin embargo, la investigación médica ha demostrado que en muchos aspectos el cuerpo responde de una manera estereotipada, con cambios bioquímicos idénticos, esencialmente llamado a afrontar con cualquier tipo de demanda excesiva sobre la maquinaria humana [traducción al español] (pp.25-26).

Por lo tanto, es necesario definir el concepto de estrés, para dejar en claro la variable que se pretende estudiar. Cannon (1932) consideró al estrés como un estado o reacción del organismo ante una perturbación del equilibrio en el medio interno, por ejemplo, ante situaciones de frío, falta de oxígeno, descenso de la glucemia, etc. Él atribuyó los cambios de procesos fisiológicos, como la activación del sistema nervioso simpático y la secreción de hormonas por parte de la glándula adrenal, a la activación de mecanismos homeostáticos y sugirió que la función básica del proceso homeostático era contrarrestar los efectos causados por estimulación nociva, de tal manera que el equilibrio interno se restablezca. Cuando el balance homeostático lograba ser alterado fuera de sus límites, los sujetos se encontraban «en estado de estrés» (Cannon, 1935), lo cual, por lo tanto, era el resultado de disturbios en el mecanismo homeostático del individuo o del animal.

Selye (1936) fue considerado el primero en estudiar el fenómeno del estrés de manera sistemática y científica. No obstante, se debe señalar que el trabajo de ese autor se vio profundamente influenciado por los estudios de Bernard y Cannon. En su estudio sobre el Síndrome General de Adaptación y las Enfermedades de Adaptación, Selye la define como “la suma de todas las reacciones sistémicas del cuerpo no específicas las cuales siguen después de una larga y continua exposición al estrés” (Selye, 1946, p. 119).

Sin embargo, esta definición parece ser tautológica y en 1950, Selye modificó sustancialmente esta definición incluyendo el término «estresor» para denotar el estímulo que provoca el estrés sistémico de tal manera que su definición del síndrome general de adaptación sea entendida como reacción. Al respecto Selye indicó que “el término «estrés sistémico» es a veces empleado de manera [indistinta] también para denotar el estímulo que causa el estrés sistémico. En este sentido, es preferible hablar de estímulo alarmante o «estresor» (p. 9)”.

Para Selye entonces, es claro que el término estrés se refiere a un conjunto coordinado de reacciones fisiológicas ante cualquier forma de estímulo nocivo, una reacción que él llamó Síndrome General de Adaptación. En efecto, el estrés no era una demanda ambiental (a la cual Selye llamó estímulo estresor), sino un grupo universal de reacciones orgánicas y de procesos originados como respuesta a tal demanda.

Con base en las definiciones antes mencionadas, es posible señalar que la palabra estrés en este trabajo hace referencia a un estado del organismo inducido por la exposición a un evento aversivo, dado que ese evento aversivo tiende a romper la homeostasis del organismo, tales como las modificaciones hostiles en el ambiente, por ejemplo la presencia de predadores, que al generar una respuesta de defensa en el organismo provoca un desequilibrio temporal en muchas otras funciones de sobrevivencia como el comer.

El estrés induce diversos cambios, entre ellos bioquímicos, fisiológicos y conductuales, en un esfuerzo para mantener la homeostasis del cuerpo e incrementar la oportunidad de supervivencia (Chrousos & Gold, 1992; Tsigos & Chrousos, 2002; Varma et al., 1998). Sin embargo, tanto el control inadecuado de las reacciones de estrés o la exposición repetida a eventos estresantes representa un peligro para la salud (Fachin et al., 2008).

La situación estresante puede ser clasificada por la duración e intensidad del evento aversivo o estresor en crónico o agudo. La situación estresante es crónica cuando el organismo es expuesto al estresor por un periodo de tiempo más largo y en más de una ocasión, mientras que se dice que es aguda cuando el estresor, generalmente, es administrado en una sola ocasión. En la mayoría de los casos, el estresor aplicado de manera crónica es de menor intensidad que el agudo (Corwin & Buda-Levin, 2004).

Las relaciones entre los eventos estresantes de la vida, sobre todo los que permanecen crónicamente, y el desarrollo de enfermedades mentales ha sido ampliamente reconocido desde hace varios años, pero fue hasta las pasadas dos décadas que el rol del estrés en las enfermedades psiquiátricas se ha entendido mejor desde un punto de vista neurobiológico. Es ahora bien conocido que los desordenes de ansiedad son frecuentemente acompañados por alteraciones en las funciones del eje hipotálamo-hipófisis-adrenocortical (HPA) (Linthorst & Reul, 2008). Los niveles elevados en plasma de cortisol junto con un aplanamiento de su ritmo diurno normal son encontrados en la mayoría de los pacientes con depresión severa. En contraste, la hipocortisolemia (al menos durante el ritmo diurno) puede ser característico del desorden de estrés post-traumático (Linthorst & Reul, 2008).

La exposición a estresores, tales como la restricción del espacio, induce la liberación de glucocorticoides, los cuales junto con la acción rápida de las catecolaminas

alteran la actividad nerviosa, inmune, cardiovascular y metabólica (Fachin et al., 2008). Además, en situaciones estresantes, se libera hormona liberadora de corticotropina (CRH), hormona adrenocorticotropina (ACTH) y glucocorticoides (GC) por el eje hipotálamo-hipófisis-adrenocortical (HPA) (Dallman, Pecoraro & La Fleur, 2005) y se conoce que esas hormonas influyen sobre la conducta ingestiva (Adam & Epel, 2007; La Fleur, 2006).

Las respuestas metabólicas de estrés incluyen: incremento de glucosa en plasma, debido a la estimulación de gliconeogenesis y degradación de glicógeno, así como inhibición de la absorción de glucosa en los tejidos, movilización de aminoácidos de tejidos extrahepáticos, estimulación de lipólisis en tejido adiposo, e incremento en la tasa metabólica (Apple et al., 1995; Torres, Gamaro, Vasconcellos, Silveira & Dalmaz, 2002).

Por otra parte, se ha reportado que los niveles extracelulares de serotonina en el hipocampo, el cual es un modulador importante de un amplio espectro de funciones fisiológicas y conductuales, tan diversas como la ingesta de alimento, respuestas de miedo, dormir, reproducción, y la actividad del eje HPA (Jacobs & Amitia, 1992), son modificados en diversas preparaciones de estrés. La exposición a un predador (por ejemplo, una rata cuando se utilizan ratones, o un gato cuando se utilizan ratas), resulta en un incremento en la serotonina hipocampal, durante la primera fase de la respuesta al estrés, ya que después de unos minutos los niveles descienden hasta niveles de línea base. Los animales expuestos a otros estresores como el pinchazo en la cola o choques eléctricos en las patas, también incrementan los niveles extracelulares de ese neurotransmisor en la zona del hipocampo (Linthorst & Reul, 2008).

Para Linthorst y Reul (2008), los estresores crónicos son más característicos de lo que sucede en la vida diaria, y por esa razón, quizá un propiciador más claro de las enfermedades psiquiátricas. Desafortunadamente el estudio de los niveles de serotonina en

preparaciones donde se utilizan estresores aplicados de forma crónica es muy escaso, debido, según esos autores, a que la técnica empleada para medir los niveles de ese neurotransmisor es limitada a unos pocos días.

Por otro lado, se ha observado que los animales estresados crónicamente no experimentan todas las consecuencias hormonales que los animales expuestos a un episodio individual de exposición a un evento aversivo (Harris et al., 2004), pero algunos investigadores consideran que la exposición a estresores crónicos puede promover el desarrollo de disfunciones fisiológicas y conductuales, incluyendo alteraciones en la conducta de comer (Oliver, Wardle, & Gibson, 2000; Zellner et al., 2006).

Modelos animales de conducta alimentaria y estrés

Corwin y Buda-Levin (2004) y Gluck (2006) realizaron una revisión de los modelos conductuales utilizados en el estudio de los desordenes alimentarios, principalmente de la gran comilona y señalaron que uno de los modelos animales más utilizados son los basados en el estrés. Existe evidencia experimental que sugiere una relación entre estrés y la gran comilona (e.g. Cattanach, Malley & Rodin, 1988; Grilo & Masheb, 2001; Rorty, Yager & Rossotto, 1994; Soukup, Beiler & Terrell, 1990). Por ese motivo una gran variedad de estresores han sido utilizados para inducir la ingesta de alimento en modelos animales. Esos modelos pueden ser divididos en inmediatos, con efectos sobre la ingesta después de un periodo corto de tiempo, e históricos, donde hay un periodo extendido de tiempo entre la exposición al estresor y la evaluación de la ingesta.

De acuerdo al tipo de situación estresante al que son sometidos los sujetos, se han identificado efectos diferenciales sobre la conducta alimentaria (Varma et al., 1999; Corwin & Buda-Levin, 2004) e incluso los efectos en algunos casos han sido contrastantes por la

técnica utilizada para generar el estrés. Por ejemplo, cuando se utiliza la técnica de “tail-pinch”, o pinchazo de cola, se ha encontrado que los sujetos tienden a aumentar su ingesta de alimento (Antleman, Rowland & Fischer, 1976), mientras que al utilizar la restricción del espacio, metiéndolos dentro de un tubo que impida por completo su movimiento, se ha reportado una disminución de la ingesta (Zylan & Brown, 1996).

Modelos basados en estrés crónico históricos

Algunas investigaciones realizadas con changos (Millar, Mirsky, Caul & Sakata, 1969) y otras con ratas (Iwasaki, Inoue, Kirike & Hikiji, 2000; McIntosh, Anisman & Merali, 1999; Ryu, Yoo, Kang, Lee & Jahng, 2009) han demostrado que el estrés crónico, aislamiento social en el caso de los changos, separación de la madre en las ratas, en la vida temprana puede inducir hiperfagia en la etapa adulta. McIntosh, Anisman y Merali (1999) mostraron que las ratas expuestas a aislamiento y a la separación materna perdieron peso, redujeron su consumo de alimento regular e incrementaron el consumo de alimento palatable en comparación con ratas control. Ryu, et al. (2009) reportó que el estrés por aislamiento social resultó en un incremento de la ingesta de alimento y la ganancia del peso corporal sólo en las ratas con experiencia de separación materna neonatal. Estos resultados sugieren que los eventos de la vida temprana pueden contribuir a los desordenes ingestivos por ansiedad tales como la anorexia nerviosa, bulimia y obesidad.

Además de los efectos en el consumo de alimento se ha reportado que la separación materna neonatal en ratas resulta en disfunciones permanente del eje hipotalámico-hipófisis- adrenal y el desarrollo de conductas de ansiedad y depresión en la vida adulta (Kalinichev, Easterling, Plotsky & Holtzman, 2002; Khoury, Gruber, Mork & Mathe, 2006;

Ladd et al., 2000). Lo que puede sugerir también algunas relaciones entre las conductas de ansiedad y de depresión y los cambios en la conducta alimentaria.

Modelos basados en estrés crónico inmediatos

Con la reducción del espacio como estresor crónico se ha observado tanto un aumento (Inoue et al., 1998) como una disminución del consumo de alimento regular (Pecoraro, Reyes, Gómez, Bhargava & Dallman, 2004) dependiendo de las condiciones de alimentación al que fueron sometidos los sujetos, con privación previa al estrés, en el primer caso, o sin privación previa y con más de una alternativa de comida en el segundo caso. Lo anterior sugiere que el nivel energético en el que se encuentra el sujeto puede hacer una diferencia en el efecto del estrés.

No obstante, la reducción del espacio puede no ser una técnica que revele fielmente los efectos del estrés ya que se puede considerar que la alteración del espacio afecta también la posibilidad de que los sujetos ejecuten una variedad de conductas y esto podría ser el factor que altere la conducta alimentaria y no propiamente el estrés.

Con ruido como estresor, se ha reportado una reducción en la ingesta de alimento de ratas en la primera sesión de estrés en comparación con la ingesta previa al estrés y en comparación con el grupo control (Krebs, Macht, Weyers, Weijers & Janke, 1996). Además, se incrementó la velocidad de la conducta de comer, con una reducción en la duración de esta conducta, y un incremento en la duración de otras conductas como exploración y descanso en todas las sesiones de estrés.

Modelos basados en estrés agudo inmediatos

Entre los modelos basados en estrés agudo inmediato, se encuentran el tail-pinch, el nado forzado y la administración de descargas eléctricas, de los cuales el más utilizado para modelar desordenes alimentarios quizá haya sido el de “tail-pinch”, cuyos efectos ya han sido descritos anteriormente. Aunque esa técnica haya sido muy utilizada, presenta la dificultad de regular la intensidad del evento estresor.

Diane, Victoriano, Fromentin, Tome y Larue-Achagiotis (2008) investigaron los efectos del estrés con nado forzado y reportaron que disminuyó la ganancia de peso corporal en machos y hembras tanto en condiciones de alimentación libre (Experimento 1) como en condiciones en que se restringió a los sujetos a dos periodos de alimentación al día. En el primer experimento que ellos realizaron, la reducción de la ingesta de energía se observó sólo durante las tres horas posteriores al estrés. En el segundo experimento, el estrés sólo afectó el primer periodo de alimentación. Además observaron diferencias en las modificaciones del consumo de los tres macronutrientes (carbohidratos, proteínas y grasas). Los autores concluyeron que el estrés induce no sólo un efecto cuantitativo de la ingesta de energía, sino también cualitativo.

Sin embargo, la técnica del nado forzado tiene el problema de que los resultados obtenidos deben ser interpretados también como afectaciones de la actividad física misma y debe cuidarse la temperatura a la que se trabaja, ya que se han reportado variaciones importantes en los resultados dependiendo de la temperatura del agua empleada para este estresor (Linthorst & Reul, 2008).

Otro estresor utilizado es la aplicación de choques eléctricos. No obstante, los efectos reportados de los choques eléctricos sobre la conducta alimentaria son distintos y en ocasiones hasta contradictorios (Corwin & Buda-Lewin, 2004). Los efectos de los choques

eléctricos sobre la ingesta, digestión y metabolismo incluyen: mayor ulceración gástrica (Garrick, Minor, Bauck, Weiner & Guth, 1989; Overmier & Mursion, 1989; Weiss, 1968, 1971a, 1971b, 1971c); reducción del consumo de soluciones con mantequilla (Dess, Chapman & Minor, 1988); pérdida de peso corporal (Brennan, Job, Watkins & Maier, 1992; Dess, 1991; Kelsey, 1977); reducción del consumo de alimento regular (Dess, Chapman & Minor, 1988); pero también, incremento en el consumo de alimento cuando el choque está presente (Sterrit, 1962; Ullman, 1951) e incremento en el consumo de alimento palatable (Hagan et al., 2002) y cambios en los niveles de colesterol en plasma (Berger, Starzec, Mason, & DeVito, 1980). El efecto más documentado de los choques inescapables sobre la ingesta es el llamado “finickiness”, que se refiere a una mayor supresión de la ingesta de un alimento o agua adulterada con quinina con respecto a los grupos que no han sido expuestos a choques inescapables.

Algunos estresores empleados en los modelos animales de estrés antes mencionados tienen serias dificultades de control de variables, por ejemplo provocan variaciones en la temperatura corporal (nado forzado), o variaciones en el nivel de actividad del organismo (restricción del espacio, nado forzado), o involucran órganos propiamente regulatorios de la temperatura y la ingesta como la cola de la rata (tail-pinch). Estas dificultades pueden impedir que se establezca con claridad los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria, ya que los efectos observados bajo la aplicación de estos estresores pueden deberse a otras variables y no necesariamente al estrés. Los choques eléctricos, a diferencia de los antes señalados, dan al experimentador la posibilidad de controlar algunos parámetros del estímulo como duración y sobre todo intensidad. Además de esta ventaja sobre el control experimental, Fanselow, Lester & Helmstetter (1988) establecieron la validez del uso de choques eléctricos como un sustituto para predadores. Según dichos autores, las ratas no

pueden haber desarrollado mecanismos específicos para los choques eléctricos en su historia evolutiva, dado que los choques eléctricos son un estímulo artificial, en el sentido de que no existen en el ambiente natural de las ratas, así que las respuestas defensivas a las amenazas artificiales, como choques eléctricos, deberían ser mediadas por mecanismos comunes a amenazas naturales.

Los choques eléctricos como estresor

Uno de los estresores más utilizados en diversas investigaciones es la aplicación de choques eléctricos dado que permite un mejor control en la manipulación de esta variable. Sin embargo, como ya se señaló antes, los efectos reportados sobre la conducta alimentaria son diversos y hasta contradictorios (Corwin & Buda-Lewin, 2004).

Algunos estudios reportan un incremento en la conducta de comer. Por ejemplo, en un estudio realizado por Sterrit (1962) se reportó que las ratas que recibieron choques eléctricos inevitables consumieron más alimento cuando el choque estaba siendo aplicado que cuando no estaba presente, y comieron más durante la administración de los choques que las ratas control en un periodo comparable de comida. Sin embargo, las ratas consumieron menor cantidad de alimento cuando los choques no estaban presentes, y como resultado se obtuvo un menor consumo en el periodo experimental total. Este hallazgo fue consistente con los reportados sobre inhibición de alimento por respuestas competitivas elicidadas por la “anticipación del choque” (Hackenberg & Hinline, 1987).

Por su parte, Hagan et al. (2002) administraron choques eléctricos a un grupo de ratas que había sido además expuesto a ciclos de privación-realimentación y observaron que estas ratas consumían más cantidad de alimento que otras ratas que no habían recibido choques. Además, reportaron que los choques provocaron un incremento mayor en la

ingesta de alimento en animales privados con historia de ciclos privación-realimentación que el incremento observado en animales bajo las mismas condiciones pero sin historia de ciclos de privación-retroalimentación.

Una de las hipótesis que se han propuesto a partir de tales hallazgos sobre el incremento de consumo de alimento como respuesta a un estresor es que la ingesta de alimento disminuye la tensión generalizada que se provoca por ese estímulo estresor. En relación a eso, Ullman en 1951 sometió a sus animales de experimentación a privación de alimento y posteriormente los entrenó para comer pellets pequeños en un aparato de dispensador de grano. Después de la habituación estos fueron expuestos diariamente a un choque eléctrico de intensidad moderada por cinco segundos durante el periodo de alimentación. Después de un decremento inicial en el consumo, los sujetos mostraron un incremento en la actividad de comer durante el intervalo del choque. La aplicación de un choque de intensidad más fuerte incrementó aún más la actividad de comer. La misma prueba bajo condiciones de saciedad también elicó la conducta de comer aunque en menor proporción.

No obstante, también hay investigaciones que reportan que los choques eléctricos provocan una disminución en el consumo de alimento regular, y en aquel adulterado por quinina (Dess, 1991; Dess, Minor & Chapman, 1988; Dess, Raizer, Chapman & García, 1989; Job & Barnes, 1995). En estos estudios, se usó el procedimiento de “desamparo aprendido”, que implica un diseño con sujetos que son expuestos a estímulos aversivos, y en el cual algunos sujetos tienen la posibilidad de emitir una respuesta que cancele dicho estímulo o lo posponga (grupo controlable), mientras que para otros sujetos no existe esa posibilidad, así que ninguna conducta realizada por el sujeto impedirá o terminará la ocurrencia del estímulo aversivo (grupo incontrolable), y en la mayoría de los casos

también se tiene un grupo de sujetos que no son expuestos al estímulo aversivo, en las fases previas a la prueba (grupo control). A este diseño se le conoce como diseño triádico. Los efectos de las descargas inescapables son tradicionalmente evaluados en situaciones de escape y se observa que los animales expuestos a ese procedimiento presentan dificultades de aprendizaje posteriores. Dicho paradigma establece que la variable crítica que produce esos efectos es la incontrolabilidad del evento aversivo, la cual produce un aprendizaje de la ausencia de contingencia entre la respuesta del organismo y la terminación o cancelación del evento estresor (ver Peterson, Maier & Seligman, 1993 para una revisión de los procedimientos, efectos y las hipótesis explicativas).

Específicamente sobre la conducta alimentaria en el paradigma del desamparo aprendido, Dess et al. (1988) examinaron los cambios en el peso corporal y la aversión al sabor en un modelo de estrés basado en el paradigma del desamparo aprendido. En el Experimento 1, las ratas bebieron agua con sacarina o solución salina, seguidas de 100 choques inescapables o restricción de espacio. Las ratas fueron pesadas y probadas sobre la aversión a la sacarina dos días después de la sesión de estrés. Las ratas que recibieron los choques ganaron menos peso que las ratas que sólo fueron expuestas a la restricción del espacio. La aversión a la sacarina se observó sólo en las ratas que habían consumido sacarina antes de la sesión del estrés. En el Experimento 2, examinaron si la controlabilidad del choque afecta la ganancia del peso y/o la aversión al sabor. Las ratas bebieron una solución de sacarina, seguidas de choques escapables, inescapables, restricción o ningún tratamiento. Igual que en el primer experimento, el estrés redujo la ganancia del peso corporal en comparación con los sujetos que fueron sometidos a la restricción o que no recibieron ningún tipo de estrés. Asimismo, los choques provocaron una aversión a la sacarina. Por otro lado, no encontraron diferencias en el peso corporal o la aversión al sabor

entre las ratas sometidas a choques escapables y aquellas expuestas a los choques inescapables, lo cual sugiere que los choques eléctricos por si mismos son suficientes para producir el efecto.

Job y Barnes (1995) emplearon el mismo paradigma del desamparo aprendido y reportaron una mayor reducción del consumo de agua con quinina (efecto de “*finickiness*”) en ratas expuestas a choques inescapables que en ratas expuestas a choques escapables. Los autores concluyeron que el efecto *finickiness* asociado a los choques inescapables es un efecto de la incontrolabilidad y no de los choques *per se*. Este hallazgo extiende, según los autores, el modelo de choques incontrolables como modelo de depresión.

Por su parte, González-Torres, López Espinosa y dos Santos (2010) evaluaron los efectos de los choques eléctricos en situaciones controlables o incontrolables sobre la conducta alimentaria de ratas hembras y machos, y además, compararon los efectos cuando los choques fueron aplicados de forma aguda o crónica. Ellos reportaron una disminución del peso corporal, del consumo de alimento y agua durante la fase de exposición al evento aversivo, tanto en el crónico como en el agudo, aunque el efecto al parecer fue más marcado en el crónico y en los machos en comparación con las hembras. Sin embargo, González-Torres, López-Espinoza y dos Santos (2012) no observaron la disminución en el consumo de alimento y agua, en sujetos expuestos a un periodo de privación previa a la exposición a los choques eléctricos. Asimismo, no se observaron diferencias entre los grupos expuestos a los choques eléctricos controlables y aquellos expuestos a los choques incontrolables (González-Torres et al., 2010; 2012).

Una teoría explicativa de los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria: la ecología conductual.

El estrés generado experimentalmente, ya sea moderado o severo, usualmente disminuye el consumo de alimento regular y peso corporal en ratas (Dess, 1991). Desde el punto de vista de los especialistas de la salud mental, tanto la pérdida de peso como la anorexia son indeseables. Sin embargo, para algunos investigadores como Dess (1991) y algunos especialistas de la ecología conductual, estos cambios no necesariamente reflejan la falla de procesos regulatorios. Al contrario, pueden constituir un patrón ordenado de adaptación a las circunstancias de peligro.

Esa perspectiva es representada por la hipótesis del cambio regulatorio (Dess, 1991). Esa hipótesis establece que la exposición a estresores promueve una reorganización de la conducta ingestiva. Los animales pueden atender a sus necesidades metabólicas por medio de la conducta de comer o mediante la movilización de fuentes de energía almacenadas como el glicógeno y la grasa. Esos dos son procesos integrados; una ingesta alta en calorías incrementa las fuentes de energía almacenadas y la utilización de dichas fuentes suprime la conducta de comer (Friedman, Tordoff & Ramírez, 1986).

Esa hipótesis predice que cuando un animal es expuesto a una situación de peligro (estresante) tenderá a utilizar sus fuentes almacenadas de energía para reducir la necesidad de buscar alimento y por consecuencia minimizar la probabilidad de peligro, y los alimentos que preferirá ingerir el animal son aquellos que proveen mayor contenido calórico y que además tienden a ser almacenados por el organismo como las grasas.

Dicha hipótesis explica entonces porqué los sujetos sometidos a eventos aversivos aumentan su consumo de alimento palatable (Diane et al., 2008; Hagan et al., 2002) y

disminuyen el consumo de alimento no palatable, incluyendo en ese último rubro el efecto de *finickiness*, es decir, disminución aún más marcada del consumo de un alimento adulterado por una sustancia no palatable como la quinina (Dess, Minor & Brewer, 1988, Dess et al., 1989; Job & Barnes, 1995). De acuerdo a Dess (1991), el *finickiness* puede incrementar tras la exposición de choques debido al cambio regulatorio inducido por el estrés en el que la rata moviliza sus fuentes de grasa y glicógeno y adopta una estrategia de consumo de alimentos ricos en calorías (generalmente los alimentos palatables son los de mayor contenido calórico) y rechazan los alimentos pobres en nutrientes relacionados con la no palatabilidad de los mismos. Sin embargo, Job y Barnes (1995) señalaron que siguiendo con la lógica planteada por la hipótesis se esperaría que el consumo de agua, dado que esta es no nutritiva y no palatable disminuyera después de la exposición a los choques, y ese efecto no fue observado por ellos, mientras que González-Torres et al (2010) si reportaron esta reducción en el consumo de agua después de exposición a choques.

Dess (1997) probó su interpretación al examinar la ejecución operante para obtener alimento antes y después de la exposición a choques eléctricos, bajo un programa de razón fija (RF) 6 en el Experimento 1 y la utilización de diferentes valores en el programa de razón fija (2 vs 32) en el Experimento 2. En ambos experimentos se expuso a las ratas a 100 choques inescapables y resultó en una reducción en la tasa de respuestas sobre programas de razón fija de valor pequeño (RF 6 y RF 2), mientras la tasa de repuesta en el programa de RF32 se mantuvo igual e incluso en algunos casos aumentó. Ese patrón fue interpretado por la autora como una preferencia por una tasa menor de alimentación y, por lo tanto, un cambio en la regulación conductual de la ingesta de alimento. Ese estudio provee evidencia de que los estresores fuertes reorganizan la conducta ingestiva, tal como lo predice la hipótesis del cambio regulatorio.

Esos cambios en el patrón de alimentación, tales como el incremento al inicio, el aumento en la velocidad y la disminución en la duración de la conducta de comer, pueden ser vistos como un cambio adaptativo en lugar de una falta de regulación, como lo sugirió Fabry (citado por Krebs, Macht, Weyers, Weijers & Janke, 1996). En sus experimentos, las ratas fueron expuestas a diferentes programas de alimentación. La velocidad con la que las ratas con acceso libre al alimento consumían fue más bajo que aquellas que tenían periodos restringidos de acceso al alimento. Además, un incremento en la velocidad del consumo de alimento durante la fase en que se generó el estrés también fue reportado por Whishaw et al (1992). Dichos autores midieron la velocidad de consumo de ratas en diferentes ambientes y observaron que ésta era más rápida si las ratas eran expuestas a un ambiente novedoso o de luz. Ellos discutieron sus resultados con respecto a modelos de ecología conductual analizando los beneficios y costos de su conducta y postularon que un incremento en la velocidad de consumo es adaptativo en ambientes peligrosos, ya que el riesgo de predación es más bajo si las ratas pasan menos tiempo comiendo. Asimismo, la ingesta de alimento es optimizada aunque la duración de la conducta de alimento sea disminuida. Esos beneficios son más grandes que los costos de un incremento en la velocidad e incluso en el consumo de alimento.

Conductas de forrajeo y el riesgo de predación.

Fanselow, Lester & Helmstetter (1988) señalaron que el forrajeo, o la búsqueda de alimento es una actividad necesaria para que los organismos sobrevivan obteniendo de ellos la energía suficiente para vivir y realizar otras actividades. No obstante, ello implica también un costo en términos de gasto de tiempo y energía (costo apetitivo) y costos asociados a la predación, debido a que, cuando un animal forrajea, deja un lugar relativamente seguro por

una localización de relativo peligro; por ejemplo, el predador y la presa pueden forrajear en el mismo lugar, de tal manera, que la probabilidad de encontrar un predador puede incrementar durante el forrajeo. Algunos patrones de forrajeo en los animales pueden, de hecho, reflejar el riesgo de predación, por ejemplo, los mamíferos pequeños se alimentan de noche lo que disminuye la posibilidad de ser vistos por otros animales, los herbívoros hacen sólo una parada al día en el estanque para beber agua.

En contraparte, aunque la capacidad para detectar y evitar los intentos o amenazas de predación es crítica para los individuos, la evitación de un predador es costoso porque tiende a reducir el tiempo y la energía disponible para una variedad de actividades dirigidas al bienestar, tales como, el forrajeo, el apareamiento y la defensa territorial (Golub & Brown, 2003; Werner & Peacor, 2003), por lo cual Brown y Chivers (2005) señalaron que la respuesta individual al riesgo de predación local es moldeada por las demandas en conflicto de evitar al predador y los beneficios asociados con las conductas relacionadas al bienestar. Además, la presión de la predación puede resultar en el uso de hábitats subóptimos (Gotceitas & Brown, 1993) y aunque quizá no costosamente en términos de tiempo, el uso de hábitats puede resultar en una reducción global en la ingesta de energía (Lima & Dill, 1990). Asimismo, Olson et al. (1995) indicaron que la evitación del predador puede resultar en un cambio demorado del sitio de forrajeo, resultando en una disminución de la tasa de crecimiento.

En resumen, se puede decir que los organismos deben balancear y alternar entre las diferentes actividades, como forrajear y evitar al predador. En este balance o equilibrio entre las distintas conductas, el aprendizaje juega un papel importantísimo ya que los animales deben aprender a actuar de acuerdo a las circunstancias o al contexto. Por ejemplo, cuando perciben el riesgo de predación actúan en función al nivel de dicho riesgo

y despliegan conductas de evitación, suspendiendo otras. Sin embargo, los organismos también responden en función de otros factores, por ejemplo, su estado energético, ya que en ciertas circunstancias es imprescindible que el organismo realice el forrajeo pese al peligro (Brown & Chivers, 2005).

Con respecto a este tema, Fanselow et al. (1988) realizaron un experimento en el que evaluaron los efectos del riesgo de choques eléctricos sobre el patrón de comida de ratas. Las variables que midieron fue la frecuencia de comidas o de forrajeo, el tamaño de cada comida y los intervalos entre comidas. Los sujetos fueron llevados a vivir a una caja experimental con dos compartimentos en donde uno era el área de seguridad y otra era la de exposición a los choques eléctricos. Se programó un procedimiento encadenado en el que el primer componente era el de procuramiento del alimento, que estaba en efecto en el compartimento “no seguro”, y el segundo era el de alimentación propiamente. El programa en efecto en el componente 1 fue de razón fija 32 (RF 32), es decir, la rata debía palanquear 32 veces para poder pasar al siguiente componente. En el componente 2 estaba en efecto un programa de reforzamiento continuo. Si pasaban 4 minutos sin presionar la palanca todo el programa se reiniciaba. Los choques eléctricos fueron de 1mA, con 1 segundo de duración. En un día podrían recibir un máximo de 30 choques y el intervalo entre choques mínimo era de 2 min. Los resultados fueron una reducción en la frecuencia de forrajeo, un aumento en el tamaño de las comidas, y aumento en el peso corporal por una mayor eficacia energética. Posteriormente, hicieron otro experimento en el que pusieron a dos grupos de ratas bajo el mismo programa encadenado y el mismo estresor en el compartimento donde estuvo en efecto el componente de procuramiento, pero para un grupo el programa fue de RF 10 y para el otro RF 90, y los resultados fueron similares al anterior, disminución de la frecuencia y aumento en el tamaño de las comidas, pero el efecto fue más fuerte en los

sujetos de RF90, lo que sugiere que las ratas son sensibles al incremento en el tiempo de riesgo. Además, señalaron que los sujetos comieron más durante la fase de oscuridad y por consecuencia recibieron más choques.

Planteamiento del problema

Se ha señalado que el estrés puede tener efectos sobre la regulación de la conducta alimentaria (González-Torres et al., 2010; Corwin et al., 2004; Dess, 1991; Dess et al., 1988; Dess et al., 1989; Hagan et al., 2002; Job et al., 1995; Polivy & Hermann, 1985). No obstante, los hallazgos señalados por distintos estudios del efecto del estrés sobre la conducta alimentaria han sido contradictorios, probablemente debido a las diferencias en el modelo de estrés empleado, (e.g. crónico o agudo), el tipo de estresor (e.g. choques, restricción, tail-pinch; controlable o incontrolable), el alimento utilizado (e.g. palatable o no palatable), o el nivel energético de los organismos al momento de la introducción a la fase de estrés (privación o sin privación). Es claro entonces, que es necesario explorar cuidadosamente una a una de las variables para aclarar los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria.

No obstante, la mayoría de los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria antes señalados, incluso aquellos aparentemente contradictorios, pueden ser explicados por la hipótesis del cambio regulatorio y de la ecología conductual, al establecer que la disminución del consumo de alimento y agua, así como de la reducción del peso corporal puede deberse a una estrategia del organismo para evitar el peligro, utilizando sus reservas energéticas, reduciendo así la necesidad de forrajeo y con ello reduciendo el tiempo de exposición al peligro. Esta adaptación a la situación estresante o de riesgo, además el efecto del estrés, es a su vez afectado por otras variables de gran relevancia como el tiempo

disponible para forrajear, la necesidad energética del organismo, el momento y lugar donde el organismo puede obtener su alimento y en el que el peligro es mayor, así como la posibilidad de evitar o escapar de la situación estresante, a costa o no de la posibilidad de forrajear.

El objetivo general de la siguiente propuesta experimental fue evaluar algunas de las predicciones de la hipótesis del cambio regulatorio / ecología conductual sobre los efectos de la exposición a un estresor crónico incontrolable sobre el consumo de alimento y agua, así como los cambios en el peso corporal en ratas. Para lograr dicho objetivo se diseñaron cuatro experimentos cuidando tener control sobre algunas variables arriba mencionadas que pueden ser relevantes para clarificar el efecto del estrés, como el estado energético del organismo, manteniendo a todos los sujetos en todos los experimentos bajo las mismas condiciones de alimentación antes, durante y después de la fase de estrés. Dicho periodo de alimentación correspondió a una restricción del horario de alimentación y agua entre 12 y 14 horas, incluyendo las 12 horas de oscuridad, dado que consumen la mayor parte de alimento durante dicho periodo; la incontrolabilidad del evento estresor fue sólo explorada en el Experimento 1 teniendo un grupo con posibilidad de escapar del estresor y grupos incontrolables comparables a este, para clarificar el efecto de incontrolabilidad del estresor. En los experimentos posteriores se aplicó siempre el estresor bajo una situación incontrolable, para tener un mejor control de la variable al mantener la duración del estresor fija; el tipo de alimento proporcionado a los sujetos se mantuvo constante en los primeros tres experimentos que consistió de croquetas de la marca Purina®, y en el último experimento, dado que el dispensador de alimento empleado requería alimento de tamaño pequeño se utilizó amaranto, que ha sido utilizado en la investigación con ratas, y para evitar efectos de novedad se sustituyó el alimento regular (croquetas) por amaranto diez

días antes del comienzo del experimento y se mantuvo el mismo alimento durante todo el experimento. En todos los casos el alimento utilizado puede ser considerado como alimento regular, y por tanto puede ayudar a clarificar los efectos del estrés sobre el consumo de este tipo de alimento; otros estudios serían necesarios para explorar los efectos sobre el consumo de alimento palatable. También se exploró si el lugar (experimentos 3 y 4) y el momento (Experimento 2) en que ocurre el estresor afecta diferencialmente el consumo de alimento dependiendo de la proximidad con la disponibilidad del alimento.

En esta propuesta se utilizó como estresor la aplicación de choques eléctricos, ya que estos permiten un mejor control de los parámetros como intensidad. Además, Fanselow et al (1988) señalaron la validez de este estresor para sustituir a los predadores del ambiente natural.

Adicionalmente, se optó por usar un modelo de estrés crónico, utilizando una cantidad pequeña de choques (10) por sesión durante un periodo prolongado de tiempo (15-20 días), dado que este puede ser un modelo más similar a lo que se vive en el ambiente natural y se han reportado efectos del estrés más marcados o claros con este modelo (González-Torres et al., 2010; Fachin et al., 2008).

EXPERIMENTO 1

Experimento 1

Los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria han sido estudiados utilizando distintos estresores y los efectos reportados son distintos para cada una de las preparaciones. No obstante, una de las técnicas empleadas y que presentan un mejor control de los parámetros o características del estresor es la utilización de choques eléctricos (Dess, Chapman & Minor, 1988, Dess, Minor & Brewer, 1989; Dess, Raizer, Chapman & García, 1988; Job & Barnes, 1995).

Uno de los procedimientos más usados para estudiar el estrés es el paradigma del desamparo aprendido, que se refiere al procedimiento experimental que involucra exposición a choques inescapables y grupos control (escapable y/o ingenuo). Los estudios que involucran preparaciones experimentales con estresores inescapables han demostrado efectos sobre el aprendizaje de nuevas contingencias y además se ha observado que dichos efectos se pueden eliminar con medicación antidepressiva, lo que ha originado un interés para estudiar el paradigma del desamparo aprendido en relación con la depresión (Willner, 1984; 1986). Desde este paradigma se ha establecido que la variable crítica que produce los efectos descritos anteriormente es la incontrolabilidad del evento aversivo (Overmier, 2002; Seligman & Maier, 1967).

Además, como lo señalaron Linthorst y Reul (2008), existe una relación estrecha entre los cambios fisiológicos provocados por el estrés y aquellos observados en desordenes afectivos como la depresión. Por otro lado, Dess, Chapman y Minor (1988) y Dess, Raizer, Chapman y García (1988), entre otros autores han señalado la asociación entre desordenes de la conducta alimentaria y estados depresivos inducidos por estrés.

Por su parte, González-Torres, López-Espinosa y dos Santos (2010) estudiaron el efecto de los choques eléctricos sobre el consumo y peso corporal de ratas hembras y

machos, utilizando el diseño de triada del paradigma del desamparo aprendido, es decir, un grupo con posibilidad de escapar al choque, otro grupo sin esta posibilidad acoplado al primero y un grupo control que no recibió choques, con el objetivo de evaluar si había diferencias en la conducta alimentaria dado la controlabilidad del estresor. Las características del choque que emplearon fue de una intensidad de 0.6 mA, con una duración máxima de 10 segundo, bajo un programa de tiempo variable (TV) de 60s. La respuesta requerida para cancelar el choque eléctrico para las ratas en la situación de controlabilidad fue la de meter el hocico a un orificio en la pared. Además compararon el efecto de los choques aplicados de forma crónica (10 choques por sesión durante 24 días) o aguda (60 choques por sesión durante 2 días). Los resultados reportados fueron: una disminución del consumo de alimento y agua, y una menor ganancia de peso corporal durante las fases de estrés comparados con la línea base y con el grupo control. Los efectos mostrados ante el estrés fueron más evidentes en los machos que en las hembras y en los expuestos al estresor crónico que en el agudo. Además, no se observaron diferencias entre los grupos expuestos a los choques eléctricos controlables y aquellos expuestos a los choques incontrolables. González-Torres, López-Espinosa y dos Santos (2010) señalaron que probablemente las diferencias entre el grupo controlable y el incontrolable no fueron observadas por el tipo de respuesta de escape que utilizaron, ya que ésta produjo latencias de respuesta muy cortas. Hunziker y dos Santos (2007), señalaron que la respuesta de escape requerida durante la prueba en los experimentos de desamparo aprendido puede dificultar la observación de diferencias entre grupos incontrolables y controlables cuando las latencias son muy cortas. Ello sugiere que para superar dichas limitaciones es conveniente utilizar situaciones similares con la misma aplicación de choques eléctricos,

pero bajo requerimientos de respuesta diferentes, como la respuesta de saltar, o alguna otra que permita una latencia de respuesta más alta.

Es por lo anterior que el Experimento 1 se diseñó con el propósito de evaluar el efecto de la incontrolabilidad de los choques eléctricos sobre el consumo de alimento y agua y el peso corporal de ratas macho de la cepa *Wistar*, con la respuesta de escape que produzca latencias más largas que la de meter el hocico. Para lo cual se replicaron los grupos de estrés crónico del estudio de González-Torres, López-Espinosa y dos Santos (2010) pero se empleó como respuesta requerida para cancelar el choque la de girar una rueda, la cual produce una mayor latencia en la medida en que se incrementa el número de giros requeridos como respuesta para terminar el choque.

Método

Sujetos:

Treinta ratas de la cepa *Wistar* (machos) de ocho semanas de nacidas al inicio del experimento e ingenuas experimentalmente fueron mantenidos en condiciones de ciclo de luz:oscuridad de 12:12 h (el periodo de luz comenzaba a las 8 am) a una temperatura aproximada de 22°C. Las condiciones de acceso al agua y al alimento son descritas en el procedimiento.

Aparatos:

Todos los sujetos fueron colocados en cajas individuales (13 x 27 x 38 cm) en el bioterio. Para los registros de la ingesta de alimento y del peso corporal se utilizó una báscula electrónica de precisión. Para el registro de la ingesta de agua se usaron dos botellas graduadas de 200 ml. Como alimento se les proporcionó a las ratas diariamente 50

g de croquetas especiales para roedores (Rodent Laboratory Chow Purina®) y como bebida 200 ml de agua purificada.

Durante las sesiones de choques, las ratas fueron puestas en cajas de Plexiglas (26×21×26 cm) las cuales tenían un piso con varillas de acero inoxidable de 4.8 mm y espaciadas 1.6 cm entre ellas (MED-VFC-model RS-NIRU, Video Fear Conditioning for rats - Near Infrared Unit, ver Anexo 1). Las cajas fueron aisladas de ruido y de la luz externa. El piso fue conectado a un generador de choques (modelo ENV-414S, ver Anexo 2). Adicionalmente, se empleó una rueda pequeña (7cm de diámetro con 20 varillas de acero inoxidable alrededor de la circunferencia, ver Anexo 3) fabricada por MED (ENV-113M Response Wheel for Rat) y fue montada en uno de los paneles modulares de la pared lateral de la caja.

También se necesitó una computadora con el programa MED-PC para Windows, con el cual se programó la liberación de los choques para cada caja y el número de giros a la rueda para finalizar el choque y se registró el número y la latencia de las respuestas de escape.

Procedimiento

Antes del comienzo del experimento se tomaron registros diarios durante diez días del peso corporal y del consumo de alimento y agua en condiciones *ad libitum*.

Los sujetos fueron asignados de manera aleatoria a uno de cuatro grupos. Un grupo de ratas fue expuesto a los choques eléctricos con la posibilidad de escapar y fue llamado grupo Controlable (C, n = 8). Otros dos grupos fueron expuestos a los choques inescapables: uno de ellos fue acoplado al primer grupo y fue denominado grupo Incontrolable (I, n = 8), mientras el otro grupo recibió choques con una duración fija de

cinco segundos y fue nombrado grupo Incontrolable Fijo (IF, $n = 8$). Finalmente, un grupo control (CN, $n = 6$) fue mantenido en su caja-habitación en condiciones de línea base durante todo el experimento.

El diseño experimental consistió de cuatro fases, y corresponde a un diseño comúnmente conocido como de tipo “ABAB”. La Fase A, también llamada Fase de “Restricción”, representa una condición de línea base en la que se mantuvo a los sujetos en su caja/habitación con acceso restringido al alimento y agua de las 20 horas a las 8 horas del día siguiente y se tomaron registros del peso corporal y consumo de alimento y agua durante diez días entre las 8 y 9 am. En la Fase B o Fase de “Estrés”, se mantuvo a los sujetos bajo las mismas condiciones de alimentación, pero ellos fueron expuestos a una sesión diaria de 10 choques eléctricos en las patas. Las sesiones de choques ocurrieron entre las 18 y las 20 horas. Se formaron diadas de ratas, tomando un sujeto del grupo C y otro del grupo I y se acoplaron las cajas, resultando en total ocho diadas. La intensidad del choque fue de 0.6 mA y una duración máxima de 10 segundos. Para una de las cajas, llamada “A”, se programó un tiempo variable (TV) 60s sobre la aplicación del choque eléctrico, con posibilidad de terminación de éste al emitir la respuesta de escape (girar una rueda) bajo un programa inicial de razón fija (RF) 2, que fue incrementado en razón de 1 giro más cada vez que el sujeto respondía en más del 80% de las veces con una latencia menor a los 4 segundos. Una segunda caja, llamada “B”, estuvo acoplada al programa de la caja A, es decir, cada vez que la rata en la caja A recibía un choque también lo recibía la rata en la caja B, y cuando la rata de la caja A respondía y, por lo tanto, se terminaba el choque, también terminaba el choque para la rata de la caja B. Así, todas las ratas del grupo C fueron colocadas en la caja A y las ratas del grupo I en la caja B. Los sujetos del grupo Incontrolable Fijo fueron expuestos al estresor con una intensidad igual a la de los otros

grupos pero con una duración fija de 5 segundos, sin posibilidad de escapar. Durante los últimos cinco días de la fase de “Estrés”, se registró el peso de las heces defecadas para todos los grupos, este dato resulta útil para comprobar que en efecto los choques causaron estrés en el organismo, dado que esta medida ha sido utilizada como indicador de estrés (e.g. Gentsch, Lichtsteiner, Driscoll, & Feer, 1982; Snager, Yoshida, Yahyah y Kitazumi, 2000). Al terminar la sesión de choques los sujetos eran regresados a su caja/habitación en el bioterio. Finalmente, se realizó una replicación de las fases A y B (ver Tabla 1).

Los sujetos del grupo control (CN) fueron mantenidos en su caja/habitación durante las Fases A y únicamente manipulados para tomar sus registros de peso corporal, consumo de alimento y agua. Durante la fase de exposición al estresor, los sujetos de este grupo también fueron introducidos a la caja experimental, sin ningún estímulo presente en ella, y sin el choque, durante 10 minutos, que corresponde al promedio de duración de la sesión para las ratas de los demás grupos, y se midió igualmente su índice de defecación, calculado como una razón del peso corporal promedio de los últimos cinco días en que fue registrado el peso de las heces defecadas y expresado en porcentaje.

Tabla 1. Diseño Experimental de Experimento 1

FASES GRUPO	RESTRICCIÓN (A)	ESTRÉS (B)	RESTRICCIÓN (A)	ESTRÉS (B)
C N = 8	Acceso restringido de alimento y agua de las 20 h a las 8 h	10 choques controlables (max 10 s)	Acceso restringido de alimento y agua de las 20 h a las 8 h (periodo oscuridad)	10 choques controlables (max 10 s)
I N = 8	de las 20 h a las 8 h (periodo oscuridad)	10 choques incontrolables acoplados (max 10 s)		10 choques incontrolables acoplados (max 10 s)
IF N = 8		10 choques incontrolables fijo (5 s)		10 choques incontrolables fijo (5 s)
CN N = 6		Sin choques (10 min)		Sin choques (10 min)
DÍAS	10	20	10	20

Resultados

Respuesta de escape y duración del choque

Se obtuvieron los promedios del tiempo que tardaron las ratas en emitir la respuesta de escape (latencia de escape) para las ratas del grupo controlable en cada sesión de exposición a los choques. La latencia promedio de la respuesta de escape se mantuvo alrededor de los 5 segundos en cada sesión (desviación estándar de 1.5 segundos), lo que corresponde a la duración del choque para el grupo Incontrolable Fijo, ya que cada vez que el promedio de latencia por sesión era menor a 4 segundos el requisito de respuesta fue aumentado un giro. Así, no hubo diferencias entre los grupos, al menos en términos del promedio, en la duración de los choques en cada sesión. No obstante, cabe señalar que los rangos en la duración del choque por ensayo en una misma sesión fueron desde 3 hasta 100 (ensayos sin respuesta) décimas de segundo. Los ensayos sin respuesta no superaron el 20% de los ensayos totales en cada fase. El número de giros máximo requerido para lograr la

latencia deseable mayor a 4 segundos fueron 6 giros a la rueda, pero sólo dos sujetos requirieron este valor.

Ingesta de Alimento

El consumo promedio de alimento en gramos y la desviación estándar fue calculada para cada grupo en cada fase del experimento. Durante la primera fase de restricción el consumo promedio fue similar en todos los grupos, 23.25 ± 1.9 para el grupo controlable (C), 22.98 ± 1.8 para el grupo incontrolable acoplado (I), 24.3 ± 3 para el grupo incontrolable con duración fija del choque (IF) y 23.6 ± 2.9 para el grupo control (CN). Durante la fase de exposición a los choques, sólo el grupo control mantuvo el mismo consumo de alimento (23 ± 2.4), el resto de los grupos redujeron su consumo (C, 20.5 ± 1 ; I, 19.98 ± 1.3 ; IF, 21.53 ± 3.5). El consumo promedio de alimento para los grupos experimentales representa el 11.6% de reducción respecto la fase anterior para los grupos controlable e incontrolable fijo, y el 13% para el grupo incontrolable acoplado. En el retorno a la fase de restricción, el consumo vuelve a ser similar en todos los grupos (C, 21.77 ± 1.5 ; I, 21.65 ± 2 ; IF, 22 ± 3 ; CN, 21.5 ± 2.2). Durante la segunda fase de estrés se observó nuevamente una reducción del consumo promedio respecto a la fase previa de restricción en todos los grupos expuestos a los choques, pero no así en el grupo control (C, 20.3 ± 3 ; I, 18.9 ± 1.6 ; IF, 19.7 ± 2.6); CN, 21.6 ± 2.5), reducción que representa el 6.8% menos del consumo en la fase anterior para el grupo controlable, 12.6 y 10.6% para los grupos incontrolable e incontrolable fijo, respectivamente.

La Figura 1 presenta la diferencia absoluta en el promedio de alimento consumido durante ambas fases de “Estrés” en comparación con la fase inmediata anterior en cada grupo (Controlable “C”; Incontrolable “I”; Incontrolable Fijo “IF”; y Control “CN”). Valores

negativos representan una disminución del consumo de comida en la condición de estrés respecto a la condición de restricción inmediatamente anterior; valores positivos representan lo opuesto. Un análisis de varianza de un factor y pruebas post hoc de Bonferroni fueron realizados para cada fase de “Estrés” utilizando la diferencia absoluta en el consumo (reducción en gramos) y no la relativa (porcentajes de reducción señalados arriba), debido a la homogeneidad de varianza. Dicho análisis reveló que, durante la primera exposición a los choques, la ingesta de alimento disminuyó en todos los grupos expuestos a choques y esta reducción fue significativamente diferente del grupo control ($F_{3,26} = 7.11, p = 0.001$), mientras que, durante la segunda exposición a los choques eléctricos, solamente los grupos expuestos a los choques incontrolables difirieron del grupo control ($F_{3,26} = 6.76, p = 0.002$).

Ingesta de Agua

Al igual que en el consumo de alimento se calculó el promedio y la desviación estándar del consumo de agua para cada grupo en cada una de las fases. El consumo de agua también fue similar en la primera fase de restricción para todos los grupos (C, 51.3 ± 5.8 ; I, 48.2 ± 4.5 ; IF, 49.5 ± 5.8 ; CN, 48.1 ± 5.5). Durante la primera fase de estrés, el consumo fue menor en todos los grupos, incluyendo el grupo control (C, 44.9 ± 6.5 ; I, 42.5 ± 4.6 ; IF, 40.7 ± 6.9 ; CN, 44.2 ± 4.4). Dicha reducción en el consumo representa el 12% respecto a la fase anterior para los grupos controlable e incontrolable, y el 18% para el grupo incontrolable fijo, mientras que para el grupo control la reducción observada fue del 8%. El consumo durante el retorno a la fase de restricción fue recuperado sólo en el grupo controlable aunque mostró una gran variabilidad entre sujetos (C, 51.1 ± 10), mientras que el incremento en el consumo en los grupos incontrolables en esta segunda fase de restricción no alcanzó los

niveles de la primera fase (I, 46.5 ± 5.6 ; IF, 45 ± 6.4); el consumo del grupo control fue cercano al de la fase anterior pero menor que el mostrado en la primera fase de restricción (CN, 43.6 ± 5.2). Finalmente, durante la segunda fase de estrés los grupos expuestos a choques redujeron nuevamente su consumo de agua respecto a la fase previa, pero no así el grupo control (C, 48.1 ± 9 ; I, 45 ± 3.9 ; IF, 37.6 ± 6.5 ; CN, 44.3 ± 4.7). Estos promedios en el consumo representan una reducción del 5.7% en el caso del grupo controlable, 3.14% en el caso del grupo incontrolable y del 16.5% en el caso del grupo incontrolable fijo, respecto del consumo promedio registrado en la fase previa de restricción.

La Figura 2 muestra la diferencia absoluta en el consumo de agua promedio (el promedio de la fase de “Estrés” menos el promedio de la fase de “Restricción” previa). En esta figura se puede observar que en ambas exposiciones a las sesiones de choques hubo una reducción en el consumo de agua, aunque la diferencia es mayor en la primera exposición. Un ANOVA reveló diferencias significativas entre los grupos tanto en la primera como en la segunda fase de “Estrés” ($F_{3,26} = 4.20$, $p = 0.013$; $F_{3,26} = 4.393$, $p = 0.015$, respectivamente). Aunque, solamente el grupo Incontrolable Fijo (IF) fue significativamente diferente del grupo control en ambas exposiciones a los choques (Bonferroni, $p = 0.01$).

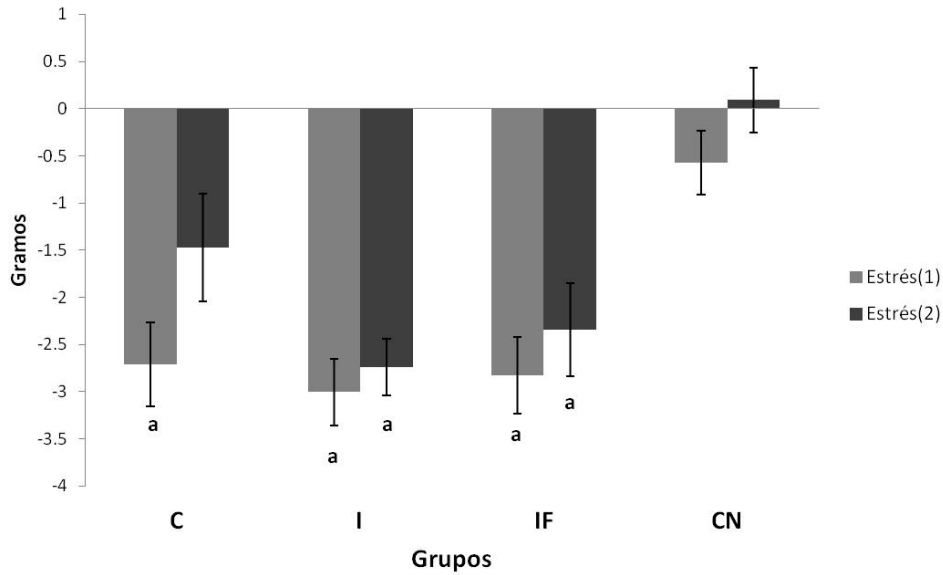


Figura 1. Diferencia en gramos del consumo de alimento por grupo durante las fases de “Estrés” respecto al consumo de la fase anterior. “a” indica los datos que fueron significativamente diferentes del grupo control. Las columnas más claras son los datos de la primera exposición al estrés, mientras que las más oscuras son de la segunda exposición.

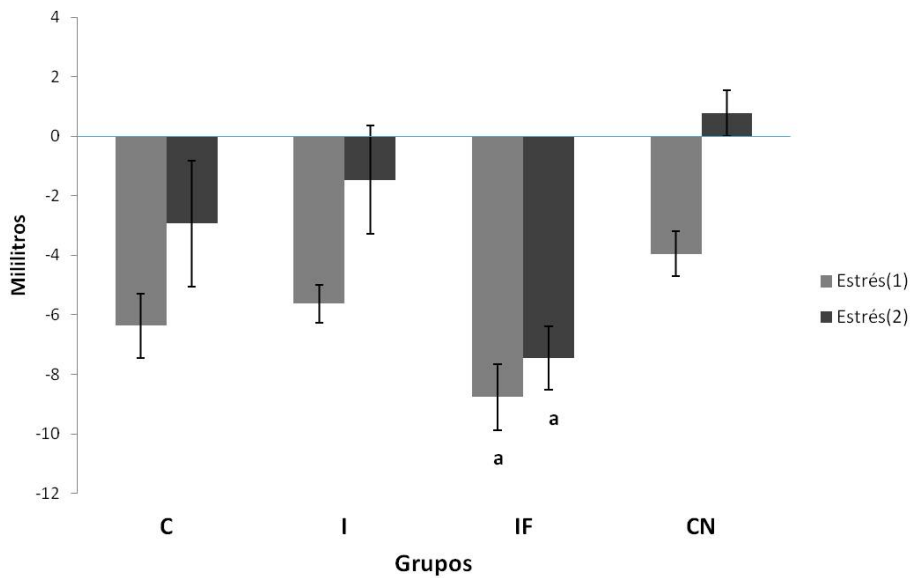


Figura 2. Diferencia en mililitros del consumo promedio de agua durante las fases de “Estrés” en cada grupo. “a” señala los datos que fueron significativamente diferentes del grupo control.

Ganancia de Peso Corporal

La Figura 3 muestra el porcentaje promedio de ganancia de peso corporal por grupo en cada una de las fases del experimento en comparación con la fase previa. Dicho porcentaje de ganancia se calculó a partir de considerar el promedio de peso corporal de la fase anterior como el 100% y dividirlo entre el promedio de la fase a analizar y restarle 100, para expresarlo en términos de ganancia (en caso de ser un valor positivo) o pérdida (en valores negativos). Para esta variable se consideró más relevante tomar para el análisis estadístico no el dato absoluto, como en las variables anteriores, sino el porcentaje de peso corporal ganado en cada fase respecto al de la fase previa, como dato relativo, ya que los sujetos incrementan su peso diariamente como parte del crecimiento, de tal manera que se buscó expresar más bien los cambios observados en la tasa de crecimiento a partir de utilizar la medida del porcentaje de ganancia corporal. Un análisis con el Modelo Lineal General para medidas repetidas y corregido cuando la esfericidad fue violada mostró que hubo diferencias significativas entre las fases (Greenhouse-Geisser $F_{2,28,59.43} = 32.586$, $p < 0.001$), y una interacción entre fase y grupo ($F_{6,858,59.43} = 2.37$, $p = 0.034$). Una prueba de contraste mostró que la primera fase de choques fue significativamente diferente de la fase anterior (línea base) ($F_{1,26} = 4.57$, $p = 0.04$) pero no hubo diferencias significativas entre la segunda exposición a los choques y la fase de restricción previa ($F_{1,26} = 1.587$, $p = 0.219$). Las pruebas de contraste además mostraron que hubo interacción entre fase y grupo en ambas fases de estrés ($F_{3,26} = 3.58$ y 3.70 , $p = 0.027$ y $p = 0.024$, Estrés 1 y Estrés 2 respectivamente) y finalmente, una prueba post hoc de games-howell mostró que el grupo incontrolable acoplado fue significativamente diferente de todos los demás grupos ($p < 0.04$).

Defecación

El porcentaje de defecación fue calculado dividiendo el peso de las heces fecales entre el peso corporal de los mismos días y multiplicarlo por 100. Estos datos se muestran en la Figura 4, en la que se puede observar que todos los grupos expuestos a los choques en ambas exposiciones defecaron más que el grupo control, que sólo fue expuesto a la caja experimental sin choques. Para el análisis estadístico en la primera exposición a los choques se utilizó un ANOVA corregida con pruebas Welch y Brown-Forsythe, debido a que se violó la homogeneidad de varianza de los datos. Este análisis mostró que la diferencia entre los grupos fue significativa ($F_{3,26} = 13.99$, $p < 0.01$; Welch $F_{3,14} = 47.04$, $p < 0.01$; Brown-Forsythe $F_{3,15} = 15.156$, $p < 0.01$) y la prueba post hoc de Games-Howell (que no asume la homogeneidad de varianza) indicó que todos los grupos expuestos a los choques difirieron del grupo Control a nivel significativo de 0.01. Para la segunda exposición a los choques también se realizó un ANOVA y mostró diferencias significativas entre los grupos ($F_{3,26} = 15.41$, $p < 0.01$), pero este dato no puede ser considerado confiable debido a que como en el caso anterior la homogeneidad de varianza fue violada y no se pudo realizar la corrección con las pruebas realizadas en el caso anterior, porque la varianza del grupo control fue 0. La prueba post hoc Games-Howell reveló que todos los grupos expuestos a los choques defecaron significativamente más que el grupo Control ($p < 0.01$). Además, se observó que al interior de cada diada la defecación, aunque no significativa, fue sistemáticamente mayor en los sujetos expuestos a los choques incontrolables que los sujetos con controlabilidad sobre el estresor a los cuales habían sido acoplados.

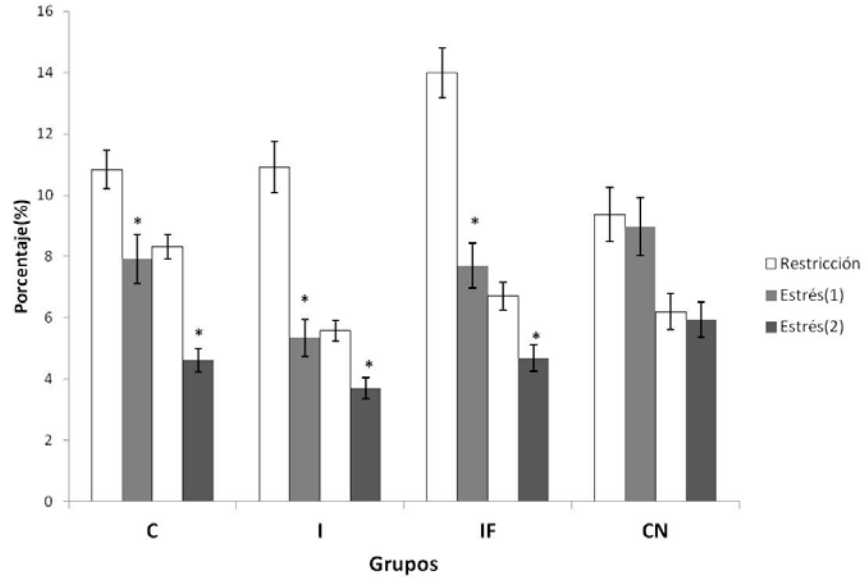


Figura 3. Porcentaje de ganancia corporal promedio para cada grupo en cada fase del experimento en relación al peso promedio obtenido en la fase previa. “*” indica diferencia significativa respecto la fase anterior (MLG para medidas repetidas, $p < 0.05$).

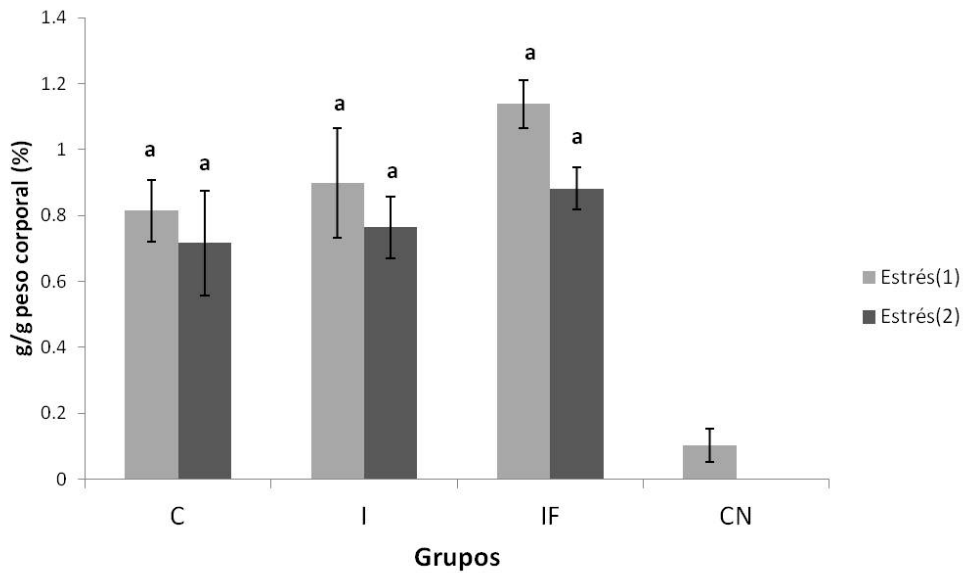


Figura 4. Porcentaje de gramos defecados entre los gramos de peso corporal por grupo durante los últimos cinco días de las fases de “Estrés”. “a” señala los datos que fueron significativamente diferentes del grupo control.

Discusión

Los resultados de este experimento muestran una reducción del consumo de alimento y agua, así como en la ganancia de peso corporal durante las fases de estrés en todos los sujetos expuestos a los choques eléctricos y, aunque los sujetos del grupo control también reducen su ganancia de peso corporal con el paso del tiempo, no lo hacen bajo el mismo patrón de los grupos experimentales, ya que la reducción en el grupo CN no se vio asociada a la fase de estrés como en los grupos expuestos a los choques. Estos resultados son consistentes con lo reportado por González-Torres et al (2010). No obstante, a diferencia de Dess et al (1989) o de González-Torres et al (2010), pero similar a lo reportado por Job y Barnes (1995), el efecto de reducción del consumo de alimento y agua en este experimento parece ser diferente en el grupo Controlable que en los grupos Incontrolables. La reducción en el consumo de alimento durante la segunda exposición al estresor fue mayor en los grupos incontrolables, lo que sugiere que el efecto de los choques controlables se reduce con la exposición prolongada a ellos, mientras que con los choques incontrolables el efecto no disminuye, indicando quizá una mayor habituación al estrés controlable que al incontrolable.

Dess et al (1989) sugirieron que su falla para observar una diferencia significativa entre los grupos controlable e incontrolable fue debida a que sus sujetos eran más grandes de edad que los utilizados generalmente en el paradigma del desamparo aprendido, debido a que las ratas jóvenes son más vulnerables al estrés. Sin embargo, aunque al parecer sus sujetos sí eran mayores que los que emplearon Job y Barnes (1995), los utilizados en el experimento de González-Torres et al (2010) fueron más jóvenes que los empleados en los experimentos tanto de Dess et al (1989) como de Job y Barnes (1995) y no se observaron diferencias; los sujetos empleados en este experimentos son aproximadamente de la misma

edad que los de González-Torres et al (2010). Por lo tanto, la edad no parece ser una variable relevante en este aspecto.

Como lo señalaron Corwin y Buda-Levin (2004), los hallazgos reportados con la utilización de choques eléctricos sobre el consumo de alimento siempre han mostrado contradicción debido a las diferencias en los procedimientos. Dess et al (1989), Job y Barnes (1995), González-Torres et al (2010) emplearon la misma intensidad del choque y cantidad de choques y bajo el mismo programa de tiempo variable 60 segundos, pero difirieron en la duración máxima del choque, 30, 60 y 10 segundos, respectivamente. Pero la duración real del choque depende más de la latencia de respuesta de los sujetos controlables que de la duración máxima programada. Las respuestas de escape utilizadas en todos los experimentos aquí citados y en el presente experimento fueron distintas (dar una revolución en una rueda de actividad, palanquear, meter el hocico en un orificio en la pared, y girar una rueda pequeña, respectivamente). Una comparación entre diferentes topografías de respuesta fue realizada por Hunziker y dos Santos (2007), quienes realizaron un experimento en el que investigaron el desamparo aprendido en ratas manipulando el requerimiento de respuesta empleado. Las ratas que fueron expuestas previamente a 60 choques incontrolables de duración máxima de 10 s y aquellas que no recibieron choques fueron probadas bajo una de cuatro contingencias diferentes de reforzamiento negativo: una contingencia de escape que requería la conducta de correr bajo un programa de RF 1, la misma respuesta de escape bajo un programa de RF 2, o la respuesta de saltar bajo un programa de RF1 (además la duración máxima del choque difirió de 10 s o 30 s). Los resultados mostraron que los choques incontrolables produjeron un evidente déficit en el aprendizaje, es decir, efecto de desamparo aprendido, solamente cuando los animales fueron probados bajo el requerimiento de respuesta de RF 1 de saltar con una duración

máxima de 10 s. Cuando la respuesta de correr fue el requerimiento de respuesta de escape bajo el programa de RF1, las latencias de respuestas, utilizadas generalmente como indicador del aprendizaje, fueron bajas durante todas las sesiones y aún desde el inicio de la sesión. En contraste, cuando la respuesta era saltar (RF1), las latencias fueron inicialmente altas y disminuyeron gradualmente para ambos grupos, tanto el controlable como el incontrolable, pero en menor grado para el grupo incontrolable. Esos datos sugieren que, para el caso del desamparo aprendido, en ocasiones la dificultad para observar sus efectos es por una mala elección de la respuesta de escape utilizada, debido a que se producen diferentes latencias desde el inicio. Las observaciones de Hunziker y dos Santos (2007) pueden explicar la dificultad para encontrar diferencias entre el grupo controlable y el incontrolable. Considerando que las latencias de las respuestas de escape en el estudio de González-Torres et al (2010) fueron muy bajas, la duración del choque para las ratas de ambos grupos se reduce, lo que quizá reduce el efecto de la incontrolabilidad sobre las ratas acopladas al grupo controlable. En contraste, en el presente experimento al utilizar la respuesta de girar una rueda se produjeron latencias altas al inicio y se fueron reduciendo pero se pudo mantener una latencia por encima de los 4 segundos al incrementar el número de giros requeridos, provocando así una mayor duración del choque y permitiendo observar las diferencias entre los grupos.

También hubo diferencias entre los grupos en cuanto al consumo de agua: el grupo expuesto a los choques incontrolables con duración fija mostró una mayor reducción del consumo de agua durante las fases de “Estrés”. Es probable que, a pesar de que la duración promedio de los choques fue la misma para todos los grupos, la variabilidad en la duración dentro de cada sesión dados los ensayos con respuesta y sin respuesta y las variaciones en la latencia del grupo controlable hicieron diferente a los grupos incontrolable acoplado y el

grupo incontrolable fijo, ya que este último grupo no tuvo esta variabilidad en la duración del choque. Adicionalmente, en el grupo IF no se observa la misma atenuación en el efecto del estrés sobre el consumo de agua que en los otros dos grupos, lo que apoya la idea de una menor habituación con los choques incontrolables. Sin embargo, el grupo incontrolable sí mostró la misma atenuación de la reducción en el consumo de agua que el grupo controlable al que fue acoplado a pesar de que también se trataba de choques incontrolables, sugiriendo que la variabilidad en la duración del choque hizo que este grupo tuviera efectos similares a los del choque controlable y fuera distinto del grupo incontrolable fijo.

Es posible que la variación de la duración de los choques inescapables en cada sesión puedan ser considerados como menos predecibles que los choques inescapables con una duración constante y que los choques escapables, si consideramos que la habilidad de escapar de un estímulo aversivo permite al sujeto predecir cuándo terminará el choque tal como lo señalaron Overmier, Patterson y Wielkiewicz (1979). Una duración fija del choque quizá pueda facilitar la predictibilidad de la terminación del choque tal como el uso de un intervalo fijo permite cierta predicción de la disponibilidad del reforzador o del estímulo aversivo. Adicionalmente, se ha reportado que señalar el comienzo o la terminación de choques incontrolables puede evitar que éstos interfieran con el aprendizaje posterior de la respuesta de escape (Jackson & Minor, 1988; Minor, Trauner, Lee & Dess, 1990). Sin embargo, Yela et al (1997) señalaron que la idea generalmente sostenida de que, cuando un estresor se puede predecir ello contribuye a reducir el nivel de ansiedad de los sujetos, sólo se produce cuando el estresor es agudo. Por el contrario, si éste se aplica durante un tiempo prolongado (estresor crónico) la función reductora de la ansiedad, característica de la predictibilidad, desaparece, de manera que dicho componente, que en situación de

incontrolabilidad breve actúa como reductor del miedo, adquiere en fases prolongadas un valor aversivo, que se traduce en ansiedad intensa. Lo que explicaría que los efectos de los choques eléctricos inescapables con duración fija (con cierta predictibilidad) sobre la conducta alimentaria hayan sido los más fuertemente observados.

La defecación fue significativamente mayor en los grupos expuestos a los choques, lo que sugiere que puede ser un indicador adecuado del estrés en el organismo. Adicionalmente, al comparar las diadas de los sujetos del grupo controlable con su respectiva rata acoplada del grupo incontrolable se observó sistemáticamente que las ratas expuestas a los choques con posibilidad de escapar defecan menos que aquellas sin dicha posibilidad, lo que sugiere que los choques incontrolables producen un mayor estrés en el organismo que los choques controlables.

Los resultados son consistentes con la hipótesis del cambio regulatorio, ya que ésta señala que las situaciones de peligro producen una reducción de peso corporal y de consumo de alimento no palatable o regular, así como del consumo de agua, que también es no palatable, como resultado de una estrategia de consumo de tipo conservativa que desarrolla el organismo para disminuir el riesgo (Dess, 1991; Job & Barnes, 1995).

Otra posible explicación es que los cambios observados en la conducta alimentaria se deban a una modificación fisiológica en el organismo en respuesta al estrés. La hormona adenocorticotropa (ACTH), la cual estimula la síntesis y liberación de hormonas suprarrenales como los glucocorticoides, los cuales juegan un papel importante en el metabolismo de los alimentos, se incrementan en respuesta a situaciones estresantes y estos cambios además varían de forma circadiana (Ahlers et al., 1990; Bradbury et al., 1991; Fleshner et al., 1995; Persengiev et al., 1991; Rentana-Márquez et al., 2003; Torrellas et al., 1981). En ratas, la sensibilidad adrenal máxima a ACTH se encuentra al comienzo del

periodo de oscuridad, y la mínima al comienzo del periodo de luz (Dallman et al., 1978; Graf et al., 1988; Kaneko et al., 1981; Nicholson et al., 1985; Yasuda et al., 1976). Sin embargo, el efecto de estas variaciones sobre la conducta alimentaria no es aún claro. La reducción significativa de la ingesta de alimento observada en los grupos expuestos a los choques que tuvieron cercanos al comienzo del periodo de oscuridad puede deberse a una mayor sensibilidad a incrementos ligeros de la ACTH. Por lo que una forma de evaluar si el efecto se debe a estas variables fisiológicas podría ser manipulando el periodo del ritmo circadiano en el cual los choques son administrados, de tal manera que en los periodos de menor sensibilidad a las variaciones de la hormona ACTH podrían no mostrar modificaciones en la conducta alimentaria, a diferencia de lo observado en el presente experimento donde los choques ocurrieron en el periodo de mayor sensibilidad del organismo a estos cambios de ACTH.

Por otra parte, cabe resaltar que los efectos fueron observados principalmente en aquellos sujetos expuestos a los choques inescapables, ya que los resultados mostraron un menor efecto en el grupo expuesto a choques escapables sobre todo en la segunda exposición a éstos. Lo que sugiere que mientras los sujetos expuestos a los choques controlables se recuperan para la segunda exposición probablemente como parte del aprendizaje de la relación entre su respuesta de escape y las contingencias (terminación del estímulo aversivo), los sujetos expuestos a choques inescapables aprenden la ausencia de esta relación, y esto produce efectos en el organismo que han sido comparados con los de la depresión (Willner, 1984; 1986). No obstante, esta explicación sólo podría ser aplicada al caso del consumo de alimento, dado que la ganancia de peso corporal, y la defecación mostró cambios similares entre los grupos controlable y los incontrolables.

En conclusión, resulta interesante explorar con más detalle los posibles cambios producidos en el organismo por la exposición a los choques, por ejemplo los cambios hormonales inducidos en situaciones de estrés, ya que los choques en este caso fueron presentados al comienzo del periodo de oscuridad, donde como ya se mencionó el organismo es más sensible a estos cambios hormonales, para de esta manera esclarecer la primacía o importancia de algunas variables que parecen estar implicadas en el control de la conducta alimentaria, como las estrategias conductuales de adaptación al ambiente propuestas por la ecología conductual y más específicamente por la hipótesis del cambio regulatorio, o bien la simple respuesta fisiológica (hormonal) del organismo a ciertos estímulos.

EXPERIMENTO 2

Experimento 2

De acuerdo con los resultados encontrados del Experimento 1 y en concordancia con otros reportes (González-Torres, López-Espinoza & dos Santos, 2010), los choques eléctricos inducen una reducción del consumo de alimento, agua y ganancia de peso corporal. La propuesta de Dess (1991) sugiere que estos cambios no son una falta de regulación o adaptación a las situaciones estresantes, sino por el contrario es una forma de respuesta efectiva en situaciones de riesgo. Sin embargo, no es claro si esta modificación sigue en realidad una estrategia de enfrentamiento, o es provocado por una disrupción de la conducta de comer inducida por los efectos aversivos de los choques.

Estes y Skinner (1941) señalaron que un estímulo presentado como señalización de la ocurrencia de choques eléctricos provoca supresión de la conducta reforzada por alimento en comparación con la línea base. Esta supresión de la conducta apetitiva puede ocurrir incluso entre sesiones, como demostraron Hackenberg y Hineline (1987), quienes examinaron la disrupción de la respuesta apetitiva (presionar una palanca para obtener alimento, bajo un programa de intervalo fijo) antes y después de sesiones de evitación, ya que al parecer las sesiones de evitación pueden funcionar como un evento aversivo unitario. En un grupo, las sesiones apetitivas eran posteriores a la sesiones de choques eléctricos y para el otro eran anteriores a la sesión de evitación. Se observó una mayor supresión en el grupo que tenía la sesión apetitiva previa a la sesión de descargas eléctricas en las patas y además este grupo mostró efectos residuales más grandes, sugiriendo un posible efecto de anticipación al evento aversivo. Similarmente, Imada, Kondo e Imada (1985) encontraron que un grupo de ratas que fueron sometidas una hora antes del comienzo del ciclo de oscuridad a ocho choques de tres segundos de duración suprimieron las conductas de comer y beber no sólo en la primera hora del ciclo de oscuridad, es decir posterior a las descargas

eléctricas, sino también en la última hora del ciclo de luz, previa a los choques, probablemente como un efecto de anticipación.

En el Experimento 1, las sesiones de choques precedieron siempre al periodo en el que el alimento estaba disponible y siempre ocurrieron antes del comienzo del periodo de oscuridad, así que un efecto de anticipación no pudo ser observado. La siguiente serie experimental, constituida por dos experimentos, tuvo como objetivo evaluar si el momento en que ocurren las sesiones de choques (antes o después del periodo de alimentación), así como el periodo del ciclo luz-oscuridad en que se presenta el alimento y la posibilidad de escapar a los choques afecta diferencialmente el consumo de alimento y agua y la ganancia de peso corporal en ratas.

Experimento 2a

En este experimento se pretendió evaluar si la sesión de choques afecta diferencialmente el consumo de alimento, agua y ganancia de peso corporal dependiendo de si ocurre antes o después del periodo de acceso al alimento y al agua en el periodo de oscuridad. También se investigó si los choques incontrolables afectan de forma distinta el consumo y la ganancia de peso que los choques escapables.

Método

Sujetos

Se utilizaron 20 ratas macho de la cepa *Wistar* de nueve semanas al inicio del experimento y experimentalmente ingenuas. Los animales fueron mantenidos en las mismas condiciones del Experimento 1. Previo al comienzo del experimento se tomaron registros del peso corporal y consumo de chow (Purina®) y agua ad libitum cada 24 horas durante diez días.

Aparatos. Los mismos del Experimento 1.

Procedimiento

Los sujetos fueron asignados azarosamente a uno de cinco grupos. El procedimiento fue similar al del Experimento 1 excepto por el momento en que ocurrió la sesión de choques al día. Dos grupos de ratas fueron expuestos a los choques eléctricos escapables, pero para uno de ellos las sesiones de choques ocurrieron entre las 8 y 10 horas, es decir, después de finalizar el periodo de oscuridad (CA), y para el otro grupo las sesiones de choques ocurrieron entre las 18 y 20 horas, antes del comienzo del periodo de oscuridad (CB). Otros dos grupos fueron expuestos a choques inescapables después del periodo de oscuridad (UA) o antes de este periodo (UB) y ambos fueron acoplados a un grupo controlable. Finalmente, un grupo control (CN) permaneció en su caja habitación.

El diseño experimental en este caso fue "ABA" (ver Tabla 2) ya que según lo observado en el Experimento 1 el efecto más fuerte fue en la primera exposición a los choques, por lo que se consideró que para el objetivo de este experimento no era necesario la replicación de la fase experimental. En las fases "A", el alimento y el agua estuvieron disponibles durante 12 horas en el periodo de oscuridad (de las 20h a las 8h del día siguiente) y se tomaron registros del peso corporal, consumo de alimento y agua diariamente a las 10 horas y fueron considerados como la línea base. En la Fase B o también llamada "Estrés", las ratas fueron mantenidas bajo las mismas condiciones de alimentación que la fase previa, pero fueron expuestas a la sesión de 10 choques eléctricos diariamente por 20 días, bajo el mismo protocolo de choques que en el Experimento 1. Las ratas en el grupo control fueron también localizadas durante 10 minutos en la caja experimental donde se llevaron a cabo las sesiones de choques pero no recibieron choques. Estas sesiones sin choques fueron realizadas diariamente después de finalizar el periodo de

oscuridad, ya que las ratas control del Experimento 1 fueron expuestas a la caja experimental antes de este periodo.

Al igual que en el Experimento 1 se registró la cantidad de gramos totales defecados durante los últimos cinco días de la fase de estrés para todos los grupos.

Tabla 2. Diseño Experimental de Experimento 2a

FASES GRUPO	RESTRICCIÓN (A)	ESTRÉS (B)	RESTRICCIÓN (A)
CA N = 4	Acceso restringido de alimento y agua de las 20 h a las 8 h (periodo oscuridad)	10 choques controlables 8 – 10 hrs	Acceso restringido de alimento y agua de las 20 h a las 8 h (periodo oscuridad)
UA N = 4		10 choques incontrolables acoplados 8-10 hrs	
CB N = 4		10 choques controlables 18- 20 hrs	
UB N = 4		10 choques incontrolables 18-20 hrs	
CN N = 4		Sin choques (10 min)	
DÍAS	10	20	10

Resultados

Ingesta de Alimento

Como en el Experimento 1, se calculó el promedio de consumo de alimento en cada fase para cada grupo, así como la desviación estándar del promedio y la diferencia entre el promedio de consumo de cada fase respecto la fase previa (ver Figura 5). El consumo de alimento promedio para cada grupo durante la primera fase de restricción fue para CA, 19 ± 0.6 ; UA, 19.75 ± 1.2 ; CB, 22.35 ± 1.6 ; UB, 22.37 ± 1.7 ; CN, 23.2 ± 2.9 . Durante la primera fase de estrés los grupos expuestos a choques antes del periodo de alimentación redujeron su consumo en un 9% en el caso del grupo controlable y un 13% en el grupo incontrolable

(CB, 20.35±1.2; UB, 19.4±1.3), mientras los grupos expuestos a los choques después del periodo de alimentación al igual que el grupo control mostraron un incremento promedio en su consumo entre el 3 y 5% (CA, 20±1.3; UA, 20.3±1.3; CN, 24.3±1.7). Para la última fase de restricción el consumo de alimento de todos los grupos expuestos previamente a choques fue similar, excepto el grupo control que mostró un mayor consumo (CA, 21.25±6; UA, 22.4±1.3; CB, 21.5±5.5; UB, 20.5±2; CN, 23.3±1.8) representando un incremento respecto a la fase previa de entre el 5 y 6% para CA, CB y UB, y de hasta un 10% para el grupo UA. Un análisis de varianza de la diferencia en el consumo en la fase de Estrés comparado con la fase anterior mostró diferencias significativas entre grupos ($F_{4,15} = 7.66$, $p = 0.001$; se realizó una corrección con Welch, $F_{4,7} = 7.42$, $p = 0.008$, y Brown-Forsythe $F_{4,9} = 9.553$, $p = 0.05$ debido a que la homogeneidad de varianza fue violada). La prueba post hoc Games-Howell reveló que sólo el grupo UB (expuesto a los choques inescapables y antes del comienzo del periodo de oscuridad) disminuyó su consumo significativamente más que los grupos experimentales (CA y UA), y aunque estadísticamente no fue diferente la disminución del grupo UB con el grupo CB, sólo el grupo UB fue significativamente diferente del grupo control.

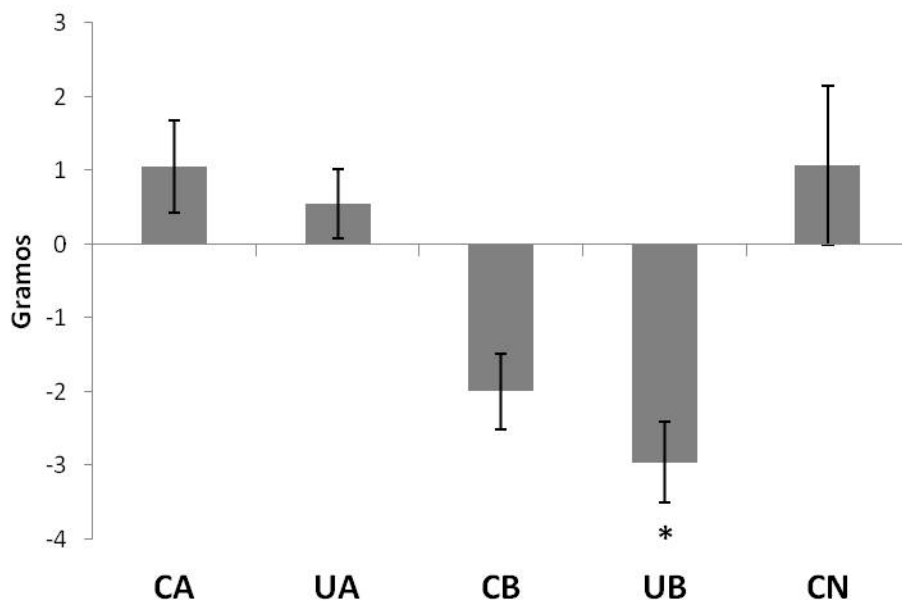


Figura 5. Diferencia en gramos del consumo de alimento por grupo durante las fases de “Estrés” respecto al consumo de la fase anterior. “a” indica los datos que fueron significativamente diferentes del grupo control en la misma fase a partir del análisis de varianza y de las pruebas post hoc Bonferroni donde $p < 0.05$.

Ingesta de agua

Se obtuvo el consumo promedio de agua y la desviación estándar para cada grupo en cada fase del experimento y se calculó la diferencia en el consumo en comparación con la fase anterior. El consumo de agua fue más variable entre los grupos y entre los sujetos de un mismo grupo que el consumo de alimento desde el inicio del experimento. En la primera fase de restricción el consumo promedio de agua para el grupo CA fue de 39.4 ± 3.9 , UA de 39.8 ± 1 , CB de 48.9 ± 6 , UB de 47.2 ± 5.7 y finalmente para el grupo CN de 47 ± 6.4 . Todos los grupos redujeron su consumo durante la fase de Estrés (ver Figura 6), donde la diferencia en el consumo respecto la fase previa es negativa en todos los grupos. La reducción observada en el grupo CA corresponde al 4.5% respecto a la fase previa, para UA del 9.7%, CB del 11.3%, UB del 13.4% y para el grupo CN del 5.4%. Aunque la disminución es más grande en los dos grupos expuestos a los choques antes del periodo de

oscuridad que en los otros grupos, un ANOVA no mostró diferencias significativas entre los grupos ($F_{4,15} = 1.155, p = 0.369$).

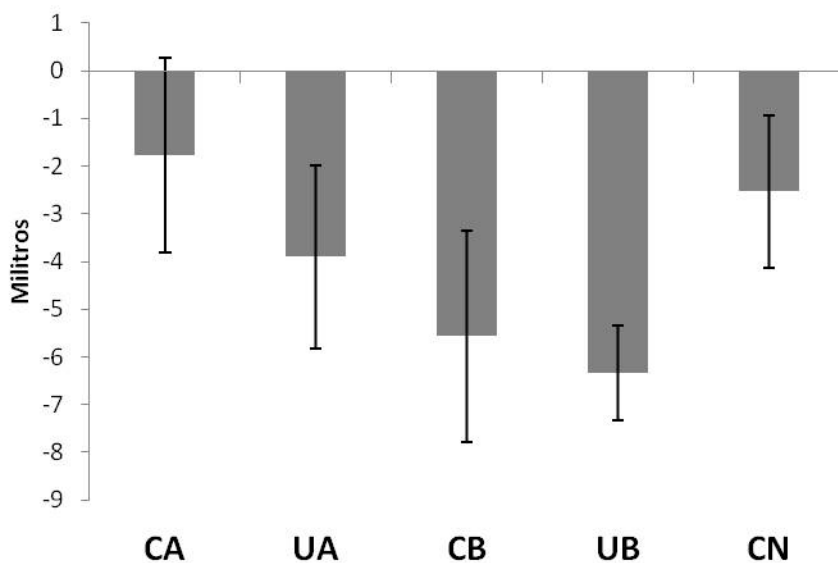


Figura 6. Diferencia en mililitros del consumo promedio de agua durante las fases de “Estrés” en relación a la fase anterior para cada grupo.

Ganancia de peso corporal

La Figura 7 representa el promedio de ganancia de peso corporal por grupo en cada fase comparado a la fase inmediatamente precedente. Hubo una disminución en la ganancia de peso corporal durante la exposición a los choques. Un análisis utilizando el Modelo Lineal General para medidas repetidas mostró que hubo diferencias significativas entre las fases ($F_{2,30} = 45.897, p < 0.001$), y una interacción entre fase y grupo ($F_{8,30} = 2,749, p = 0.021$). La prueba de contraste simple mostró que tanto la fase de choques como la segunda de restricción fueron significativamente diferentes de la primera fase de restricción, es decir, de la línea base ($F_{1,15} = 32.751, p < 0.001, F_{1,15} = 86.851, p < 0.001$, respectivamente). Por otra parte, la prueba post hoc de Games- howell mostró que el grupo expuesto a los choques incontrolables después del periodo de alimentación fue significativamente

diferente del grupo expuesto a choques incontrolables antes del periodo de alimentación ($p = 0.048$).

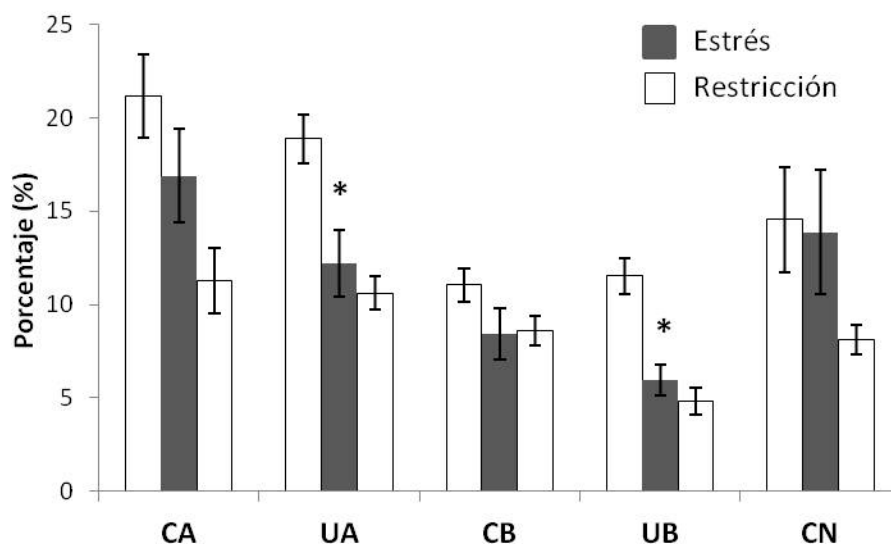


Figura 7. Porcentaje de ganancia corporal promedio para cada grupo en cada fase del experimento en relación al peso promedio obtenido en la fase previa. “*” indica diferencia significativa entre los grupos y diferencia significativa respecto la fase anterior (MLG para medidas repetidas, $p < 0.05$).

Defecación

Igual que en el experimento previo el peso de las bolitas defecadas durante las últimas cinco sesiones de choques fue registrado y calculado en proporción con el peso corporal de esos mismos días (ver Figura 8). La defecación fue mayor en todos los grupos expuestos a los choques eléctricos en comparación con el grupo Control. Una prueba ANOVA corregida con pruebas más robustas Welch y Brown-Forsythe debido a que la homogeneidad de varianza fue violada, mostró una diferencia significativa ($F_{4,15} = 9.637$, $p < 0.001$, Welch $F_{4,7} = 9.55$, $p < 0.01$; Brown-Forsythe $F_{4,11} = 9.63$, $p < 0.01$) y la prueba post hoc Games-Howell indicó que los grupos expuestos a choques eléctricos fue diferente del grupo control ($p < 0.05$ en todos los casos), excepto al grupo CA ($p = 0.273$). Además, una comparación entre diadas (cada sujeto escapable con el sujeto inescapable acoplado)

mostró que los sujetos que recibieron choques inescapables consistentemente defecaron más que los sujetos expuestos a choques escapables a los que habían sido acoplados.

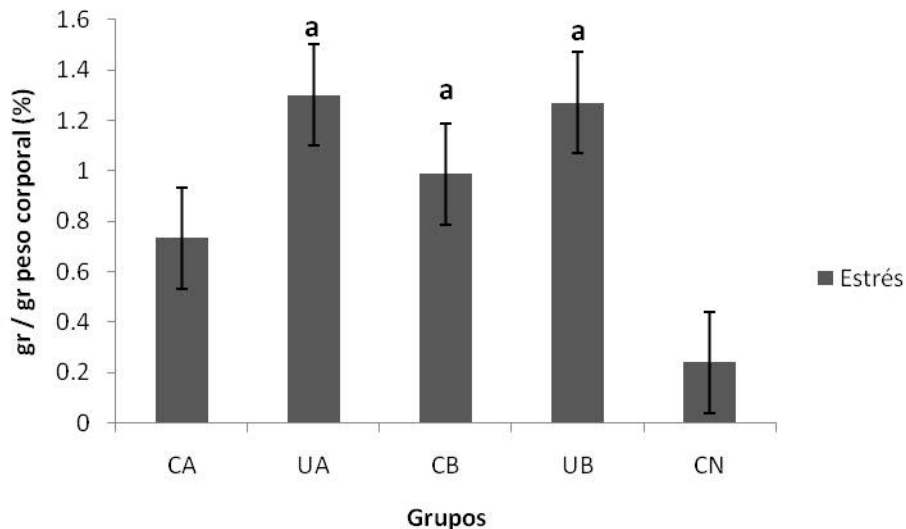


Figura 8. Porcentaje de gramos defecados entre los gramos de peso corporal por grupo durante los últimos cinco días de la fase de “Estrés”. “a” señala los datos que fueron significativamente diferentes del grupo control en la misma fase a partir del análisis de varianza y de las pruebas post hoc Games-Howell donde $p < 0.05$.

Discusión

El consumo de alimento y agua disminuyó en todos los sujetos expuestos a los choques eléctricos, similar a los resultados previamente reportados en otros estudios (Dess, 1991; González-Torres, López-Espinoza, dos Santos, 2010; Ortolani, et al. 2011) y a los observados en el Experimento 1. Sin embargo, esta reducción fue significativa sólo en caso del consumo de alimento pero no así del consumo de agua, probablemente porque las variaciones en el consumo dentro de cada grupo son relativamente más grandes en el caso del consumo de agua y el tamaño de la muestra es pequeño ($n = 4$). Además, el efecto de disminución del consumo de alimento fue significativo solamente en los sujetos expuestos a los choques antes del comienzo del periodo de oscuridad. Este resultado sugiere que los

efectos de una posible anticipación a las sesiones de choques cuando fueron presentados posteriores al periodo de alimentación no ocurrieron o no fueron relevantes. El estudio de Imada, Kondo e Imada (1985) mostró ese efecto de anticipación probablemente debido a que en dicho estudio se analizó el consumo únicamente una hora antes y una hora después de la sesión de choques, mientras que en el presente estudio se midió el consumo total de 12 horas antes o 12 horas posteriores a la sesión de choques lo que pudo haber dificultado la observación del efecto de anticipación que se produce en el periodo más próximo a la sesión de choques. No obstante, sí se observó el efecto de los choques en el grupo que tuvo acceso al alimento posterior a la sesión de choques a pesar de que la medición del consumo fue hecha hasta transcurridas las 12 horas posteriores a los choques que fue durante el periodo de oscuridad.

Se observó una reducción en la ganancia de peso corporal durante la exposición a los choques eléctricos aparentemente en todos los sujetos, pero a diferencia de lo reportado por González-Torres et al (2010), Dess (1991) e incluso con lo observado en el Experimento 1, esta reducción fue significativa solamente en los grupos expuestos a los choques inescapables. Kant y Bauman (1993) reportaron que los animales acoplados, es decir, los que no tienen control sobre la ocurrencia o finalización del evento estresante muestran niveles de corticosterona en plasma más altos que los animales chocados pero que pueden escapar, lo que sugiere que esta condición incontrolable es más estresante. La medida de defecación mostró que los choques eléctricos produjeron mayor defecación que las ratas control. Este resultado sugiere en alguna forma el efecto de los choques eléctricos como estresores. Adicionalmente, la observación de que las ratas que fueron expuestas a los choques inescapables defecaron sistemáticamente más que las ratas escapables puede estar relacionado con la observación de la ganancia de peso corporal la cual parece haber

reducido más en los sujetos precisamente de los grupos sin posibilidad de escapar a los choques.

Con el fin de aclarar si las diferencias encontradas entre el efecto de los choques es dependiente del momento de la aplicación del estresor en sí mismo, previo o posterior al acceso de alimento, o del ritmo circadiano, se diseñó el siguiente experimento.

Experimento 2b

El objetivo de este experimento fue evaluar si la sesión de choques afecta diferencialmente el consumo de alimento, agua y ganancia de peso corporal cuando ocurre antes o después del periodo de acceso al alimento y al agua en el periodo de luz. A partir de los resultados obtenidos en el experimento anterior, se decidió utilizar únicamente choques inescapables.

Método

Sujetos

Se utilizaron 18 ratas macho de la cepa Wistar de entre 14 y 16 semanas de edad al inicio del experimento y experimentalmente ingenuas. Los sujetos fueron mantenidos bajo las mismas condiciones que en el Experimento 2a. El periodo de luz iniciaba a las 8 y el de oscuridad a las 20 horas, al igual que en el experimento previo.

Aparatos. Los mismos del Experimento 1.

Procedimiento

Al igual que en el Experimento 2a, las ratas tuvieron acceso libre al alimento y al agua durante los primeros diez días. El diseño experimental constó de las mismas fases del Experimento 2a y el protocolo de los choques fue similar excepto que, en este experimento,

todos los choques fueron inescapables con una duración fija de 10 segundos; todos los demás parámetros del choque fueron iguales a los del Experimento 1. Todas las ratas pasaron por una condición de línea base en la que el acceso al alimento y al agua fue restringido a 10 horas durante el periodo de luz (9-19 hrs) por diez días consecutivos. Durante la fase de exposición a las descargas eléctricas, las ratas fueron divididas al azar en tres grupos (ver Tabla 3). Dos grupos fueron expuestos a 20 sesiones diarias de 10 choques inescapables. Estas sesiones se llevaron a cabo a las 8 h 40 min para las ratas del grupo expuesto a los choques antes del periodo de alimentación (EA, n = 6) y a las 19 hrs para el grupo expuesto a los choques después del periodo de alimentación (ED, n = 6). El tercer grupo fue mantenido en el mismo programa de alimentación que los anteriores, pero no fue expuesto a las descargas eléctricas, y sirvió de grupo control (CN, n = 6). Al finalizar cada sesión de descargas eléctricas las ratas eran retornadas a su caja habitación.

Registros del peso corporal, consumo de agua y del alimento fueron tomados todos los días a las 19 horas durante todo el experimento. Adicionalmente, se realizaron registros del consumo de alimento a las 11, 14 y 17 horas para monitorear el consumo durante la fase de exposición a los choques eléctricos. También se registraron los gramos defecados dentro de la caja experimental durante los últimos cinco días de la fase de exposición a los choques eléctricos para todas las ratas, incluyendo las control que fueron medidas a la caja experimental sin ningún estímulo programado durante 10 minutos (tiempo promedio de la duración total de la sesión de choques) durante estos días para registrar su defecación y poderla comparar con los grupos experimentales.

Finalmente, después de la fase de choques eléctricos, las ratas fueron retornadas a las condiciones de línea base donde fueron mantenidas durante diez días bajo el acceso restringido de alimento en el periodo de las 9 a las 19 horas.

Tabla 3. Diseño Experimental de Experimento 2b

FASES GRUPO	RESTRICCIÓN (A)	CHOQUES (B)	RESTRICCIÓN (A)
EA N = 6	Acceso restringido de alimento y agua de las 9 h a las 19 h (periodo luz)	10 choques inescapables 8:40 hrs	Acceso restringido de alimento y agua de las 9 h a las 19 h (periodo luz)
ED N = 6		10 choques inescapables 19 hrs	
CN N = 6		Sin choques (10 min)	
DÍAS	10	20	10

Resultados

Ingesta de Alimento

El consumo de alimento fue promediado para cada fase, con su respectiva desviación estándar y se sacó la diferencia en el consumo promedio de alimento de la fase de choques respecto la fase de línea base previa (ver Figura 9). El consumo promedio de alimento durante la primera fase de restricción fue semejante en los tres grupos (EA, 18.5 ± 1.4 ; ED, 17.6 ± 0.8 ; CN, 17.8 ± 1.9). Durante la exposición a la fase de estrés se observó una disminución en el consumo de alimento sólo en el grupo expuesto a los choques antes del periodo de acceso de alimento y dicha disminución fue de sólo el 0.8% respecto al consumo promedio en la fase anterior. Un análisis de varianza de un factor reveló que no hubo diferencias significativas entre los grupos ($F_{2,15} = 2.861$, $p = 0.089$).

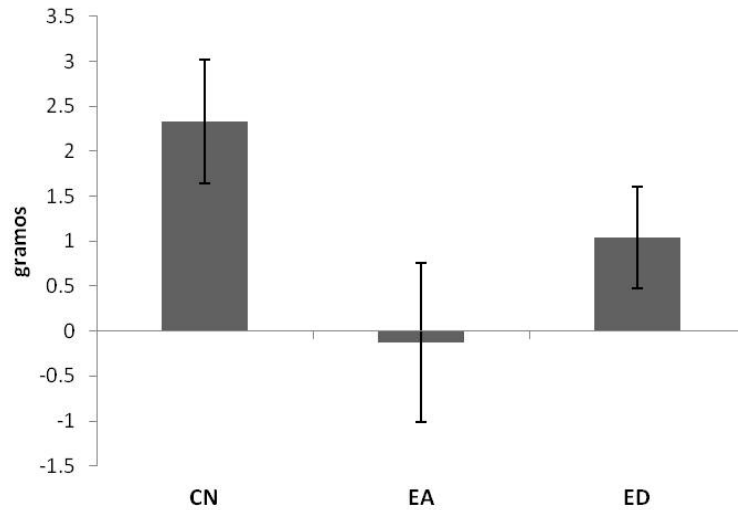


Figura 9. Diferencia en el consumo promedio de alimento de la fase de exposición a los choques respecto de la fase previa para cada grupo.

Adicionalmente, para explorar más a detalle la modificación en el consumo de alimento, y en busca de un efecto de anticipación que como se señaló en el experimento anterior pudo no haberse observado al registrar sólo el consumo total de alimento de 12 horas continuas, y aprovechando que en este experimento el acceso al alimento fue durante el periodo de luz, se realizó un monitoreo del consumo que consistió en registrar la cantidad de alimento consumido en cuatro bloques de 2 o 3 horas. El promedio de este alimento fue sacado para los últimos cinco días de las fases de línea base y durante diez días de la fase de choques. Durante la fase de línea base el mayor consumo de alimento se observó durante las primeras dos horas de acceso al alimento, y el siguiente periodo con mayor consumo fue entre las 14 y las 17 horas; los registros de esta fase no mostraron diferencias entre los grupos. En el monitoreo de consumo durante la fase de estrés se observó que el grupo expuesto a los choques luego del acceso al alimento no mostró una modificación relevante en el consumo durante las últimas dos horas de acceso al alimento, es decir que no se observó anticipación. Los sujetos expuestos a la sesión de choques antes del periodo de

alimentación redujeron su consumo durante las primeras dos horas y luego se recuperan incrementado ligeramente el consumo durante los siguientes dos periodos de alimentación, lo que puede apoyar la hipótesis de incompatibilidad de respuestas o conductas producto de la situación estresante que acaba de ocurrir y la conducta alimentaria, y que dicha competencia se va reduciendo conforme los organismos se recuperan.

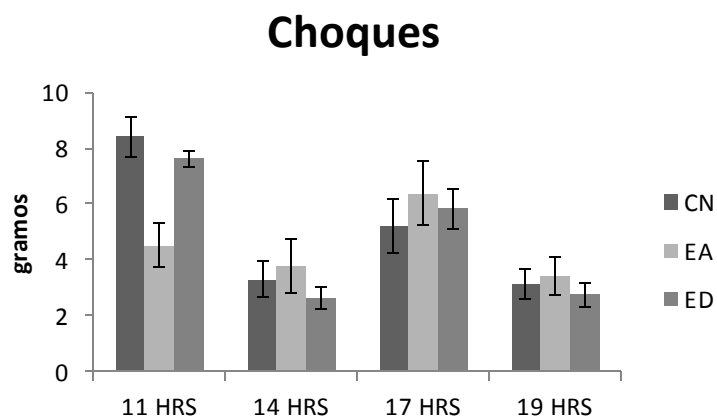


Figura 10. Consumo de alimento promedio de diez días de exposición a los choques registrado en cuatro bloques al día (11,14,17y 19 hrs). Las barras representan los distintos grupos.

Ingesta de Agua

El consumo promedio de agua en mililitros fue calculado para cada grupo en cada fase y utilizado para sacar la diferencia absoluta del consumo promedio de agua de la misma manera que en el experimento anterior y que para el consumo de alimento y es presentada en la Figura 11. El consumo promedio de agua es similar en todos los grupos (EA, 38.5 ± 7.5 , ED, 35.7 ± 3.3 ; CN, 35.1 ± 4.4). Una disminución del 4.8% respecto al consumo previo en el consumo de agua fue observada en el grupo expuesto a los choques antes del comienzo del periodo de alimentación. Sin embargo, un ANOVA de un factor y corregido con pruebas más robustas cuando la homogeneidad de varianza fue violada no arrojó

diferencias significativas entre los grupos (Welch $F_{2,9.133}=4.130$, $p = 0.057$; Brown-Forsythe $F_{2,7.445} = 2.205$, $p = 0.177$).

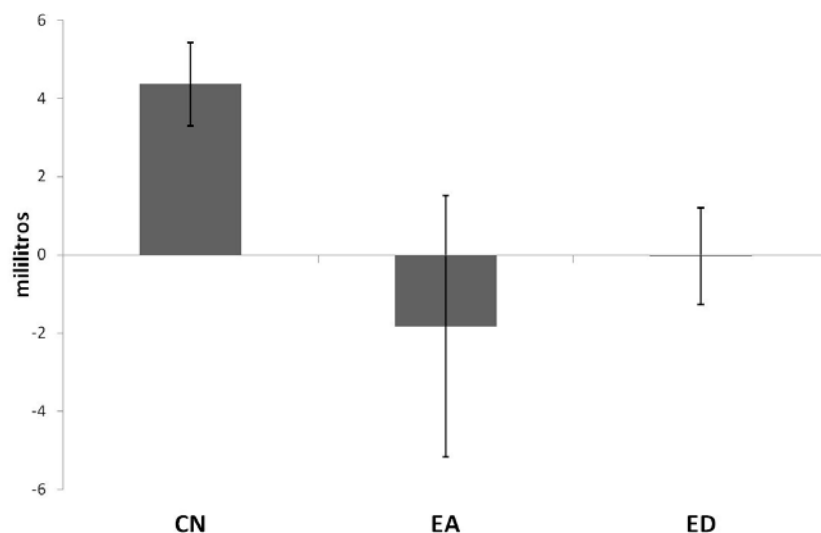


Figura 11. Diferencia promedio del consumo de agua durante la fase de exposición a los choques respecto de la fase previa (restricción) para cada grupo.

Ganancia de peso corporal

En la Figura 12 se muestra la ganancia de peso corporal calculado de la misma forma que en el experimento anterior. En esta figura se puede observar que la ganancia de peso corporal disminuyó en los grupos expuestos a los choques, aunque esta disminución es mayor y más sistemática en el grupo expuesto a los choques antes del periodo de alimentación. Un análisis con el Modelo Lineal General para medidas repetidas y corregido cuando la esfericidad fue violada mostró que hubo diferencias significativas entre la fases (Greenhouse-Geisser $F_{1.429,21.430} = 4.470$, $p = 0.034$), y una interacción entre fase y grupo ($F_{2.857,21.430} = 9.316$, $p < 0.001$). Y una prueba de contraste simple con la primera fase de restricción (línea base) mostró que sólo la fase de choques fue significativamente diferente ($F_{1,15} = 6.045$, $p = 0.027$). Así como la prueba de contraste de la interacción fase y grupo mostró que sólo el grupo expuesto a los choques antes del periodo de alimentación (EA)

durante la fase de choques fue significativamente diferente de los demás grupos ($F_{2,15} = 10.194$, $p = 0.002$).

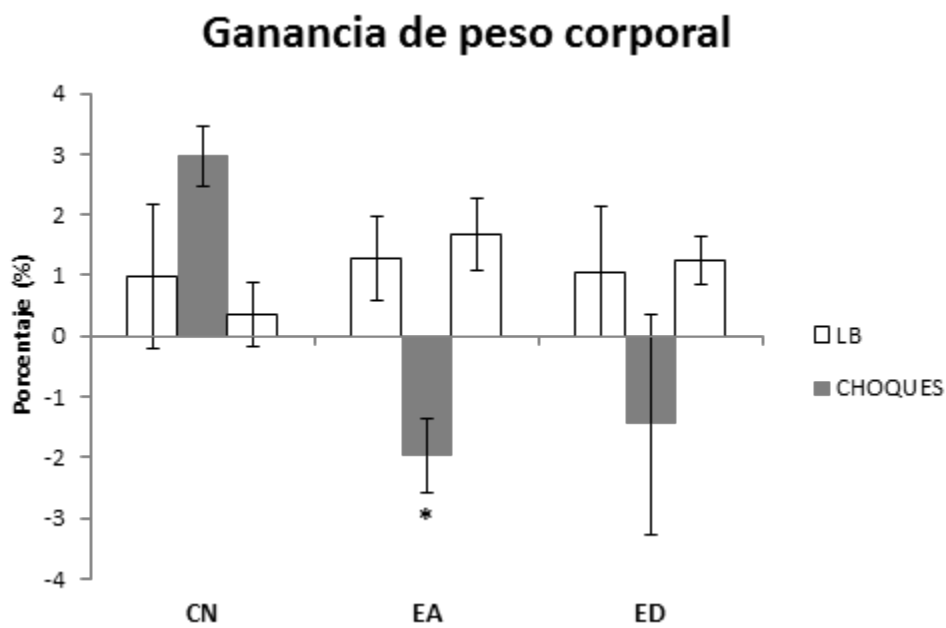


Figura 12. Porcentaje de ganancia de peso corporal durante las fases de línea base (restricción) y la fase de choques, para cada grupo. “*” representa diferencia significativa entre los grupos en esa fase, y diferencia significativa respecto la fase anterior (MLG para medidas repetidas, $p < 0.05$).

Defecación

El índice de defecación fue calculado igual que en el experimento anterior a partir del promedio de peso de las bolitas defecadas en los últimos cinco días en proporción al promedio de peso corporal de esos mismos días. En esta medida se observó una mayor defecación en los dos grupos expuestos a los choques (ver Figura 13). Un ANOVA de un factor fue realizado y corregido cuando la homogeneidad de varianza fue violada e indicó una diferencia significativa entre los grupos (Welch $F_{2,7.010} = 69.008$, $p < 0.001$; Brown-Forsythe $F_{2,9.754} = 36.741$, $p < 0.001$). La prueba post hoc de Games-Howell, que no asume

la homogeneidad de varianza, reveló que los grupos EA y ED fueron significativamente diferentes del grupo CN ($p = 0.001$ y $p < 0.001$, respectivamente) y no hubo diferencias significativas entre EA y ED ($p = 0.872$).

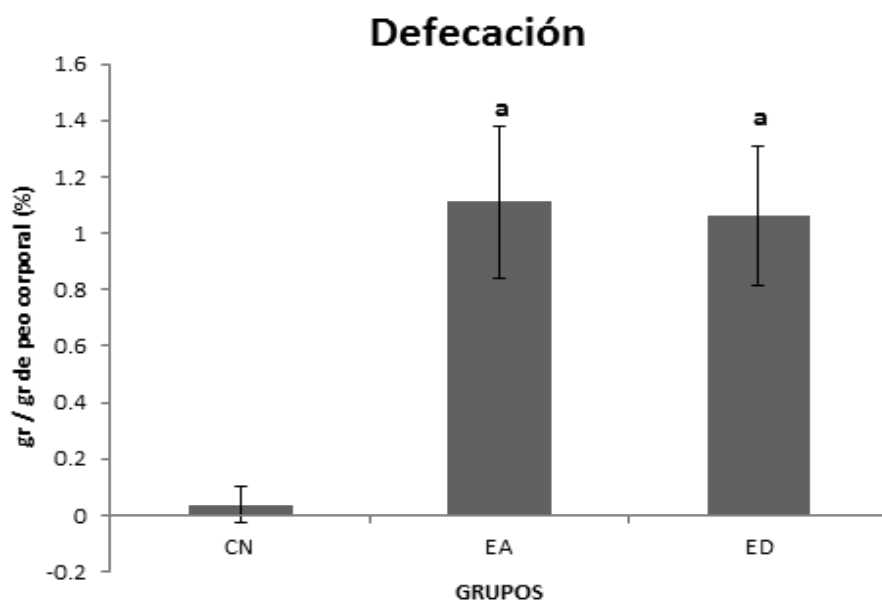


Figura 13. Índice de defecación para cada grupo durante los últimos cinco días de exposición a los choques. “a” representa diferencias significativas respecto al grupo control (ANOVA, $p = 0.5$)

Discusión

Se observó un mayor efecto en el caso del grupo expuesto a los choques antes del periodo de alimentación en prácticamente todas las medidas. Esta observación es congruente con lo observado en el experimento anterior. No obstante, los análisis estadísticos no arrojaron diferencias significativas entre los grupos, a diferencia de los grupos en el experimento anterior que tuvieron acceso al alimento en el periodo de oscuridad, a pesar de que el tamaño de la muestra en este experimento fue incluso más grande en todos los grupos ($n = 6$).

Los resultados de ambos experimentos son consistentes con los reportados por Lester y Fanselow (1992), quienes observaron que el patrón alimentario fue mayormente alterado cuando los choques fueron aplicados durante el periodo de oscuridad que cuando son aplicados durante el periodo de luz. Reportes previos han demostrado que la respuesta endocrina al estrés presenta variaciones circadianas. Al comienzo del periodo de luz se observa el máximo incremento de ACTH y de glucocorticoides en respuesta al estrés en la rata, mientras las respuestas mínimas ocurren al comienzo del periodo de oscuridad (Ahlers et al., 1990; Bradbury et al., 1991; Fleshner et al., 1995; Persengiev et al., 1991; Rentana-Márquez et al., 2003; Torrellas et al., 1981). No obstante, la mayor sensibilidad adrenocortical a la ACTH se encuentra al comienzo del periodo de oscuridad, y la mínima al comienzo del periodo de luz (Dallman et al., 1978; Graf et al., 1988; Kaneko et al., 1981; Nicholson et al., 1985; Yasuda et al., 1976). Por lo anterior, podría considerarse que la reducción de la ingesta de alimento observada en los sujetos expuestos a los choques al comienzo del periodo de oscuridad puede deberse a una mayor sensibilidad a incrementos ligeros de la ACTH, más que a grandes incrementos de la misma. Sin embargo, dado que los choques presentados al inicio del periodo de oscuridad en el experimento 2b a diferencia del 2a correspondían a los que sucedían al periodo de alimentación, los datos no apoyan por completo esta explicación fisiológica del ritmo circadiano en cuanto a la sensibilidad de la situación de riesgo, sino más bien los datos apoyan el hecho de que el efecto es más fuerte pero cuando el periodo de alimentación es restringido al periodo de oscuridad y no al periodo de luz.

No obstante, parece que el ritmo circadiano o el momento de acceso al alimento (luz u oscuridad) no es la única variable implicada, ya que al observar una disminución más sistemática e incluso en algunos casos mayor en el consumo y en la ganancia de peso

corporal en el grupo expuesto a la sesión de choques antes del periodo de alimentación que en el grupo expuesto a estos después de este periodo independientemente de si estos ocurrieron al inicio o final del periodo de oscuridad, resulta necesario pensar en otras variables implicadas como lo son, la incompatibilidad de respuestas ante el estresor y la conducta alimentaria, el tiempo de recuperación, entre otras.

Daniels et al (2008) reportó un incremento significativo en la conducta de acicalarse en ratas expuestas a choques eléctricos en comparación con el grupo control. Dicha conducta bajo situaciones de alta ansiedad o estrés ha sido descrita como un desplazamiento de la actividad que puede ser esencial en la restauración de la homeostasis del organismo (Cohen & Price, 1979; Kametani, 1988). En este contexto, el acicalamiento ha sido considerado como un índice de adaptación conductual a la situación estresante. Posiblemente, los sujetos expuestos a los choques después del periodo de alimentación incrementaron el tiempo que pasaron en algunas conductas como el acicalamiento, y esto les ayudó a recuperarse de los efectos de los choques antes de que viniera el siguiente periodo de alimentación, mientras que los sujetos expuestos a choques antes del periodo de alimentación no tuvieron tiempo suficiente para restablecerse de dichos efectos. Otra posibilidad que no excluye a la anterior es que el incremento en el acicalamiento o en algunas otras conductas como forma de adaptación a la situación estresante es incompatible con la conducta de comer, así que sólo en el grupo expuesto a los choques previo al periodo de alimentación estas conductas interfirieron con el consumo.

Los resultados observados a partir del monitoreo del consumo de alimento muestran que al parecer los animales en un régimen de restricción de alimento empiezan a comer tan pronto el alimento esté disponible (ver Figura 10 barras de 11 hrs). Esto podría explicar por qué no hay efecto de anticipación cuando los choques ocurren después del periodo de

alimentación, ya que en este periodo el consumo es menor, y podría explicar que el consumo en el primer periodo es el más afectado cuando los choques anteceden al acceso al alimento. Es posible hipotetizar que ocurrió algo parecido en el experimento 2a, y que de hecho al ser en el periodo de oscuridad donde los organismos mayor alimento consumen pueden ser también el que más se afecta sobre todo cuando los choques anteceden al periodo de acceso al alimento.

La mayoría de los hallazgos encontrados hasta el momento pueden ser explicados tanto desde una perspectiva fisiológica como resultado meramente de los cambios orgánicos (hormonales, ritmo circadiano) en respuesta a situaciones estresantes como desde una perspectiva ecológica, como una respuesta estratégica del organismo para disminuir el riesgo en situaciones estresantes (Dess, 1991). No obstante, esta última hipótesis supone que los cambios en el patrón alimentario son debidos a una estrategia de tipo conservativa que permitiría disminuir el peligro y tiene más sentido cuando el alimento está disponible en el mismo contexto donde ocurre el estresor. Sin embargo, al igual que el Experimento 1 y el Experimento 2a, el alimento estuvo disponible no en el contexto de choques, sino en la caja habitación donde nunca ocurrieron los choques (sitio “seguro”), así que si la reducción en el consumo de alimento se dio aún cuando el alimento está disponible en un contexto distinto de aquel de alto riesgo y además esta modificación en el patrón alimentario en realidad no permite evitar o escapar del peligro. En este caso, la explicación que cobra mayor fuerza hasta el momento serían las teorías fisiológicas. No obstante, es necesario realizar otros estudios en donde se evalúe si el patrón alimentario es más claramente modificado cuando el alimento se encuentra solamente disponible en el contexto donde la probabilidad de que ocurra una descarga es más alta. Adicionalmente, sería relevante

investigar si el cambio en el patrón alimentario tiene alguna dirección distinta dependiendo de si un cambio en la estrategia de consumo le permite o no evitar o disminuir el riesgo.

EXPERIMENTO 3

Experimento 3

De acuerdo con los hallazgos de los experimentos previos, los choques eléctricos inducen una reducción en la ingesta de alimento, en la ganancia de peso corporal, y en la ingesta de agua, aunque esta última variable fue menos sistemática. Estos efectos son consistentes con las predicciones de la ecología conductual, más específicamente de la propuesta de Dess (1991) sobre la hipótesis del cambio regulatorio, la cual explica que los organismos expuestos a situaciones de riesgo modifican su patrón alimentario a un tipo más conservativo en el cual consumen menos y utilizan sus reservas con el fin de exponerse lo menos posible al peligro. No obstante, esta hipótesis tiene más relevancia cuando la situación de riesgo está relacionada con el contexto o situación de alimentación. En los experimentos anteriores, los choques siempre ocurrieron en un contexto diferente de aquel en el que el alimento estaba disponible y aún así se observó una disminución del consumo. No obstante, según la lógica de la propuesta sobre la hipótesis del cambio regulatorio, podría predecirse que si se expone a los organismos en un contexto particular a choques eléctricos (situación de peligro) y además en ese mismo contexto el alimento está disponible, el consumo se verá más claramente reducido que cuando el alimento está disponible en otro sitio no relacionado con la situación de peligro. Esta propuesta es más cercana también a las prácticas de forrajeo en animales, en donde normalmente la búsqueda de alimento y los lugares donde está disponible están relacionados con una más alta probabilidad de predación (Fanselow, Lester, & Helmstetter, 1988).

Por otro lado, los resultados de los Experimentos 1 y 2 (a) sugieren que los choques inescapables tienen un efecto más sistemático y en ocasiones incluso más fuerte que los choques escapables, por lo que se decidió utilizar para este experimento únicamente los choques inescapables.

Es por lo anterior que este experimento se realizó con el objetivo de evaluar el efecto de los choques eléctricos incontrolables aplicados crónicamente sobre la conducta alimentaria cuando el alimento y el agua se encontraban disponibles en el contexto donde ocurrieron los choques, es decir, dentro de la caja experimental.

Método

Sujetos

Se utilizaron 22 ratas macho de la cepa *Wistar* de nueve semanas de edad al inicio del experimento y experimentalmente ingenuas. Los sujetos fueron mantenidos bajo las mismas condiciones que en el Experimento 1.

Aparatos

Se emplearon cuatro cajas para condicionamiento operante fabricadas por Med Associates Inc y adaptadas para dar choques eléctricos por el piso con un estimulador eléctrico (aversive stimulator standalone / scrambler) en cada uno. Los estimuladores eléctricos fueron iguales a los de las otras dos cajas de miedo condicionado usadas en el experimento 1. Además, se fabricaron contenedores de alimento de lámina con pintura horneada y se colocaron en una pared de la caja, sujetos con una pestaña que era presionada entre dos laminillas de acero inoxidable de la pared. Las botellas de agua para roedores fueron introducidas, una en cada caja, a través de un orificio realizado a una de las láminas de la pared de la caja.

Procedimiento

Al igual que en el experimento anterior, las ratas tuvieron acceso libre al alimento y al agua durante los primeros diez días y se registró el peso corporal, la ingesta de alimento y agua diariamente antes del comienzo del experimento.

El diseño experimental consistió de las mismas fases del Experimento 1 y el protocolo de los choques fue similar excepto que, en este experimento, todos los choques fueron inescapables con una duración fija de 10 segundos; todos los demás parámetros del choque fueron iguales a los del Experimento 1. Durante las fases de exposición a las descargas eléctricas, las ratas fueron divididas al azar en cuatro grupos. Dos grupos fueron expuestos a 20 sesiones diarias de 10 choques inescapables. Estas sesiones fueron programadas entre las 19 y 20 hrs. y uno de los grupos permaneció durante todo el periodo de oscuridad en las cajas donde previamente ocurrió la sesión de choques (ST-CTXT, n = 6), mientras el otro grupo fue regresado a su caja habitación inmediatamente después de terminar la sesión de choques (ST-HOME, n = 4). Dos grupos más fueron utilizados como grupos control: uno de ellos permaneció en la caja experimental durante el periodo de oscuridad por el mismo tiempo que los grupos experimentales pero ningún choque fue programado (CN-CTXT, n = 6), mientras el otro grupo sólo fue colocado en la caja experimental durante el mismo tiempo que los grupos experimentales durante la sesión de choques pero ningún choque fue administrado, y posteriormente las ratas fueron regresadas a su caja habitación (CN-HOME, n = 6).

Resultados

Ingesta de Alimento

Todas las medidas y el análisis estadístico fueron calculadas de la misma forma que en el Experimento 1. El consumo promedio de alimento durante la primera fase de restricción,

línea base, fue semejante en todos los grupos (ST-CTXT, 22.3 ± 1.5 ; CN-CTXT, 22.9 ± 1 ; ST-HOME, 25.3 ± 1.96 ; CN-HOME, 23.6 ± 1.7). La diferencia en el consumo de alimento promedio de las fases de exposición a los choques respecto de la fase inmediata anterior se muestra en la Figura 14. Se observó una reducción en el consumo de alimento durante la fase de “Estrés” en los grupos expuestos a los choques eléctricos tanto en la primera (del 17% para ST-CTXT y del 12% para ST-HOME) como en la segunda exposición a esta fase (16% y 10% respectivamente). Un análisis de varianza de la diferencia en el consumo para cada fase de “Estrés” reveló diferencias significativas entre los grupos tanto en la primera exposición a los choques ($F_{3, 18} = 7.73$, $p = 0.002$) como en la segunda ($F_{3, 18} = 16.16$, $p < 0.001$). La prueba post hoc de Bonferroni sobre la primera exposición a los choques indicó que ambos grupos expuestos a los choques (ST-CTXT y ST-HOME) fue significativamente diferente del grupo control que permaneció en su caja habitación (CN-HOME), pero no difirió del grupo control que fue mantenido en la caja experimental. En la segunda exposición al estresor, la ingesta de alimento fue menor que en la fase previa en ambos grupos expuestos a los choques y fue significativamente diferente de ambos grupos control.

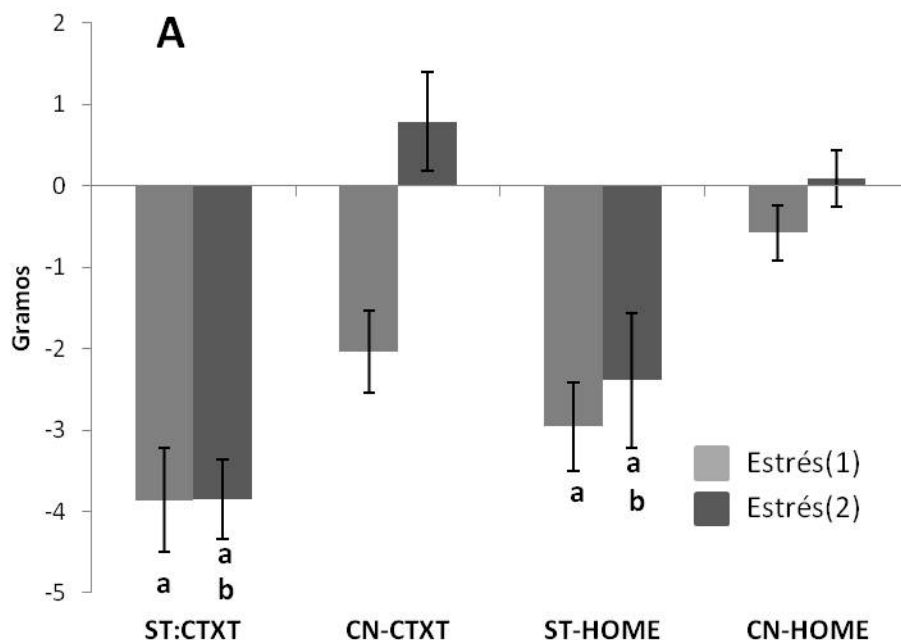


Figura 14. Diferencia entre el promedio de consumo de alimento por grupo en las fases de estrés y la fase inmediata anterior. La letra “a” indica diferencia significativa respecto al grupo CN-HOME. La letra “b” se refiere a la diferencia significativa con el grupo CN-CTXT ($p < 0.05$, ANOVAs separadas para cada fase de “Estrés”).

Ingesta de agua

El consumo promedio de agua para el grupo ST-CTXT fue de 43 ± 3.3 , CN-CTXT 45.8 ± 2.6 , ST-HOME 53.5 ± 5.5 ; CN-HOME 48 ± 3 . La diferencia en el consumo de agua entre las fases de estrés y la fase de restricción previa es presentada en la Figura 15. Todos los grupos mostraron una reducción (del 10, 13 y 8% para ST-CTXT, ST-HOME y CN-HOME) de la ingesta de agua durante las fases de estrés, excepto el grupo control que permaneció en la caja experimental. Un ANOVA para la primera fase de estrés mostró que hubo una diferencia significativa entre los grupos ($F_{3, 18} = 10.513$, $p < 0.001$), y la comparación entre los grupos con las pruebas de Bonferroni mostró que los dos grupos expuestos a los choques eléctricos y el grupo control en su caja habitación fueron diferentes del grupo control en la caja experimental, pero los grupos expuestos a los choques no

difieren del grupo control en la caja habitación, ni entre ellos. Durante la segunda exposición a la fase de estrés, se observó que los sujetos en todos los grupos, excepto en el grupo CN-HOME, redujeron su consumo de agua. Un ANOVA indicó diferencias significativas entre los grupos ($F_{3,18} = 4.86$, $p = 0.012$), aunque cabe señalar que fue necesario realizar una corrección con pruebas más robustas debido a que la homogeneidad de varianza fue violada (Welch $F_{3,8} = 5.65$, $p = 0.021$, y Brown-Frosythe $F_{3,10} = 4.63$, $p = 0.028$). Se utilizó la prueba post hoc de Games-Howell dado que no asume la homogeneidad de varianza y se observó una diferencia significativa entre los grupos ST-CTXT y ST-HOME.

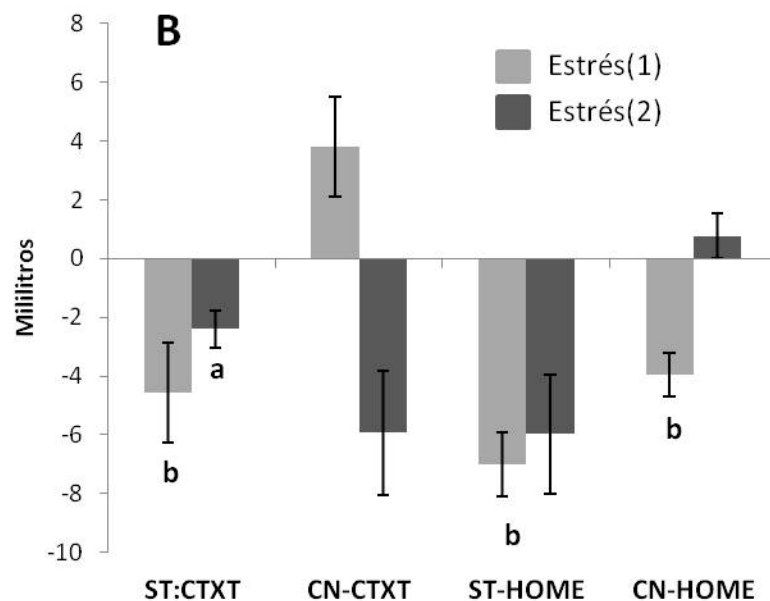


Figura 15. Diferencia entre el promedio de consumo de agua en las fases de estrés y la fase inmediata anterior para cada grupo. La letra “a” indica diferencia significativa respecto al grupo CN-HOME. La letra “b” se refiere a la diferencia significativa con el grupo CN-CTXT ($p < 0.05$, ANOVAs separadas para cada fase de estrés).

Peso corporal

El porcentaje de ganancia de peso corporal en cada fase respecto a la fase anterior es presentado en la Figura 16. Dicho porcentaje de ganancia se calculó a partir de considerar el promedio de peso corporal de la fase anterior como el 100% y dividirlo entre el promedio de la fase a analizar y restarle 100, para expresarlo en términos de ganancia (en caso de ser un valor positivo) o pérdida (en valores negativos). La ganancia de peso corporal disminuyó en las fases de estrés en comparación a la fase previa en ambos grupos expuestos a los choques, pero también en CN-CTXT. Además, se observó una recuperación de la ganancia de peso en el grupo ST-CTXT durante el retorno a la condición de restricción, pero no así en el grupo ST-HOME. Un análisis con el Modelo Lineal General para medidas repetidas mostró que hubo diferencias significativas entre las fases ($F_{3,54} = 36.24$, $p < 0.001$), y una interacción entre fase y grupo ($F_{9,54} = 11.71$, $p < 0.001$). Una prueba de contraste mostró que la primera fase de choques fue significativamente diferente de la fase anterior (línea base) ($F_{1,18} = 63.15$, $p < 0.001$), y la segunda fase de choques también fue diferente de la fase de restricción previa ($F_{1,18} = 40.72$, $p < 0.001$). Las pruebas de contraste además mostraron que hubo interacción entre fase y grupo en ambas fases de estrés ($F_{3,18} = 8.26$ y 6.2 , $p = 0.001$ y $p = 0.004$, Estrés 1 y Estrés 2, respectivamente) y finalmente, una prueba post hoc de Bonferroni mostró que el grupo ST-CTXT fue significativamente diferente del grupo CN-CTXT a nivel marginal ($p = 0.05$).

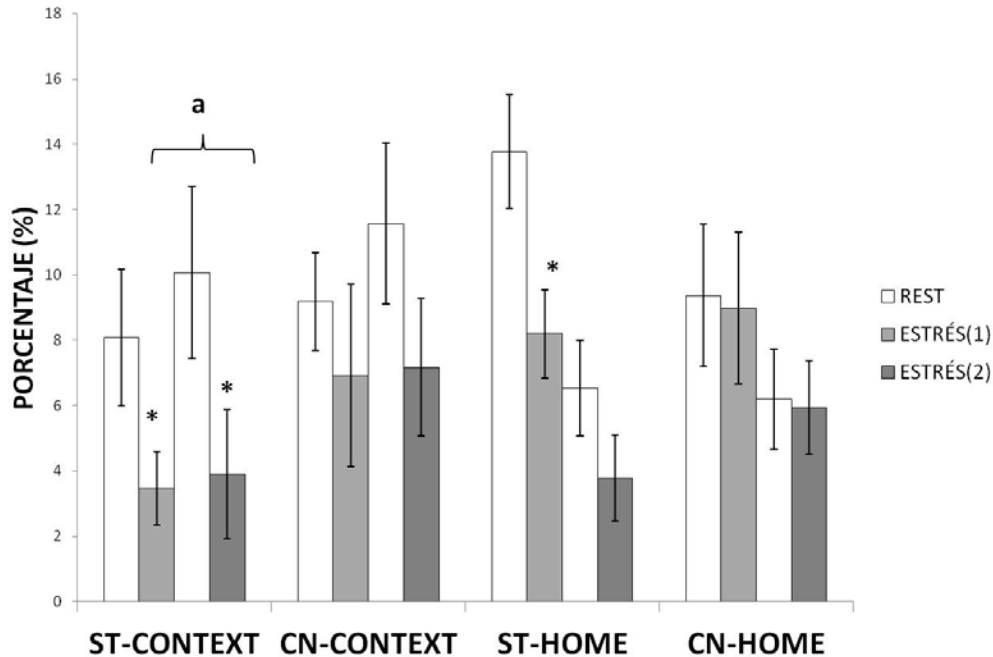


Figura 16. Porcentaje de ganancia de peso corporal promedio por grupo respecto de la fase anterior en cada fase del experimento. El “*” representa la diferencia significativa con la fase previa (MLG, contrastes entre fases e interacción fase*grupo, $p < 0.05$). La “a” representa la diferencia significativa con respecto al grupo CN-CTXT (Bonferroni, $p = 0.05$).

Discusión

Consistentemente con los hallazgos del Experimento 1 y con lo reportado por González-Torres et al (2010) el consumo de alimento disminuyó durante las fases de estrés en ambos grupos expuestos a los choques, y esta reducción fue significativamente diferente del grupo control que permaneció en su caja habitación en ambas exposiciones al estresor, y sólo en la segunda exposición a los choques también fue diferente del grupo control que fue mantenido en la caja experimental. Esta falta de significancia en la reducción del consumo durante la primera exposición a los choques respecto del grupo control que permaneció en

la caja experimental se debió a que durante esta fase se observó una reducción del consumo de alimento en este grupo control, probablemente provocada por un efecto de novedad del contexto donde el alimento estaba disponible, ya que en la fase previa el alimento estuvo disponible en la caja habitación. Este hallazgo es contradictorio por lo reportado por Ordaz, López-Espinoza y Martínez (2005) quienes indicaron que el contexto novedoso facilita la ingesta de alimentos aún en condiciones de saciedad, aunque los sujetos en dicho estudio tenían una historia de restricción de alimento a una hora, mientras que en el presente estudio los sujetos tuvieron alimento disponible durante 12 horas también en la fase previa al cambio de contexto, lo que puede significar que la historia de restricción de alimento en el estudio de Ordaz *op cit.* pudo haber modificado el efecto del contexto novedoso. Sin embargo, este hallazgo es consistente con el hecho reportado de que la novedad induce incrementos significativos en la actividad locomotora, la tasa cardíaca, presión sanguínea y corticosterona en plasma, junto con disminución en el dormir, y observaciones conductuales han mostrado que incrementa la conducta exploratoria en respuesta a la novedad (Beerling et al., 2011; Tang et al., 2005). Este incremento en la actividad y principalmente en la conducta exploratoria puede provocar incompatibilidad con la conducta de comer y por lo tanto una disminución en la ingesta de alimento que luego desaparece en la medida en que el organismo se habitúa al nuevo contexto.

Adicionalmente, cabe destacar que la reducción en la ingesta de alimento fue visiblemente más baja en los sujetos que permanecieron en la caja experimental después de la sesión de choques que en aquellos que fueron retornados a su caja habitación, aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas entre ellos. Este resultado es consistente con las predicciones de la hipótesis de cambio regulatorio (Dess, 1991), ya que si el contexto donde el organismo se alimenta está asociado a un alto riesgo o peligro tenderá

entonces a utilizar la estrategia de tipo conservativa, consumiendo menos alimento y utilizando sus reservas energéticas.

No obstante, los resultados respecto al consumo de agua son distintos que los mostrados en el consumo de alimento, ya que, aunque también hubo disminución en la ingesta de agua en todos los grupos expuestos a los choques, la reducción es mayor en los grupos que regresaron a su caja habitación luego de la sesión de choques y las diferencias significativas fueron observadas principalmente sólo respecto al grupo control que permaneció en su caja habitación. Estos resultados pueden deberse a que el consumo dentro de la caja experimental fue mayor que en la caja habitación independientemente de los choques, como lo sugiere el grupo control en la primera exposición a esta caja. Una posibilidad es que la temperatura ambiental dentro de esa caja pudo producir dicho incremento en la ingesta de agua y que en el grupo expuesto a los choques se observó como una atenuación del efecto de los choques al compararlo con el grupo que recibió las descargas eléctricas y luego fue retornado a su caja habitación. Refinetti (1988) señaló algunas investigaciones donde se ha reportado que la ingesta de agua es afectada por la temperatura ambiente, siendo más alta la ingesta cuando la temperatura es elevada, y menor cuando la temperatura es baja. Adicionalmente, Refinetti (1988) reportó un incremento en la ingesta de alimento cuando la temperatura ambiental fue de 19°C en comparación con ratas alimentadas a temperatura de 29°C y no observó efectos sobre la ingesta al incrementar la temperatura del alimento a 48°C. Este hallazgo de Refinetti apoya el hecho de que, en el consumo de alimento, la temperatura ambiental parece no haber afectado el consumo de alimento y los cambios podrían atribuirse más bien al efecto de los choques y del contexto, pero el consumo de agua sí se pudo haber afectado por esta variable.

Finalmente, la ganancia de peso corporal fue sistemáticamente reducida durante las fases de estrés en los dos grupos expuestos a los choques y esta reducción es significativamente diferente de la ganancia en la fase anterior al menos en la primera exposición a los choques. Esto sugiere que el contexto puede jugar un rol importante en la habituación al estrés. Aunque, al analizar el grupo control que permaneció en la caja experimental y que no recibió choques se pudo observar también una reducción en su ganancia de peso corporal en ambas ocasiones en que se expuso a dicha caja. Lo que puede sugerir que más bien, la caja experimental pudo incrementar el gasto calórico en todas las ratas ya sea por incremento en la temperatura ambiental o por el incremento de la actividad, disminuyendo así su peso corporal. No obstante, la reducción en la ganancia de peso en el grupo chocado es mayor que en la del grupo control, así que es posible que haya ocurrido un efecto aditivo de las variables antes mencionadas y del efecto de los choques.

Otro dato interesante fue que durante la segunda fase en condiciones de línea base, es decir, sin choques, los sujetos que fueron mantenidos en la caja donde se suministraron los choques durante la fase de estrés y que luego fueron mantenidos en su caja habitación durante condiciones de línea base, recuperaron su ganancia de peso corporal a niveles similares a los previos a la exposición de los choques, mientras que las ratas que fueron mantenidas siempre en su caja habitación aún después de la sesión de choques no recuperaron su ganancia de peso corporal durante la fase sin exposición a los choques. Quizá el contexto de la caja experimental al estar altamente relacionado con los choques permitió una mayor discriminación entre las fases donde no ocurría el choque y en las que sí ocurría, es decir, esto permitió tener una mayor predicción de los choques en el grupo que permaneció en la caja experimental durante la fase de choques y en su caja habitación durante las condiciones de línea base, mientras que en el grupo que permaneció siempre en

su caja habitación, aún después de haber sido llevado a la sesión de choques en algunos días (fases de estrés), esta discriminación y predictibilidad de los choques fue más difícil. Jackson y Minor (1988), así como Minor, Trauner, Lee y Dess (1990) han reportado que señalar el comienzo o la terminación de choques incontrolables puede evitar que éstos interfieran con el aprendizaje posterior de la respuesta de escape, indicando un menor efecto de estos choques señalados en momentos posteriores a su exposición. No obstante, Yela, Salgado, Gómez, Santamaría y Ayuso (1997) indicaron que si el estresor es crónico la función reductora de la ansiedad, característica de la predictibilidad, desaparece, de manera que dicho componente, que en situación de incontrolabilidad breve actúa como reductor del miedo, adquiere en fases prolongadas un valor aversivo, que se traduce en ansiedad intensa. De tal manera que el efecto de la predictibilidad del estímulo aversivo depende de si éste es crónico o agudo: en el primer caso, se incrementa la ansiedad en el organismo, mientras que en el segundo se disminuye.

Considerando que el contexto puede funcionar como una señal del inicio o finalización del choque y por lo tanto como un buen predictor de la presencia o ausencia del choque, sobre todo en el caso del grupo donde las fases restricción y choque se llevan a cabo en contextos completamente distintos (ST-CTXT). Esta mayor predictibilidad del choque por el contexto, explica la recuperación de la ganancia de peso corporal en la fase de retorno a restricción sin choques en el grupo ST-CTXT, fase donde el contexto (caja habitación) predice claramente la ausencia del choque en dicho grupo, mientras que para el grupo ST-HOME, la caja habitación no es un predictor claro, ya que en la fase de choques el animal podía ser sustraído de dicha caja y llevado a la sesión de choques. Además, explicaría el mayor efecto de reducción durante las fases de choques, ya que en la fase propiamente de estrés, el contexto en este grupo predice altamente a la presencia de

choques incontrolables y siguiendo la propuesta de Yela et al (1997) esto produce mayor ansiedad debido a que es un estresor crónico. En conclusión, estos datos sugieren que los choques eléctricos inducen una disminución del consumo de alimento y agua, aunque al parecer los efectos de los choques sobre la ingesta de alimento son más consistentes que sobre el consumo de agua y ganancia de peso corporal, probablemente debido a que estas dos últimas variables son más sensibles a modificaciones en algunos factores extraños, como la temperatura ambiental y la actividad, entre otras. Por lo tanto, resulta necesario un estudio cuidadoso de estas variables y probablemente, conclusiones más claras puedan ser obtenidas sobre el efecto de los choques en la conducta alimentaria a partir de análisis del consumo de alimento, dado la sistematicidad encontrada. Esta variable, ingesta de alimento, además da la posibilidad de un análisis más fino sobre la conducta alimentaria, si se consideran medidas que permitan establecer los patrones alimentarios, como frecuencia de comidas dentro de un periodo de acceso al alimento, tamaño de cada comida, intervalo entre comidas, latencia de la conducta de comer, entre otras.

EXPERIMENTO 4

Experimento 4

Como ya se señaló en la discusión del Experimento 3, la reducción del consumo de alimento y agua inducidos por la exposición a una situación estresante, como en este caso, las descargas eléctricas puede ser vista como lo sugiere la hipótesis del cambio regulatorio propuesta por Dess (1991) como una estrategia del organismo para disminuir la exposición a la situación de riesgo. La hipótesis del cambio regulatorio implica cierta capacidad de anticipar el riesgo en la situación, y los experimentos anteriores sugieren que esta anticipación no ocurre. No obstante, en todos los experimentos anteriores, el cambio en la conducta del sujeto no afectaba la exposición del sujeto al riesgo, debido a los diseños experimentales utilizados, ninguna modificación en la conducta alimentaria proveía una forma de evitar las descargas eléctricas o de minimizar el tiempo en que se exponía a la probabilidad de tales descargas. Por lo que se planteó la necesidad de realizar otro experimento donde el sujeto tuviera la posibilidad de minimizar el riesgo a través de un cambio en su conducta alimentaria. Adicionalmente, medidas más detalladas como la frecuencia de comidas durante el periodo de acceso al alimento, la duración y el tamaño de cada episodio de comida, así como los intervalos entre comidas podrían ayudar a investigar mejor las modificaciones que ocurren en el patrón alimentario cuando el organismo se encuentra en situaciones de riesgo.

Buscando desarrollar una situación de búsqueda de alimento relativamente sencilla en la que estas variables pueden ser medidas, Fanselow y Lester (1988) realizaron una serie de experimentos dentro de una caja experimental con dos compartimentos: uno de ellos considerado como de “nido” donde el animal nunca recibió descarga, y el otro fue considerado como “forrajeo”, dado que en este compartimento el animal podía obtener pellets de comida por presionar una palanca y donde en la fase experimental se

programaron 25 descargas eléctricas aleatoriamente durante las 24 horas. A partir de este diseño ellos reportaron que los choques eléctricos provocaron modificaciones en el patrón alimentario, disminuyendo el número de visitas que las ratas hacían al compartimento de la caja donde podían obtener alimento, es decir, redujeron la frecuencia de comidas, pero incrementaron el tamaño de cada comida como una forma de compensación. Con estas modificaciones en el patrón alimentario las ratas pudieron evitar varios de los choques programados por pasar menos tiempo en el compartimento de “forrajeo”, sin disminuir su ingesta total en el periodo de 24 horas. Lo que sugiere que el tiempo que el animal tiene para forrajear puede determinar la reducción en la ingesta total o no, ya que al reducir las horas de disponibilidad al alimento de 12 horas, como en los experimentos anteriores, no se observó compensación en el consumo. Sin embargo, Fanselow y Lester (1988) adicionalmente, probaron si este efecto era en realidad provocado por los choques relacionados al compartimento de “forrajeo”, o simplemente se debía a un estado provocado en general por los choques eléctricos en sí mismos, para lo cual realizaron un experimento en el que en una condición los choques fueron presentados en una sesión masiva previo al acceso a la caja experimental donde forrajeaban, y observaron que las ratas redujeron su ingesta total de alimento ingerido en un periodo de 24 horas. Este último resultado reportado por Fanselow y Lester (1988) es similar a lo observado en los experimentos previos de esta tesis, ya que en ellos las descargas eléctricas no estaban relacionadas directamente con el forrajeo o la disponibilidad de alimento, porque se presentaba el alimento en contextos distintos, como en el Experimento 1 y 2, o cuando fue presentado el alimento en el mismo contexto donde ocurrieron las descargas, Experimento 3, de cualquier forma la sesión de choques tenía una duración corta y era previa al inicio del acceso al alimento.

A partir de los hallazgos de los experimentos previos, y de los resultados reportados por Fanselow y Lester (1988), se diseñó el Experimento 4 con el objetivo de evaluar el efecto de choques eléctricos inescapables sobre el patrón de consumo de alimento en ratas *Wistar* durante el periodo de oscuridad en un programa simulador de forrajeo a partir del cual nos permitiera contrastar los efectos de las descargas eléctricas cuando éstas si están asociadas al momento de forrajeo, con los experimentos previos donde esto no ocurrió. El programa de forrajeo que se utilizó fue similar al empleado por Fanselow y Lester (1988), pero diseñado previamente por Collier, Hirsch, y Kanarek (1977), dado que ya había sido empleado para fines parecidos. Este programa consiste en un diseño experimental de economía cerrada en el cual las ratas tienen control sobre su conducta de forrajeo. Las ratas en el diseño original viven en la caja experimental 24 h al día y al presionar una palanca (procuramiento) podía tener acceso a otra palanca (forrajeo) sobre la cual cada presión le resultaba en alimento, y podía obtener así todo su alimento. En este diseño la rata determina cuantas comidas hace y qué tan grandes son cada una de ellas, de tal manera que este diseño nos permite analizar medidas más finas de las modificaciones en el patrón alimentario y por lo tanto se planteó también el objetivo de observar si las modificaciones en el patrón de forrajeo cambian de dirección cuando tales modificaciones le posibilitan al organismo disminuir o posponer el número de choques recibidos. Sin embargo, a diferencia del procedimiento empleado por Fanselow y Lester (1988) en este experimento los sujetos sólo tuvieron disponible el alimento durante 12 horas, en el periodo de oscuridad, y no tuvieron acceso a un compartimento de “nido” o de seguridad, debido a que uno de los problemas que Fanselow y Lester tuvieron fue que no pudieron controlar el número de choques que recibió cada sujeto al final de cada sesión, ya que el sujeto podía permanecer largos periodos de tiempo en la zona segura, lo que dificulta las comparaciones entre

sujetos. Además, se consideró que de esta forma se estaría forzando al organismo a emplear estrategias de forrajeo más efectivas, dado que el momento de disponibilidad al alimento era sólo de 12 horas, y era el mismo en el que podrían ocurrir los choques. Esto nos permitiría contrastar los efectos observados entre los experimentos previos donde a partir de este periodo de acceso de 12 horas no hay compensación de alimento, sino una reducción, y lo reportado por Fanselow y Lester, que cuando las descargas son asociadas al momento del forrajeo, parece que sí hay una serie de compensaciones que no modifican el consumo global pero sí el patrón alimentario. Adicionalmente, los choques en este experimento fueron programados en distintos momentos del programa de forrajeo, ya sea en el componente de procuramiento o en el de forrajeo, o en ambos aleatoriamente, con la finalidad de analizar diferentes maneras de ajustarse a las contingencias.

Método

Sujetos

Se emplearon 6 ratas macho de la cepa *Wistar* de 16 semanas de edad al comienzo del experimento y experimentalmente ingenuas. Se mantuvieron en las mismas condiciones que en los experimentos previos, con la única diferencia de que el alimento provisto durante todo el experimento fue amaranto.

Aparatos

Se utilizaron los mismos materiales del Experimento 3 incluyendo las cajas de condicionamiento operante adaptadas para poder administrar choques por el piso y las dos cajas de evitación. Dentro de las cajas se utilizó una palanca retráctil colocada en la pared frontal de la caja en el extremo derecho, y otra palanca no retráctil al lado izquierdo de la misma. En el centro de la pared se colocó un receptáculo para recibir el amaranto que caía a

partir de la activación de un dispensador de pellets de marca MED donde se colocó el amaranto.

Procedimiento

Una semana antes del comienzo del experimento se colocaron dos contenedores de alimento fabricados en lámina dentro de la caja habitación con 50 gramos de amaranto diariamente en condiciones de acceso libre con la finalidad de que las ratas se habituaran al consumo de este nuevo alimento.

El diseño experimental constó de siete fases (ver Tabla 5). En todas las fases los organismos fueron alimentados durante el periodo de oscuridad (de las 20 a las 8 horas del día siguiente) dentro de la caja experimental, y en todas las fases las ratas tuvieron control del número de comidas en este periodo y del inicio y final de cada comida. La primera fase es nombrada de “Adquisición” en la cual los organismos fueron llevados a la caja experimental al comienzo del periodo de oscuridad (20 horas) donde se programó que las presiones en la palanca izquierda proporcionarían una entrega de amaranto mediante la activación de nueve giros del dispensador (aproximadamente 0.078 gramos en cada entrega). Durante un día se programó que cada presión de la palanca proporcionara alimento (RF 1); en los siguientes dos días se incrementó el requisito a 2, luego a 5 por otros dos días más, y finalmente se incrementó a 10 presiones de palanca para obtener cada entrega de amaranto durante tres días consecutivos. Al finalizar el periodo de oscuridad (a las 8 horas) las ratas fueron retornadas a su caja habitación y puestas en el bioterio hasta las 20 horas.

La siguiente fase fue tomada como “línea base”, en la cual el programa que se puso en efecto en las cajas experimentales fue un programa encadenado en donde dos componentes fueron enlazados. El primer componente fue llamado de “procuramiento”

donde diez presiones en la palanca izquierda provocaban la exposición de la palanca derecha, pero si ocurría una pausa mayor a 60 segundos entre las respuestas, el contador de las presiones acumuladas hasta el momento se reiniciaba, y el organismo debía cumplir otra vez el criterio de diez presiones. Una vez cumplido este criterio, un segundo componente entraba en función, componente de “forrajeo”. En este componente cada presión en la palanca derecha accionaba el dispensador de amaranto. Luego de cuatro minutos de que la rata no presionaba la palanca, ésta se retraía y comenzaba de nuevo el componente de procuramiento. Durante el tiempo en que estaba en efecto este componente de “forrajeo”, las presiones de la palanca izquierda eran inoperativas.

Durante la Fase 3, llamada “choques al azar”, el programa dentro de las cajas experimentales fue el mismo que en el experimento anterior, un razón fija 10 (RF10) en el componente de procuramiento y un programa de reforzamiento continuo (RFC) en la palanca del componente de forrajeo. Sin embargo, en esta fase se programaron 25 choques de una intensidad de 0.6 mA y una duración de 10 segundos, que podían ocurrir aleatoriamente durante todo el periodo de oscuridad bajo un programa de IV 20 min, donde el rango fue desde 1 minuto hasta 66 minutos. Posteriormente, en la Fase 4, se retornó a los sujetos a condiciones de línea base (mismo programa de forrajeo sin choques).

Durante la Fase 5, se programaron 25 choques pero estos ocurrieron sólo en uno de los dos componentes del programa de alimentación: para la mitad de los sujetos los choques ocurrieron durante el componente de procuramiento con un intervalo variable de 20 minutos, mientras que para la otra mitad los choques ocurrieron durante el componente de forrajeo bajo un programa de intervalo variable de 4 minutos. Estos valores fueron obtenidos a partir del tiempo promedio que duró en total todos los componentes de “procuramiento” en cada sesión y dividirlo entre los 25 choques que fueron programados;

de la misma forma se calculó el intervalo entre choques para el caso del componente de “forrajeo” durante la condición de línea base. El programa de alimentación fue el mismo.

La Fase 6 fue un retorno nuevamente a línea base durante 15 días más. Finalmente, la Fase 7 fue igual a la Fase 5 pero los sujetos que recibieron choques en componente de procuramiento durante la Fase 5 ahora recibieron choques durante el componente de forrajeo y a lo opuesto ocurrió para la otra mitad de sujetos.

Se registró la duración de cada componente, así como del número de entradas al componente de forrajeo, el intervalo de tiempo transcurrido entre el final de una comida y el comienzo de la siguiente, el número de presiones en la palanca derecha realizadas en cada ocasión que entró al componente de forrajeo (tamaño de cada comida) en cada sesión de 12 horas en la caja experimental (periodo de oscuridad) diariamente durante todo el experimento. La duración de todas las fases, excepto la primera, fue de 15 días, tiempo en que aproximadamente se estabiliza la frecuencia de comidas según lo reportado por Lester y Fanselow (1992).

Tabla 5. Diseño Experimental de Experimento 4

FASE	Fase 1 Adquisición	Fase 2 Línea Base	Fase 3 Choques al Azar	Fase 4 Línea Base 2	Fase 5 Choques en cada componente	Fase 6 Línea Base 3	Fase 7 Choques en cada componente
PROCEDIMIENTO	RF 1 (1)	RF10:CRF	RF10:	Igual	RF10:CRF	Igual	RF10:CRF
	RF 2 (1)		CRF	a	+	a Fase	+
	RF5 (2)		+25	Fase 2	25 choques	2	25 choques
	RF10 (3)		choques al azar		en comp procura- miento		en comp de forrajeo
					RF10:CRF		RF10:CRF
					+		+
					25 choques en comp de forrajeo		25 choques en comp procura- miento
DÍAS	7	15	15	15	15	15	15

Resultados

La Figura 17 muestra el promedio de los seis sujetos calculado para las distintas variables durante los últimos cinco días de la fase de “Línea base” (LB), los primeros cinco días de las fases de exposición a los choques (CH INICIO) y los últimos cinco días de exposición a los choques eléctricos (CH FIN). Los datos se agruparon de acuerdo a las distintas condiciones de exposición a los choques, choques al azar (línea negra punteada), choques en forrajeo (línea negra continua) y choques en procuramiento (línea gris punteada), con su respectiva fase previa en condiciones de línea base (para mayor detalle sobre estos resultados ver Tabla 6).

El análisis estadístico de los datos fue realizado con el Modelo Lineal General (MLG) para medidas repetidas en el caso de las variables de latencia, intervalo, duración, velocidad e ingesta total de alimento, y con el Modelo Lineal Generalizado para el caso de las variables de frecuencia, tamaño de las comidas y ganancia de peso corporal. El factor

intra-sujeto fue las fases (LB, CH INICIO, CH FIN), y el factor entre grupos fue la condición en que fueron programados los choques (ch azar, ch forrajeo, ch procuramiento). La distribución para la variable de tamaño de cada comida y la ganancia de peso corporal empleada en el Modelo Lineal Generalizado fue la normal y la de Poisson en el caso de la frecuencia. Cuando ocurrieron los choques en el componente de forrajeo hubo dos sujetos que no terminaron la fase completa porque dejaron de consumir alimento en la caja y redujeron su peso corporal por debajo del 80% de su peso en línea base previa; a estos sujetos se les dio alimento en la caja habitación por una noche y al día siguiente fueron introducidos a la siguiente condición. Los datos de estos dos sujetos son eliminados del análisis estadístico de condición de choques en componente de forrajeo.

La medida de *latencia* representa el tiempo transcurrido entre el inicio del componente de procuramiento y la primer entrada que el sujeto realizó al componente de forrajeo y es presentada en el panel superior izquierdo de la Figura 12. Se observó un incremento de la latencia en la fase inicial de exposición a los choques sobre todo cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en el componente de procuramiento, y una disminución de la latencia durante los últimos cinco días de exposición a los choques, tanto en la condición de choques al azar como en la de choques en procuramiento. No obstante, al realizar el análisis estadístico (MLG con corrección de Greenhouse-Geisser cuando el principio de esfericidad fue violado) no se observó diferencias significativas entre fases ($F_{1,125,13}=1.980$, $p = 0.181$), ni entre condiciones ($F_{2,13}=0.495$, $p=0.620$), tampoco una interacción significativa entre las fases y el grupo ($F_{2,249,13}=1.809$, $p=0.157$). Es probable que la ausencia de diferencias significativas se deba al tamaño en la dispersión de los datos, sobre todo cuando los sujetos fueron expuestos a los primeros cinco días de choques en procuramiento.

El *intervalo* entre comidas representa el tiempo promedio transcurrido entre las entradas al componente de forrajeo y es mostrado en el panel superior central de la Figura 12. En este gráfico podemos observar que el intervalo entre comidas no se modificó cuando se expuso a los sujetos a choques al azar o a choques en el componente de forrajeo, aunque sí se observa un incremento cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en el componente de procuramiento. El análisis estadístico (MLG corregido con Greenhouse-Geisser cuando la esfericidad fue violada) no mostró diferencias significativas entre fases ($F_{1,17,15.3} = 0.299$, $p = 0.629$), ni entre condiciones ($f_{2,13} = 1.783$, $p = 0.207$), tampoco una interacción entre ellas ($F_{2,35,15.3} = 1.565$, $p = 0.213$). No obstante, en la prueba de contraste simple de las fases inicial de choques y la final respecto a la línea base sí se encontró una interacción significativa entre las fases y la condición en que se programaron los choques ($F_{2,13} = 1.91$, $p = 0.187$, para la comparación entre choques inicial y línea base; $F_{2,13} = 11.37$, $p = 0.001$, para la comparación entre choques final y línea base). Lo que significa que los datos son diferentes significativamente dependiendo de en qué componente son programados los choques (mayor el intervalo cuando son programados en procuramiento) y sólo difieren en la fase experimental donde de hecho se administran las descargas, pero no en las fases de línea base.

La *duración* de cada comida representa el tiempo promedio transcurrido en cada componente de forrajeo (panel superior derecho). Se observó que la duración de cada comida disminuyó durante los primeros días de exposición de choques al azar y choques en el componente de forrajeo respecto a la duración mostrada en la línea base anterior, pero no se observaron modificaciones en la duración cuando los choques ocurren en el componente de procuramiento. El análisis estadístico (MLG) arrojó diferencias significativas entre fases ($F_{2,26} = 6.313$, $p = 0.006$) y una interacción entre fases y las condiciones en que se

administraron las descargas ($F_{4,26}=3.469$, $p = 0.021$), aunque no se observó diferencias significativas entre las condiciones ($F_{2,13}=3.128$, $p = 0.078$). Otra vez parece ser que la diferencia en la duración de la comida depende de la condición en que se administran los choques sólo durante las fases de exposición a éstos.

La *velocidad* de consumo se calculó a partir del número de entregas de amaranto en cada entrada al componente de forrajeo (comida) entre la duración de cada comida (panel central izquierdo). En esta variable se observó una disminución al inicio de la exposición a los choques, principalmente cuando ocurren en el componente de forrajeo. El análisis estadístico mostró una diferencia significativa entre fases ($F_{2,26} = 5.477$, $p = 0.01$) y el contraste entre fases mostró que esta diferencia es sólo entre la fase de línea base y la fase inicial de la exposición a los choques. No hubo diferencias significativas entre las condiciones, ni interacción entre fases y condición ($F_{2,13} = 1.839$, $p = 0.198$; $F_{4,26} = 1.806$, $p = 0.158$, respectivamente).

La *frecuencia* de comidas es el número de entradas al componente de forrajeo. Para esta medida, sólo se consideraron las entradas en las cuales los sujetos consumieron tres o más entregas de amaranto y que tuviera una duración no menor de un minuto (panel del centro), tal como lo hicieron Fanselow y Lester (1988) para esta misma medida, con la finalidad de asegurar que la entrada al componente de forrajeo implicara la actividad de búsqueda de alimento y el consumo del mismo y no sólo una entrada azarosa, eliminando así las entradas al componente en las que no hubo luego respuestas, ni obtención de alimento. En esta variable se observa una clara disminución en la frecuencia de las comidas al inicio de la exposición a los choques al azar y choques en el componente de forrajeo. Mientras que cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en el componente de procuramiento se observa un ligero incremento al inicio, pero luego vuelve a niveles de

línea base al final de la fase de exposición a los choques. El análisis estadístico, utilizando el Modelo lineal Generalizado, no mostró diferencias significativas entre fases, condiciones, ni interacción fase y condiciones (Wald chi cuadrada = 0.281, $p = 0.809$; Wald chi cuadrada = 2.346; Wald chi cuadrada = 0.307, $p = 0.858$, respectivamente).

El *tamaño* de cada comida se refiere a la medida del número promedio de entregas de amaranto efectuadas en cada componente de forrajeo (panel central derecho). Los sujetos redujeron el tamaño promedio de cada comida cuando fueron expuestos a los primeros cinco días de exposición a los choques al azar y choques en el componente de forrajeo. El análisis estadístico (Modelo lineal generalizado) mostró diferencias significativas entre fases (Wald chi cuadrada = 4453.161, $p < 0.001$) y entre las distintas condiciones de exposición a los choques (Wald chi cuadrada = 4630.148, $p < 0.001$), así como una interacción entre fases y condición (Wald chi cuadrada = 3673.306, $P < 0.001$). Una comparación entre las distintas condiciones con la prueba de Bonferroni indicó que efectivamente hubo una diferencia significativa entre la condición de choques en procuramiento en comparación con choques al azar y choques en forrajeo ($p < 0.001$), pero estos últimos dos no difirieron entre sí ($p = 0.241$). Una comparación entre las fases mostró diferencias significativas en la fase de los primeros cinco días de choques (CH INICIO) en comparación tanto con línea base (LB) como con los últimos cinco días de choques (Bonferroni, $p < 0.001$, en ambas comparaciones), pero no hubo diferencia significativa entre la línea base y la fase final de exposición a los choques ($p = 1.00$).

La *ingesta total* que se refiere a los gramos totales consumidos por día, calculados a partir del número de entregas de amaranto totales multiplicado por la cantidad promedio de amaranto entregada en cada ocasión (0.078 gr) es presentada en la parte inferior de la figura. Todos los sujetos redujeron su ingesta total de alimento al inicio de la fase de

choques en todas las condiciones, aunque se puede observar una mayor reducción cuando los choques fueron en el componente de forrajeo. El análisis estadístico (MLG) mostró una diferencia significativa entre las fases ($F_{2,26} = 43.028$, $p < 0.001$) y una interacción fase y condición a nivel marginal ($F_{4,26} = 2.794$, $p = 0.047$). Una prueba de contraste simple entre las fases de choques respecto a la línea base mostró que sólo la ingesta total de alimento durante la fase inicial de choques fue significativamente menor que la registrada en línea base ($p < 0.001$). También se observó una diferencia significativa entre las distintas condiciones de choque ($F_{2,13} = 24.816$, $p < 0.001$). Una comparación con la prueba de Bonferroni indicó que la ingesta durante la condición de choques en el componente de forrajeo fue significativamente menor que la ingesta de choques en procuramiento ($p = 0.036$) y este a su vez menor que el consumo total durante la condición de choques al azar ($p = 0.002$).

El número total de choques recibidos en cada sesión durante las distintas condiciones de choques programadas (azar, procuramiento y forrajeo) son mostradas en el panel inferior derecho de la Figura 12, Durante la condición de choques al azar el número de choques recibidos fueron siempre igual al número de choques programadas (25), puesto que ninguna modificación de la conducta podía evitar los choques. Cuando los choques fueron programados durante el componente de procuramiento, el número de choques recibidos por sesión para todos los sujetos fue en promedio igual al de los choques al azar (25) tanto en los primeros como en los últimos cinco días de exposición a los choques, por lo que las modificaciones de conducta observadas no fueron suficientes para evitar el número de choques, aunque estas modificaciones no son en la misma dirección a las observadas en los choques al azar. Finalmente, cuando los choques ocurrieron en el componente de forrajeo se observó que durante los primeros cinco días de choques los

sujetos recibieron en promedio 21 choques, pero hubo una mayor variabilidad entre sujetos, ya que hubo dos sujetos que debido a la reducción en el número de entradas al componente de forrajeo, así como en el tamaño y la duración de cada comida recibieron sólo entre 13 y 16 choques en promedio en estos primeros cinco días e incluso en los siguientes días redujeron los choques recibidos a 3 y 7 respectivamente, sin embargo, estos sujetos fueron los que no terminaron la fase debido a la pérdida de peso superior al 80%, mientras los demás sujetos recibieron entre 22 y 24 choques al inicio y al final de la fase todos recibieron los 25 choques, dado que el patrón de consumo fue recuperando casi a niveles de línea base. Al parecer las condiciones no difirieron a simple vista en el número de choques recibidos, a excepción quizá de los primeros cinco días en la condición de choques en forrajeo, aunque no fue posible realizar un análisis estadístico para esta variable porque la homogeneidad de varianza fue violada, y como se tuvo varianzas de 0 para la condición de choques al azar, no se pudo realizar un análisis con pruebas más robustas.

La *ganancia de peso corporal* fue calculada a partir del promedio de los primeros cinco días de cada fase y los últimos (LB vs Choques), y la medida es expresada en porcentaje de incremento de peso corporal para el final de la fase. Se observó una disminución de la ganancia de peso corporal en todos los sujetos expuestos durante la fase de choques, y la reducción más notoria fue cuando los sujetos fueron expuestos a la condición de choques en el componente de forrajeo (ver Figura 18). El análisis estadístico con el Modelo lineal generalizado arrojó una diferencia significativa entre la línea base y la exposición a los choques (Wald chi-cuadrada = 315.759, $p < 0.001$), así como una diferencia entre las distintas condiciones de exposición a los choques (Wald chi-cuadrada = 188.519, $p < 0.001$), así como una interacción entre las fases y las condiciones (Wald chi-cuadrada = 23.772, $p < 0.001$). La prueba de Bonferroni, empleada para las comparaciones

entre las condiciones de choques, mostró una diferencia significativa entre los choques en procuramiento y los choques al azar ($p < 0.001$) y los choques en forrajeo ($p < 0.001$), pero no mostró diferencias significativas entre las condiciones de choques en el componente de forrajeo y al azar ($p = 0.178$).

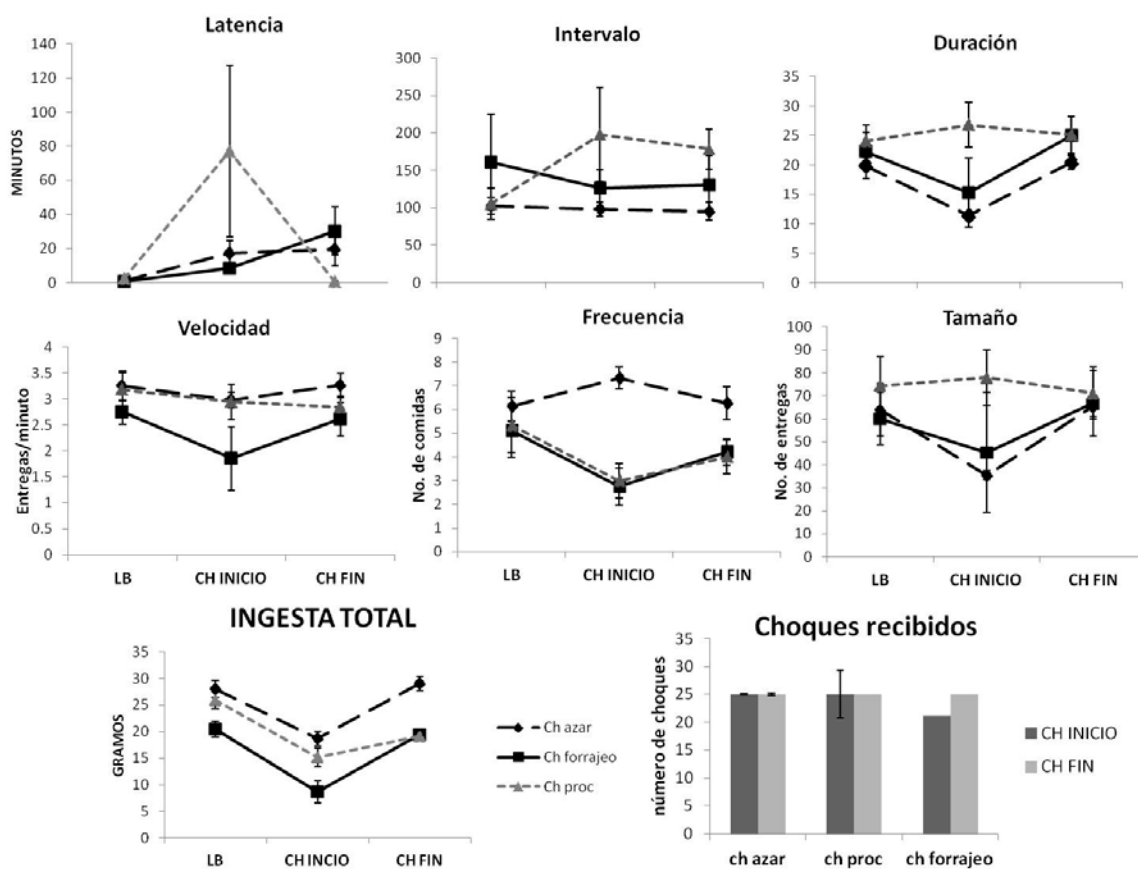


Figura 17. Promedio de los datos de la *latencia* de la primer comida (panel superior izquierdo), el *intervalo* entre comidas (panel superior central), la *duración* y *tamaño* promedio de cada comida (panel superior derecho y central derecho, respectivamente), la *velocidad* de consumo (panel central izquierdo), la *frecuencia* de comidas (panel central), y la *ingesta total* de alimento (panel inferior izquierdo), obtenidos durante los últimos cinco días de las fases de línea base (LB), los primeros y últimos cinco días de la fase de exposición a los choques (CH INICIO y CH FIN, respectivamente). Agrupados de acuerdo a las condiciones programadas de exposición a los choques, ya sea al azar (Ch azar), choques durante el componente de forrajeo (Ch forrajeo), y choques durante el componente de procuramiento (Ch proc). Así como el número total de *choques recibidos* en cada condición (panel inferior derecho).

Tabla 6. Promedios y error estándar (\pm) para cada variable en cada condición de exposición a choques (ch azar, ch forrajeo, ch proc) y para cada fase del experimento (LB, ch inicio, ch final).

Condición / Fase Variable	CHOQUES AZAR			CHOQUES FORRAJEO			CHOQUES PROCURA		
	LB	Ch inicio	Ch Final	LB	Ch inicio	Ch Final	LB	Ch inicio	Ch Final
Latencia	1.1 (± 0.3)	17.4 (± 7.4)	0.8 (± 9.7)	8.5 (± 1)	30.2 (± 3.2)	15.2 (± 14.1)	2.5 (± 1.3)	77.3 (± 50.3)	0.8 (± 0.4)
Intervalo	102.6 (± 11.1)	98.4 (± 9.5)	95.1 (± 12.1)	161.4 (± 52.1)	126.9 (± 19.8)	130.6 (± 26.7)	105.6 (± 21.3)	197.8 (± 63.1)	178.8 (± 26.7)
Duración	19.8 (2.2)	11.3 (0.4)	20.4 (1.1)	22.3 (3.3)	15.2 (5.8)	25 (3.3)	24 (2.7)	26.8 (3.8)	25.1 (3.1)
Tamaño	64.1 (± 11.4)	35.5 (1.9)	65.4 (4.4)	60.2 (9.2)	45.5 (21.3)	66.7 (11.7)	74.5 (12.5)	78 (12.2)	71.2 (11.3)
Velocidad	3.3 (± 0.3)	3 (± 0.2)	3.3 (± 0.2)	2.8 (± 0.2)	1.9 (± 0.5)	2.6 (± 0.3)	3.2 (± 0.3)	2.9 (± 0.3)	2.8 (± 0.2)
Frecuencia	6.1 (0.6)	7.3 (0.5)	6.3 (0.7)	5.1 (0.9)	2.7 (0.6)	4.2 (0.4)	5.3 (1.2)	3 (0.7)	4 (0.7)
Ingesta Total	28 (± 1.7)	18.7 (± 1.3)	29.1 (± 1.4)	20.5 (± 1.5)	8.7 (± 2.1)	19.5 (± 0.7)	25.9 (± 1.7)	15.2 (± 1.8)	19.1 (± 0.3)
Choques recibidos	0	25 (± 0)	25 (± 0)	0	24.9 (± 0.03)	24.9 (± 0.1)	0	21 (± 1.8)	25 (± 0)

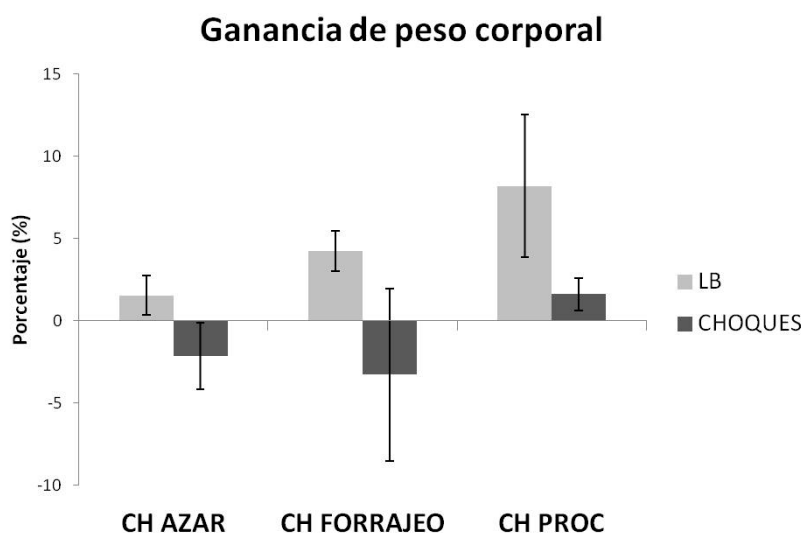


Figura 18. Porcentaje de ganancia de peso corporal durante las fases de línea base (LB, barras gris) y de exposición a los choques (CHOQUES, barras negras), mostrado para cada condición de choques, choques al azar (CH AZAR), choques en componente de forrajeo (CH FORRAJEO) y choques en componente de procuramiento (CH PROC).

Discusión

Los resultados en cuanto a ganancia de peso corporal e ingesta total de alimento consumido son congruentes con los hallazgos en los experimentos previos. La ganancia de peso corporal y la ingesta total de alimento disminuyó significativamente en todos los sujetos expuestos a los choques. No obstante, el efecto parece deberse a diferentes cambios en el patrón de consumo dependiendo del componente donde fueron programadas las descargas. Cuando los choques ocurrieron al azar, es decir, los choques podían ocurrir tanto en el componente de procuramiento como en el de forrajeo en una misma sesión, así como cuando los choques ocurrieron sólo en el componente de forrajeo, el efecto observado se debe a una disminución en el tamaño y duración de cada comida, y una ligera disminución en la frecuencia de comidas, aunque el análisis estadístico de esta última variable no mostró diferencias significativas. Cuando los choques ocurrieron en el componente de procuramiento, el efecto parece deberse más a una disminución de la frecuencia de comidas, sin modificaciones importantes en el tamaño y duración de la comida. La disminución observada en la duración y tamaño de cada comida cuando los choques fueron al azar es opuesto a lo reportado por Fanselow y Lester (1988), quienes mostraron que las ratas redujeron la frecuencia de forrajeo, pero incrementaron el tamaño de cada comida. Esto se debe quizá a que los sujetos en el experimento de Fanselow y Lester tenían acceso a un compartimento en la caja que era “seguro” donde no recibían choques, de manera que podían evitar los choques al reducir la frecuencia de comidas, y el periodo de alimentación fue de 24 horas, de manera que era posible distribuir comidas abundantes en un mayor intervalo de tiempo, a diferencia del presente experimento donde en realidad no era posible

evitar los choques cuando estos fueron al azar, y evitarlos cuando fueron administrados en el componente de forrajeo era muy costoso para el organismo dado que el tiempo de disponibilidad para forrajear fue limitado a 12 horas.

En cuanto a la velocidad de consumo se pudo observar una disminución (observable en la figura pero no significativa estadísticamente) al inicio de la fase de choques cuando los choques ocurrieron en el componente de forrajeo y no se observaron otras modificaciones en esta medida. Este efecto observado en la velocidad de consumo es opuesto a lo esperado de acuerdo a la hipótesis de la ecología conductual, donde se propone que un incremento en la velocidad de consumo permitiría reducir el tiempo que el organismo pasa en el componente de forrajeo, y por lo tanto se esperaba un incremento cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en el componente de forrajeo, y se suponía una probable disminución de la velocidad cuando los choques ocurrieron en procuramiento, dado que esto permitiría pasar más tiempo en el componente donde no ocurren los choques. Otro dato que no apoya las predicciones de la ecología conductual es la disminución en la frecuencia de comidas observada cuando los choques ocurrieron en el componente de procuramiento, ya que esta modificación no le permite al sujeto evitar o postergar los choques, por el contrario lo expone más a estos.

Estos datos, por tanto, sugieren que el cambio en el patrón alimentario no necesariamente es una respuesta conductual adaptativa a la situación de peligro. Estas predicciones fueron planteadas en base a una interpretación molar de los datos, y de la conducta de adaptación de los sujetos. Si la conducta no se reorganizó globalmente, ¿habrá algunas variables locales que puedan explicar los cambios en los patrones alimentarios? Para ello, se analizó lo que hace el animal inmediatamente después de una descarga, como por ejemplo el "*freezing*", es decir, inactividad del animal cercano a una descarga eléctrica.

Esta inactividad es incompatible con respuestas como la de palanquear para obtener alimento o incluso para entrar al componente de forrajeo y esto pudo haber afectado el patrón alimentario del sujeto. Esta hipótesis del efecto del *freezing* explicaría consistentemente los hallazgos observados tanto en la reducción de la velocidad de consumo por una reducción en la tasa de respuesta en la palanca del componente de forrajeo durante la exposición a los choques en ese mismo componente, como la disminución en la frecuencia de consumo durante los choques en el componente de procuramiento, debido a una reducción en la tasa de respuesta en la palanca del componente de procuramiento. Se analizó el tiempo entre respuestas que los sujetos tuvieron en el componente de procuramiento (ver Figura 19A) y se observó que fue mayor cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en ese mismo componente, es decir, que respondieron a una menor tasa en ese componente, mientras que cuando los choques fueron en el componente de forrajeo la tasa de respuesta en el componente de procuramiento no se modificó o incluso aumenta ligeramente. Este dato sugiere que en efecto alguna respuesta al estrés como la de *freezing* podría estar afectando la tasa de respuesta en el componente donde ocurren los choques. Por otra parte, cabe señalar que los sujetos mostraron mayores modificaciones al inicio de la fase de choques, mientras que al final de la fase el patrón era más parecido al de la línea base, y este efecto no había sido observado en los otros experimentos a pesar de que las fases de choques empleadas en los demás experimentos fue incluso mayor a 15 días. Es posible que esto se deba a una habituación de los sujetos a las condiciones hostiles o peligrosas del ambiente de forrajeo, en este caso a las descargas eléctricas. Para analizar esta posibilidad, se realizó un análisis del tiempo transcurrido entre una descarga eléctrica recibida y la siguiente respuesta emitida por el sujeto, a lo que denominamos pausa poschoque, mostrada en la Figura 19B. Esta medida fue posible

calcularla para la última condición de choques, en procuramiento (3 sujetos) y en el componente de forrajeo (3 sujetos) debido a que se agregó al programa un registro de cada evento durante la sesión. En esta figura podemos observar que al inicio de la fase de choques la pausa que realizan los sujetos es mayor que al final de la fase en todos los sujetos, lo que apoya esta hipótesis de habituación.

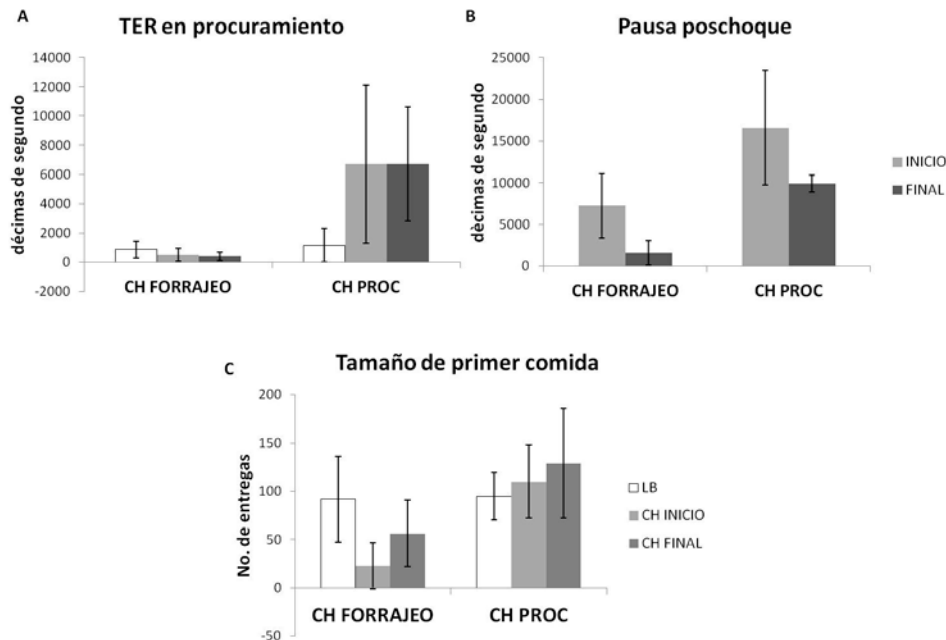


Figura 19. **A** Tiempo promedio entre respuestas en la palanca de procuramiento durante el componente de procuramiento en la última fase de choques. **B** Tiempo transcurrido entre una descarga eléctrica y la siguiente respuesta. **C** Tamaño promedio de la primer comida durante la última fase de choques. Los datos se presentan en todos los gráficos para los sujetos expuestos a choques en el componente de forrajeo (CH FORRAJEJO) o en el componente de procuramiento (CH PROC), tanto para los primeros cinco días de la fase de choques (INICIO) como para los últimos cinco días (FINAL). En el caso de la fase de línea base (LB) se tomaron los últimos cinco días de la fase previa a los choques.

Parece interesante, además, que esta pausa entre la descarga eléctrica y la emisión de la siguiente respuesta fue siempre menor cuando los sujetos fueron expuestos a los choques en el componente de forrajeo, probablemente debido a que la única manera de satisfacer la necesidad calórica cuando los choques ocurren en el componente de forrajeo es

respondiendo a pesar de la ocurrencia de los choques. Una cuestión a considerar es el hecho de que los sujetos cuando son expuestos a la condición de choques en el componente de forrajeo podrían ser más arriesgados, dado que la ventana temporal de forrajeo está limitada por el programa de economía cerrada. Brown & Chivers (2005) señalaron que cuando los organismos perciben el riesgo de predación actúan en función al nivel de dicho riesgo y despliegan conductas de evitación, suspendiendo otras, pero los organismos también responden en función de otros factores, por ejemplo, su estado energético, ya que en ciertas circunstancias es imprescindible que el organismo realice el forrajeo pese al peligro.

Este hallazgo de una menor pausa de respuesta posterior a la ocurrencia de una descarga eléctrica cuando los sujetos son expuestos a los choques en alimentación, así como la disminución en la pausa al final de la fase de exposición de choques en todos los sujetos es congruente con el modelo de la “paradoja de asignación de riesgo” propuesto por Lima y Bednekoff (1999) que asume que el organismo decide la duración e intensidad de forrajeo y de vigilancia. Este modelo predice que cuando la exposición al riesgo incrementa, la presa debe disminuir su vigilancia global debido a que los periodos sostenidos de vigilancia pueden resultar en una disminución insuficiente de ingesta de energía. La predicción más importante del modelo es que, cuando los organismos son expuestos a constantes situaciones de alto riesgo, estos serán menos vigilantes y forrajearán más. Esto nos hace plantear que de igual manera la exposición crónica a un estresor puede al final tener pocos efectos sobre la conducta de forrajeo, y esto se observe después de que la respuesta a tal estresor se ha dado y ha producido un déficit de ingesta de energía, propiciando un reajuste en la distribución del tiempo a cada conducta, o una asignación de riesgo distinta. Los resultados observados sobre la disminución de la pausa poschoque, y la recuperación en cuanto a frecuencia, tamaño y duración de las comidas al final de la fase de

exposición a los choques podrían ser evidencia a favor de este modelo de “la paradoja de asignación de riesgos”, ya que el factor de la necesidad calórica, en este diseño experimental, se volvió muy relevante con el paso de las sesiones, dado que, de no responder en el componente de forrajeo por varias sesiones, la condición de privación se vuelve crítica y esto implicaría un reajuste en la respuesta del organismo a la situación de riesgo. Cuatro de los sujetos en este experimento sí mostraron este reajuste. Sin embargo, a dos de los sujetos fue necesario darles por terminada la fase antes de los 15 días dado su disminución de ingesta calórica y de peso corporal. Podríamos decir que estos dos sujetos no se habituaron a los choques a pesar incluso de su necesidad calórica y no fue posible el reajuste en el tiempo al forrajeo.

Es interesante entonces estudiar más afondo la distribución que los organismos hacen de su tiempo en las distintas actividades ante situaciones de peligro o de estrés, como se ha podido analizar en la conducta alimentaria en este experimento donde se observó un reajuste global de su conducta alimentaria al final de la fase de exposición a los choques. Pero también resulta muy importante indagar más afondo en las variables moleculares que podrían dar cuenta de cómo los organismos se adaptan a la situaciones de riesgo. En relación a estas modificaciones locales, se observó que el consumo promedio de alimento en la primer comida (incluyendo para esta medida aquellas entradas al componente de forrajeo donde el consumo haya sido menor a tres entregas de amaranto), se incrementa cuando los sujetos son expuestos a los choques en procuramiento, lo que le permite al sujeto demorar el siguiente choque, al durar más tiempo dentro del componente de alimentación, y disminuye cuando los choques ocurren en el componente de forrajeo, permitiéndole escapar pronto del componente donde ocurren los choques (ver Figura 19C). Esto sugiere una respuesta adaptativa local ya que las modificaciones observadas

permitieron la demora de los primeros choques y esto es congruente con los hallazgos encontrados tanto durante la exposición a choques en el componente de procuramiento como en los choques en el componente de forrajeo en estas medidas.

Adicionalmente, podría considerarse que esta modificación en la primer comida podría haber provocado el efecto observado de forma global en los sujetos cuando fueron expuestos a los choques en procuramiento, por ejemplo, el incremento en el tamaño de esta comida durante los choques en procuramiento pudo haber producido un efecto de saciedad que postergara el inicio de las siguientes comidas y con esto la disminución en la frecuencia de comidas y el ligero incremento observado en el intervalo entre comidas.

Ahora bien, los hallazgos contradictorios a lo esperado sobre la hipótesis del cambio regulatorio y la presencia de modificaciones en el sentido esperado sólo en el patrón de la primer comida puede deberse quizá a que la discriminación de los componentes y la situación de riesgo no fue clara para los sujetos o fue distinta para cada componente. Por ejemplo, el componente de forrajeo podría ser más fácilmente discriminable por presentar más estímulos (la activación del dispensador, la conducta de comer del sujeto) que el componente de procuramiento. Esta facilidad en la discriminación probablemente propició que el sujeto modificara más claramente su consumo en el componente de forrajeo, incluso logrando un menor número de choques recibidos al menos los primeros cinco días de exposición a esta condición, y no así en el componente de procuramiento. Además, la discriminación de los componentes pudo ser más clara al inicio de la sesión, es decir, en la primer comida, que durante el transcurso de la sesión donde se alternan los componentes varias veces dependiendo del patrón de consumo, explicando así la adaptación del sujeto a la situación de riesgo sólo para la primer comida.

En conclusión, los hallazgos de este experimento sugieren, al parecer contrario a las predicciones molares de la ecología conductual, y particularmente de la hipótesis del cambio regulatorio, que los sujetos parecen adaptarse a la situación de exposición a los choques pero de manera local, en cuanto a postergar durante todas las sesiones los primeros choques. No obstante, nuevos experimentos donde se procure una mayor discriminación entre los componentes del programa son necesarios para clarificar estos resultados y comprobar las formas de adaptación que los sujetos tienen ante las situaciones de riesgo durante el forrajeo.

DISCUSIÓN GENERAL

Discusión General

El presente estudio permitió clarificar algunas variables que parecen estar implicadas en los efectos del estrés crónico sobre la conducta alimentaria, además de evaluar las predicciones del modelo de la ecología conductual. Los resultados generales del presente estudio fueron una reducción del consumo de alimento y agua, así como en la ganancia de peso corporal, observada sistemáticamente en todos los experimentos durante las fases de exposición a los choques eléctricos, y son consistentes con lo reportado por González-Torres et al. (2010).

No obstante, el efecto de reducción del consumo de alimento y agua fue menor en el grupo Controlable que en los grupos Incontrolables (Experimento 1 y 2a), principalmente en la segunda exposición a los choques. Esto sugiere una mayor habituación a los choques controlables, y da cierta evidencia de un mayor efecto de los choques incontrolables. Además, este resultado sugiere que el uso de la respuesta de girar una rueda con el criterio de incrementar el número de giros para mantener estable la latencia de la respuesta de escape, utilizada en el presente experimento, y a diferencia de la respuesta empleada en otros estudios donde no se ha observado diferencia entre los grupos controlable e incontrolable (Dess et al., 1989; González-Torres et al., 2010), fue una buena medida para propiciar las diferencias entre los grupos controlable y el grupo incontrolable acoplado.

Otra variable que se sugiere es relevante en los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria, además de la incontrolabilidad del evento estresor, tiene relación con el ritmo circadiano, ya que la reducción en el consumo de alimento fue significativa sólo en los grupos expuestos a los choques al comienzo del periodo de oscuridad (Experimento 2), similar a lo reportado por Lester y Fanselow (1992), quienes observaron que el patrón alimentario fue mayormente alterado cuando los choques fueron aplicados durante el

periodo de oscuridad que cuando son aplicados durante el periodo de luz. Este resultado puede ser explicado, parcialmente, desde una postura fisiológica, por un incremento en la ACTH y glucocorticoides provocados por el estrés los cuales modifican el metabolismo del alimento, cambios hormonales que al ocurrir cuando hay una mayor sensibilidad de la hipófisis a incrementos ligeros en las hormonas del estrés se ven los efectos claramente magnificados sobre la conducta alimentaria (Dallman et al., 1978; Graf et al., 1988; Kaneko et al., 1981; Nicholson et al., 1985; Yasuda et al., 1976). Sin embargo, ya que no se observaron efectos significativos de los choques presentados al inicio del periodo de oscuridad cuando estos fueron posteriores al periodo de alimentación (Experimento 2b), a diferencia de cuando fueron presentados de forma previa al acceso al alimento (Experimento 2a), los datos no apoyan por completo esta explicación fisiológica y sugieren otra variable relevante, la *contigüidad* entre el evento estresor y el periodo de acceso al alimento, ya que la disminución del consumo de alimento fue observada sólo cuando los choques ocurrieron antes del periodo de alimentación. Probablemente el efecto de la contigüidad sea bien explicado por la incompatibilidad entre las respuestas ante el estresor, como el incremento en el acicalarse (Daniels et al. 2008), y la conducta alimentaria, y sin necesidad de excluir la explicación anterior, también podría deberse a la falta de tiempo para recuperarse de la sesión de choques, mientras en el grupo donde los choques son posteriores a los choques, los sujetos tienen el tiempo suficiente para que se reduzca el efecto de éstos hasta el siguiente periodo de alimentación. Otra explicación a esto surge de la observación más detallada a partir del monitoreo del consumo de alimento, realizado en el experimento 2b, la cual mostró que al parecer los animales en un régimen de restricción de alimento empiezan a comer tan pronto el alimento esté disponible, lo que podría explicar el hecho de que al parecer no hay efecto de anticipación cuando los choques

ocurren después del periodo de alimentación, ya que en este periodo el consumo es menor, y podría explicar que el consumo en el primer periodo es el más afectado cuando los choques anteceden al acceso al alimento, y que de hecho al ser en el periodo de oscuridad donde los organismos mayor alimento consumen puede ser también el que más se afecta sobre todo cuando los choques ocurren previo al periodo de disponibilidad del alimento.

El contexto parece ser otra variable importante en cuanto a la magnitud del efecto observado en el consumo de alimento, ya que el consumo fue afectado en mayor medida cuando el alimento estuvo disponible dentro de la misma caja donde se expuso a los choques (Experimento 3).

Todos los resultados hasta el momento mencionados son compatibles con las predicciones del modelo de la ecología conductual, específicamente con la hipótesis del cambio regulatorio, propuesta por Dess (1991) y la cual predice que el organismo que se enfrenta a una situación de peligro o de riesgo modificará su conducta alimentaria como una estrategia de tipo conservativa, reduciendo su ingesta de alimento y utilizando su reserva energética (reduciendo su ganancia de peso corporal) para disminuir su exposición al peligro. Esa hipótesis resulta más plausible cuando consideramos que una forma para que el organismo se adapte a la situación de peligro es gracias al reconocimiento en el ambiente de las posibles amenazas. Los organismos aprenden a reconocer señales de alarma que indiquen un posible encuentro con un predador o con el peligro y esto les permite exhibir respuestas de evitación al predador solamente bajo contextos apropiados (Brown & Laland, 2003), optimizando potencialmente entre las conductas evitativas y otras, como la de comer. Lo que llevó a predecir correctamente una mayor reducción del consumo cuando el alimento está disponible en el mismo contexto de estrés, el cual puede proveer de señales que adviertan de la probabilidad de la ocurrencia del estresor.

Ahora bien, las modificaciones del organismo de su patrón alimentario se vuelven particularmente adaptativas cuando la situación de peligro es la misma que la situación de forrajeo, y cuando estas modificaciones permiten, de hecho, disminuir el riesgo, tal como se propuso en el último experimento, donde los choques fueron administrados durante todo el periodo de acceso al alimento en un programa simulador de forrajeo con dos componentes, uno de procuramiento (que daba acceso a la palanca de alimentación) y otro de forrajeo (que daba acceso al alimento). En este experimento también se observó una reducción en el consumo de alimento y en la ganancia de peso corporal, pero se debió a cambios distintos en su patrón alimentario dependiendo del componente donde ocurrían los choques. Así cuando los choques ocurrieron al azar en cualquiera de los dos componentes y cuando los choques ocurrieron sólo en el componente de forrajeo, el efecto observado se debe a una disminución en el tamaño y duración de cada comida, y una ligera disminución en la frecuencia de comidas. En cambio, cuando los choques ocurrieron en el componente de procuramiento, el efecto parece deberse más a una disminución de la frecuencia de comidas, sin modificaciones importantes en el tamaño y duración de la comida. Por tanto, los resultados encontrados sugieren que las modificaciones en el patrón alimentario de las ratas no son explicados por una adaptación global a la situación de riesgo, sino más bien a una adaptación local, ya que los cambios en el patrón alimentario que permitieron una reducción del riesgo fueron observados sólo en la primer comida, y esto va en contra de un modelo ecológico de cambio regulatorio que postule adaptaciones conductuales globales. No obstante, esto no puede ser del todo concluyente debido a que probablemente la presencia de algunos problemas metodológicos hayan contribuido en la observación de estos resultados, como las diferencias en la discriminación de los componentes de procuramiento y forrajeo, que en este estudio fue quizá más discriminable el componente

de forrajeo, dado que tenía más estímulos como la activación del dispensador de alimento y la misma conducta de comer del sujeto, que el de procuramiento que sólo se distinguía por estar en operación una palanca distinta.

Por otra parte, otras hipótesis, también desde un punto de vista ecológico, pueden resultar relevantes para explicar los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria e integrar las variables que se han señalado como importantes. Un ejemplo de esto es la hipótesis de la “paradoja de asignación de riesgo” propuesta por Lima y Bednekoff (1999) que predice que, cuando los organismos son expuestos a constantes situaciones de alto riesgo en el periodo de forrajeo, estos serán menos vigilantes y forrajearán más. Esta hipótesis fue apoyada por la evidencia encontrada en el Experimento 4 de que la reducción del consumo de alimento cuando los choques fueron administrados durante todo el periodo de acceso al alimento sólo se dieron en los primeros cinco días de exposición a la fase de choques, a diferencia de los primeros tres experimentos donde los sujetos mantuvieron la reducción en su consumo durante toda la duración de esta fase, y por el hecho de que los sujetos expuestos a los choques eléctricos en el componente de forrajeo mostraron menores pausas de respuesta después de recibir un choque, mostrando tal vez que los sujetos fueron más arriesgados cuando los choques fueron durante el componente de forrajeo. Estos hallazgos reflejan, además, que existe una interacción entre los efectos de los choques y el estado de privación del sujeto como ya se había reportado antes (González-Torres, López-Espinoza & dos Santos, 2012), ya que los sujetos, al responder a las condiciones de riesgo o de estrés en la situación de forrajeo, disminuyeron su consumo y esto provocó un estado de privación que obliga a los sujetos a responder a pesar de la situación de riesgo.

Así, este modelo ecológico parece útil para predecir y explicar las modificaciones en los patrones alimentarios y de forrajeo en situaciones de riesgo o de peligro, y este

modelo integra o toma en cuenta diversas variables, como el nivel y tiempo de riesgo, así como el tiempo disponible para forrajear, el nivel energético del organismo, entre otras.

Una vez que la conducta de buscar alimento y los riesgos a los que el organismo se expone mientras lo hace son particulares de cada especie, es importante considerar la generalidad de estos hallazgos a ambientes naturales de forrajeo y riesgo de predación, y en distintas especies. Fanselow, Lester & Helmstetter (1988) señalaron que el forrajeo, es una actividad necesaria para la sobrevivencia de los organismos, pero implica un costo en términos de gasto de tiempo y energía (costo apetitivo) y costos asociados a la predación e indicaron que en el laboratorio, las respuestas requeridas para obtener el alimento, por ejemplo palanquear sobre un programa de razón, podrían considerarse como conductas de forrajeo similares a las que se dan en ambientes naturales, como la caza. De esta manera las manipulaciones realizadas sobre todo en el Experimento 4 pueden emular las condiciones que experimentan los organismos en situaciones de forrajeo, al requerirles ciertas respuestas, para poder obtener el alimento. Adicionalmente, Fanselow et al (1988) propusieron que el uso de choques eléctricos representa una situación de riesgo o peligro para el organismo y que, por lo tanto, puede ser una preparación experimental útil para investigar los efectos del riesgo sobre la conducta de forrajeo.

Por otra parte, la medida de defecación, previamente utilizada por otros autores como medida de estrés (e.g. Gentsch, Lichtsteiner, Driscoll, & Feer, 1982; Sanger, Yoshida, Yahyah y Kitazumi, 2000), registrada en los primeros experimentos, sugiere que los choques eléctricos en efecto produjeron reacciones de estrés en los sujetos, ya que defecaron sistemáticamente y significativamente más que el grupo control que no recibió choques.

Algunos estudios desarrollados en ambientes naturales, con distintas especies y utilizando la presencia de un predador han mostrado datos consistentes con las predicciones del modelo ecológico y similares a lo reportado por Fanselow et al (1988) quienes utilizaron, al igual que en los cuatro experimentos de este trabajo, ratas como sujetos experimentales y choques eléctricos como riesgo de predación. Por ejemplo, se ha reportado que peces forrajeros usan una variedad de respuestas que minimizan el riesgo de predación, incluyendo el moverse dentro de hábitats libres de predador, asociación con parches (zonas de alimento disponible) de microhábitats que proveen un refugio estructural, disminuyen su actividad o movimiento e incrementan su vigilancia (Stein, 1979).

Por su parte, Holbrook y Schmitt, (1988) realizaron un estudio en el que investigaron los cambios en el número de visitas a cada parche y el número de mordidas realizados al ítem de alimento de cada pez comparándolas con una situación de presencia del predador o ausencia de él en el parche. Los resultados arrojaron que aunque la cantidad global de alimento consumido no se vio modificado significativamente, el patrón sí parece cambiar, pues reducen sus visitas a los parches donde está el predador, y cuando llegan a entrar en el parche el tiempo que pasan en él es menor. Cuando se les dio dos tipos de algas a elegir como ítems de comida, se observó que la modificación de la conducta de forrajeo como consecuencia de la presencia de riesgo consistió en elegir o preferir consumir más cantidad de algas altas que permiten esconderse más del predador, sin modificaciones importantes en la cantidad total de consumo. Esto sugiere que los organismos aprovechan las características del hábitat para responder al nivel de riesgo de forma que afecte lo menos posible a otras conductas importantes para vivir como el alimentarse. Estos resultados son consistentes con lo que reportó Fanselow et al (1988) donde los choques eléctricos produjeron en las ratas una disminución en el número de visitas al compartimento de

forrajeo, donde también ocurría el choque, e incremento el tiempo que pasaron en el compartimento de “nido” o de seguridad, donde no ocurrían los choques, sin modificaciones en el consumo global. La consistencia entre los resultados de ambos estudios da evidencia de la validez del uso de choques eléctricos como simulador del riesgo de predación, ya que mientras Holbrook y Schmitt, (1988) utilizaron al predador real, y realizaron el estudio en un ambiente más ecológico para los peces, Fanselow et al (1988) utilizaron los choques eléctricos y en cajas experimentales, es decir, un ambiente de laboratorio.

Otros estudios desarrollados en ambientes más ecológicos han mostrado, en concordancia con lo reportado en el presente trabajo, la importancia del estado energético del organismo, la cual puede modificar la respuesta o la evitación al predador. Por ejemplo, Brown y Smith (1996) han demostrado que peces privados de 24 a 48 horas de alimento no exhiben la respuesta antipredatoria a señales de alarma de coespecíficos apareados con el olor del predador novedoso, pero después de cuatro días de alimentación todos los sujetos condicionados exhibieron la respuesta. Esto sería consistente, aunque inverso a lo observado en el Experimento 4 donde los sujetos expuestos a los choques en el componente de forrajeo despliegan sus conductas de respuesta al estrés los primeros días, y luego cuando el estado energético se vuelve crítico, disminuyen esas respuestas e incrementan su consumo.

Por lo anterior, podríamos decir que los resultados obtenidos a partir de las manipulaciones realizadas a lo largo de los cuatro experimentos del presente trabajo muestran una buena posibilidad de generalidad, sobre todo porque están enmarcados en las predicciones del modelo ecológico conductual que considera dentro de las variables, las condiciones del ambiente, y del organismo en particular. Sin embargo, tales intentos de

generalización deben ser considerados con extremo cuidado sobre los ajustes que deben hacerse y se debe estar consciente de las limitaciones en cuanto a la generalidad de los resultados. Por ejemplo, en el caso de querer generalizar a los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria en los seres humanos, se debe considerar que los patrones alimentarios y de forrajeo en el ser humano presentan varias diferencias respecto a los de las ratas, entre ellos, los humanos consumen la mayor parte de sus alimentos en el periodo de luz, contrario al de las ratas, y la variabilidad de alimentos disponibles para los seres humanos es muy grande, mientras que en los sujetos de los cuatro experimentos presentados aquí, tuvieron acceso sólo a un alimento. Algunos estudios han reportado efectos diferenciales del estrés sobre el consumo dependiendo del tipo de alimento disponible, por ejemplo, un incremento en el consumo de alimento palatable y una reducción en el consumo de alimento regular como respuesta a la exposición a algún estresor (e.g. McIntosh, Anisman & Merali, 1999). Otra cuestión importante a considerar, es que la conducta de forrajeo en los humanos implica quizá una ventana temporal más grande y una variedad de conductas que van desde las más alejadas a la conducta consumatoria (comer) como sería la actividad laboral para obtener el recurso monetario, el intercambio de dicho recurso por los alimentos no preparados, hasta las más cercanas como la preparación de los alimentos, lo que nos daría un margen mayor para estudiar los efectos del estrés sobre el consumo de alimento, y propiamente sobre alguna de esas conductas de forrajeo mencionadas previamente.

Por otra parte, los estresores pueden ser distintos para una especie y otra. Mientras que el predador es un estresor común para la rata en situaciones naturales y los choques eléctricos parecen haber emulado bien el riesgo de predación, en el ser humano, se requiere de la consideración de otros estresores de la vida diaria, y la validez de algunos estímulos

que puedan simular dichos estresores para un análisis experimental de la conducta alimentaria.

No obstante, y a pesar de estas diferencias entre las especies antes señaladas, entre otras no mencionadas aquí, lo rescatable del trabajo para el estudio de los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria en humanos es la detección de las variables que podrían tener relevancia o implicaciones importantes, como la incontrolabilidad del evento estresor (e.g. la pérdida de un ser querido), el estado energético del individuo (e.g. uso de dietas restrictivas), la contigüidad entre el evento estresor y el periodo de alimentación (e.g. pelea familiar o conyugal previo a una comida), el momento en el que ocurre el estresor (e.g. estrés matutino), similitudes entre el contexto de estrés y el de alimentación (e.g. pleitos cotidianos en el comedor), y probablemente otras relacionadas específicamente con las conductas de forrajeo, como estrés en el trabajo, problemas económicos, alta de precios de la canasta básica, entre otros, que impliquen un balance o equilibrio, según el modelo de la ecología conductual, entre las conductas dirigidas a la reducción del estrés y el consumo de alimento, por ejemplo, la reducción en el consumo de ciertos alimentos para cuidar la economía o la salud, o permanecer en un trabajo estresante para poder mantener la alimentación.

Por lo tanto, nuevos experimentos para evaluar la importancia y el efecto particular de las variables arriba mencionadas en el estudio de los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria en humanos serían necesarios e interesantes para probar la generalidad de los resultados aquí observados. Tales experimentos requerirían de ajustes particulares en los procedimientos para que estos sean apropiados a la especie en estudio, tomando en cuenta las diferencias entre las especies antes señaladas, pero manteniendo los aspectos generales de la investigación, como la manipulación de las mismas variables (e.g. incontrolabilidad,

contexto, momento de aplicación del estresor), un estresor que tenga una cierta validez ecológica con los estresores de la vida cotidiana del humano, y finalmente la medición del patrón alimentario como variable independiente.

En conclusión, los organismos están expuestos a una serie de eventos que los inducen a buscar un equilibrio entre el tiempo que invierten en cada conducta, y elegir en qué momento cambiar a otra. Las manipulaciones, interpretaciones y predicciones de lo que ocurre cuando los organismos son expuestos a situaciones de riesgo sobre la conducta alimentaria deben considerar algunas variables aquí descritas, tales como el tiempo de exposición al peligro, el tiempo de disponibilidad del alimento, estado energético del organismo, el nivel de riesgo de la situación de peligro, en el que se incluyen la densidad del predador, o de las señales del predador, la frecuencia y efectividad de los ataques, entre otros. Es necesario entonces, realizar diversos experimentos que manipulen y controlen las variables antes mencionadas para clarificar y probar las predicciones de las hipótesis aquí planteadas.

ANEXOS

Anexo 1

A continuación se muestra la fotografía de la caja utilizada para la administración del estrés en todos los experimentos de esta tesis. El modelo de las cajas de evitación es CAJAS - MED-VFC-RS- NIRU (Video Fear Conditioning for rats - Near Infrared Unit)



Para ver mayores detalles se puede consultar la siguiente página Web.

<http://www.med-associates.com/activity/fear.htm>

Anexo 2

La fotografía que a continuación se presenta corresponde al generador eléctrico empleado en los experimentos de esta tesis, el cual fue conectado con el piso de la caja y de esta manera se administraron los choques en las patas de los sujetos. El modelo de dicho estimulador es ENV-414S.



Para mayores detalles sobre el generador se puede consultar la siguiente página web:

<http://www.med-associates.com/behavior/aversiveStim/env414.htm#env414s>

Anexo 3

La fotografía que a continuación se presenta corresponde la rueda empleada para la respuesta de escape, en los experimentos 1 y 2a. La rueda es adaptada al panel lateral de la caja, y la rata puede hacerla girar con sus patas delanteras. El modelo de este equipo es ENV 113-M.



Para ver las especificaciones y demás detalles se puede consultar la página:

<http://www.med-associates.com/products-page/operant-conditioning-general-behavior/response-devices/response-wheels/response-wheel-for-rat/>

REFERENCIAS

Referencias

- Adam, T. C. & Epel, S. E. (2007). Stress, eating and the reward system. *Physiology and Behavior*, *91*, 449-458.
- Ahlers, I., Ahlersova', E., Hala'tova', K., Smajda, B., & Toropila, M. (1990). The circadian and circa-annual response of rat serum corticosterone to different stressors. *Physiologia Bohemoslovaca* *39*, 371-378.
- Antleman, S. M., Rowland, N., & Fischer, A. E. (1976). Stimulation bound ingestive behavior: a view from the tail. *Physiology and Behavior*, *17*, 743-748.
- Apple, J. K., Dikeman, M. E., Minton, J. E., McMurphy, R. M., Fedde, M. R., Leith, D. E., & Unruh, J. A. (1995). Effects of restraint and isolation stress and epidural blockade on endocrine and blood metabolite status, muscle glycogen metabolism, and incidence of dark-cutting longissimus muscle of sheep. *Journal of Animal Science*, *73*, 2295-2307.
- Baker, R. A. (1955). The effects of repeated deprivation experience on feeding behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *48*, 37-42.
- Barnett, S. A (2005). Ecology. En: I. Q. Whisahw y B. Kolb (eds), *The behavior of the laboratory rat. A handbook with tests*. (pp. 15-24). New York, USA: Oxford Universtiy Press.
- Beerling, W., Koolhaas, J.M., Ahnaou, A., de Boer, S.F., Meerlo, P., & Drinkenburg, W.H. (2011). Physiological and hormonal responses to novelty exposure in rats are mainly related to ongoing behavioral activity. *Physiology and Behavior*, *103*, 412-420.
- Berger, D. F., Starzec, J. J., Mason, E. B., & DeVito, W. (1980). The effects of differential psychological stress on plasma cholesterol levels in rats. *Psychosomatic Medicine*, *42*, 481-492.
- 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.

- Blundell, J. E. & Latham C. J. (1978). Pharmacological manipulation of feeding behaviour; possible influences of serotonin and dopamine on food in-take. En S. Garattini y R. Samanin (eds.), *Central Mechanisms of Anorectic Drugs* (pp. 83–109). New York: Raven Press.
- Bolles, R. C. (1983). *Teoría de la motivación*. México: Trillas.
- Bradbury, M.J., Cascio, C.S., Scribner, K.A., & Dallman, M.F. (1991). Stress-induced adrenocorticotropin secretion: diurnal responses and decreases during stress in the evening are not dependent on corticosterone. *Endocrinology*, 128, 680–688.
- Brennan, F. X., Job, R. F. S., Watkins, L. R., & Maier, S. F. (1992). Total plasma cholesterol levels of rats are increased following only three behavioral responsiveness to novelty. *Physiology and Behavior*, 33, 473-478.
- Brown, C., & Laland, K. (2003). Social learning in fishes: a review. *Fish Fisher.* 4, 280-288.
- Brown, G.E., & Chivers, D.P. (2005) Learning as an adaptive response to predation. In: P. Barbosa, & I. Castellanos, (eds.) *Ecology of predator–prey interactions*. Oxford: Oxford University Press, pp 34–54.
- Brown, G.E., & Smith, R.J.F. (1996). Foraging trade-offs in fathead minnows (*Pimephales promelas*): acquired predator recognition in the absence or an alarm response. *Ethology*, 102, 776-785.
- Cannon, W. B. & Washburn, A. L. (1912). An explanation of hunger. *American Journal of Physiology*. 29, 441- 454.
- Cannon, W.B. (1929). *Bodily changes in pain, hunger fear and rage*. Boston: C. T. Branford Co.
- Cannon, W.B. (1932). *The wisdom of the body*. New York: Norton
- Cannon, W.B. (1935). Stresses and strains of homeostasis. *American Journal of Medical Sciences*, 189, 13-14.
- Cattanach, L., Malley, R., & Rodin, J. (1988). Psychological and physiological reactivity to stressors in eating disordered individuals. *Psychosomatic Medicine*, 50, 591– 599.
- Chrousos, G. P. & Gold, P. W. (1992). The concepts of stress system disorders: overview of behavioral and physical homeostasis. *The Journal of the American Medical Association*, 267, 1244-1252.

- Clifton, P. (2005). Eating. En: I. Q. Whisahw y B. Kolb (eds), *The behavior of the laboratory rat. A handbook with tests.* (pp. 197-206). New York, USA: Oxford Universtiy Press.
- Cohen, J.A. & Price, E.O. (1979). Grooming in the Norway rat: Displacement activity or “boundary shift”? *Behavioral Neural Biology*, 26, 177-188.
- Collier, G., Hirsh, E., & Kanareck, R. (1983). La operante vista de nuevo. En W. K. Honing, y J. E. R. Staddon (eds.). *Manual de conducta operante* (pp 47-78). México: Trillas.
- Corwin, R L. & Buda-Levin, A. (2004). Behavioral models of binge-type eating. *Physiology and Behavior*, 82, 123– 130.
- Dallman, M. F., Pecoraro, N., & La Fleur, S. E. (2005). Chronic stress and comfort foods: Self-medication and abdominal obesity. *Brain, Behavior and Immunity*, 19, 275-280.
- Dallman, M.F., Engeland, W.C., Rose, J.C., Wilkinson, C.W., Shinsako, J., & Siedenburg, F. (1978). Nycthemeral rhythm in adrenal responsiveness to ACTH. *American Journal of Physiology*, 223, 402–405.
- Daniels, W.M., Uys, J., van Vuuren, P., & Stein, D.J. (2008). The development of behavioral and endocrine abnormalities in rats after repeated exposure to direct and indirect stress. *Neuropsychiatric Disease and Treatment*, 4, 451–464.
- Dess, N. K. (1991). Ingestion and emotional health. *Human Nature*, 2, 235-269.
- Dess, N. K. (1997). Ingestion after stress: Evidence for a shift regulatory in food-rewarded operant performance. *Learning and motivation*, 28, 342-356.
- Dess, N. K., Chapman, C. D., & Minor, T. R. (1988). Inescapable shock increases finickiness about drinking quinine-adulterated water in rats. *Learning and Motivation*, 19, 408-424.
- Dess, N. K., Minor, T. R., & Brewer, J. (1989). Suppression of feeding and body weight by inescapable shock: Modulation by quinine adulteration, stress reinstatement, and controllability. *Physiology and Behavior*, 45, 975-983.
- Dess, N. K., Raizer, J., Chapman, C. D., & Garcia, J. (1988). Stressors in the learned helplessness paradigm: Effects on body weight and conditioned taste aversion in rats. *Physiology and Behavior*, 44, 483-490

- Diane, A., Victoriano, M., Fromentin, G., Tome D., & Larue-Achagiotis, C. (2008). Acute stress modifies food choice in Wistar male and female rats. *Appetite*, *50*, 397-407.
- Díaz, F. & Bruner, C. (2007). Comer y beber en ratas con libre acceso a la comida y al agua. *Acta Comportamentalia*, *15*, 111-130.
- Estes, W.K., & Skinner, B.F. (1941). Some quantitative properties of anxiety. *Journal of Experimental Psychology*, *29*, 390-400.
- Fachin, A., Silva, R. K., Boschang, C. G., Pettenuzzo, L., Bertinetti, L., Billodre M. N., Peres, W., Busnello, F., & Dalmaç, C. (2008). Stress effects on rats chronically receiving a highly palatable diet are sex-specific. *Appetite*, *51*(3), 592-598.
- Fanselow, M. S., Lester, L. S., & Helmstetter F. J. (1988). Changes in feeding and foraging patterns as an antipredator defensive strategy: A laboratory simulation using aversive stimulation in a closed economy. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *50*(3), 361-374.
- Fanselow, M.S., & Lester, L.S. (1988). A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In: R. C. Bolles & M. D. Beecher (Eds.), *Evolution and learning*. Hillsdale, NJ: Erlbaum. pp. 185–211.
- Fleshner, M., Deak, T., Spencer, R.L., Laudenslager, M.L., Watkins, L.R., & Maier, S.F. (1995). A longterm increase in basal levels of corticosterone and a decrease in corticosteroid-binding globulin after acute stressor exposure. *Endocrinology*, *136*, 5336–5342.
- Friedman, M.I., Tordoff, M.G., & Ramírez, I. (1986). Integrated metabolic control of food intake. *Brain Research Bulletin*, *17*, 855-859.
- Galef, B. G. (1986). Social interaction modify learned aversions, sodium appetite, and both palatability and handling-time induced dietary preference in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, *100*, 432-439.
- Garrick, T., Minor, T. R, Bauck, S., Weiner, H., & Guth, P. (1989). Predictable and unpredictable shock stimulates gastric contractibility and causes mucosal injury in rats. *Behavioral Neuroscience*, *103*, 124-130.

- Gentsch, C. Lichtsteiner, M., Driscoll, P., & Feer, H. (1982). Differential hormonal and physiological responses to stress in Roman high- and low-avoidance rats. *Physiology and Behavior*, 28, 259-263.
- Gluck, M. E. (2006). Stress response and binge eating disorder. *Appetite*, 46, 26–30.
- Golub, J.L. & G.E. Brown. 2003. Are all signals the same?: Ontogenetic change in the response to conspecific and heterospecific chemical alarm signals by juvenile green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 113–118.
- González-Torres, M.L., López-Espinoza, A., & dos Santos, C.V. (2010) Efecto del tipo y controlabilidad del estrés sobre la conducta alimentaria en ratas. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 36, 111-127.
- González-Torres, M.L., López-Espinoza, A., & dos Santos, C.V. (2012) Possible interaction between the effects of stress and deprivation on eating behavior in rats. *International Journal of Hispanic Psychology*, 5(1), in press.
- Gotceitas, V., & Brown, J.A. (1993). Substrate selection by juvenile Atlantic cod (*Godus morhua*) in the presence of an actively foraging and non-foraging predator. *Marine Biology*. 123, 421-430.
- Graf, M., Fischman, A.J., Kastin, A.J., & Moldow, R.L. (1988). Circadian variation in response to CRF-41 an AVP. *American Journal of Physiology*, 255, 265–271.
- Grilo C. M. & Masai R. M. (2001). Childhood psychological, physical, and sexual maltreatment in outpatients with binge eating disorder: frequency and associations with gender, obesity, and eating-related psychopathology. *Obesity Research*, 9, 320– 325.
- Hackenberg, T. D., & Himeline, P. N. (1987). Remote effects of aversive contingencies: Disruption of appetitive behavior by adjacent avoidance sessions. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 48, 161–173.
- Hagan, M.M., Wauford, P.K., Chandler, P.C., Jarrett, L.A., Rybak, R.J., & Blackburn, K. (2002). A new animal model of binge eating: key synergistic role of past caloric restriction and stress. *Physiology and Behavior*, 77, 45–54.
- Harris, R. B., Gu, H., Mitchell, T. D., Endale, L., Russo, M., & Ryan, D. H. (2004). Increased glucocorticoid response to a novel stress in rats that have been restrained. *Physiology and Behavior*, 81, 557-568.

- Holbrook, S.J., & Schmitt, R.J. (1988). Effects of predation risk on foraging behavior: mechanisms altering patch choice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *121*, 151-163.
- Hunziker, M. H. L. & dos Santos, C. V. (2007). Learned helplessness: Effects of response requirement and interval between treatment and testing. *Behavioural Processes*, *76*, 183-191.
- Imada, S., kondo, H., & Imada, H. (1985). Effects of shocks, presented at a fixed time of day, on appetitive and general activity of rats. *Learning and Behavior*, *13*, 194-200.
- Inglis, I.R., Forkman, B., & Lazarus, J. (1997). Free food or earned food? A review and a fuzzy model of contrafreeloading. *Animal Behaviour*, *53*, 1171-1191.
- Inoue, K., Kirriike, N., Okuno, M., Fujisaki, Y., Kurioka, M., & Iwasaki, S. (1998). Prefrontal and striatal dopamine metabolism during enhanced rebound hyperphagia induced by space restriction—a rat model of binge eating. *Biological Psychiatry*, *44*, 1329–1336.
- Iwasaki, S., Inoue, K., Kirriike, N., & Hikiji, K. (2000). Effect of maternal separation on feeding behavior of rats in later life. *Physiology and Behavior*, *70*, 551–556.
- Jackson, R.L., & Minor, T.L. (1988) Effects of signaling the inescapable shock on subsequent escape learning: implications for theories of coping and “learned helplessness. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *14*, 390–400.
- Jacobs, B. L. & Amitia, E.C. (1992). Structure and function of the brain serotonin system. *Physiology Review*, *72*, 165-229.
- Job, R. F. S. & Barnes, B. W. (1995). Stress and consumption: inescapable shock, neophobia, and quinine finickiness in rats. *Behavioral Neuroscience*, *109*, 106-116.
- Kalinichev, M., Easterling, K.W., Plotsky, P.M., & Holtzman, S.G. (2002). Long-lasting changes in stress-induced corticosterone response and anxiety-like behaviors as a consequence of neonatal maternal separation in Long-Evans rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, *73*, 131–140.
- Kametani, H. (1988). Analysis of Age-related Changes in Stress-induced Grooming in the Rat. Differential Behavioral Profile of Adaptation to Stress. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *525*, 101-113.

- Kaneko, M., Kaneko, K., Shinsako, J., & Dallman, M.F. (1981). Adrenal sensitivity to adrenocorticotropin varies diurnally. *Endocrinology*, *109*, 70–75.
- Kant, G.J., & Bauman, R.A. (1993). Effects of Chronic Stress and Time of Day on Preference for Sucrose. *Physiology and Behavior*, *54*, 499-502.
- Kelsey, J. E. (1977). Escape acquisition following inescapable shock in the rat. *Animal Learning and Behavior*, *5*, 83-92.
- Khoury, A.E., Gruber, S.H.M., Mork, A., & Mathe, A.A. (2006). Adult life behavioral consequences of early maternal separation are alleviated by escitalopram treatment in a rat model of depression. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, *30*, 535–540.
- Kissileff, H. (1970). Feeding in normal and recovered lateral rats monitored by a pellet detecting eatometer. *Physiology and Behavior*, *5*, 163–73.
- Krebs, H., Macht, M., Weyers, P., Weijers, H., & Janke, W. (1996). Effects of stressful noise on eating and non-eating behavior in rats. *Appetite*, *26*, 193-202.
- La Fleur, S. E. (2006). The effects of glucocorticoids on feeding behavior in rats. *Physiology and Behavior*, *89*, 110-114.
- Ladd, C.O., Huot, R.L., Thirivikraman, K.V., Nemeroff, C.B., Meaney, M.J., & Plotsky, P.M. (2000). Long-term behavioral and neuroendocrine adaptations to adverse early experience. *Progress in Brain Research*, *122*, 81–103.
- Lawrence, D. H. & 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.
- Lester, L.S., & Fanselow, M.S. (1985). Exposure to a cat produces opioid analgesia in rats. *Behavioral Neuroscience*, *99*, 756–759.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, *68*, 619-640.
- Linthorst, A. C. E. & Reul, J. M. (2008). Stress and the brain: Solving the puzzle using microdialysis. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, *90*, 163-173.
- Lima, S.L., & Bednekoff, P.A. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist*, *153*, 649–659.

- Linthorst, A.C., & Reul, J.M. (2008). Stress and the brain: Solving the puzzle using microdialysis. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 90, 163-173.
- López-Espinoza, A. & 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. & 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 Comportamental*, 9, 5-17.
- 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., Rios, A., & 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 Comportamental*, 12, 157-170.
- McIntosh, J., Anisman, H., & Merali, Z. (1999). Short- and long-periods of neonatal maternal separation differentially affect anxiety and feeding in adult rats, gender dependent effects. *Brain Research. Developmental Brain Research*, 113, 97-106.
- Miller, R. E., Mirsky, I. A., Caul, W. F., & Sakata, T. (1969). Hyperphagia and polydipsia in socially isolated rhesus monkeys. *Science*, 165, 1027-1028.
- Minor, T.R., Trauner, M.A., Lee, C.Y., & Dess, N.K. (1990). Modeling signal features of escape response: effects of cessation conditioning in "learned helplessness" paradigm. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 123-136.
- Morton, D. (2002). Behaviour of rabbits and rodents. En: P. Jensen (Ed.), *The Ethology of Domestic Animals: An Introductory Text*, (pp. 193-209). New York, USA: CABI publishing,

- Nicholson, S., Lin, J.H., Mahmoud, S., Campbell, E., Gillham, B., & Jones, M. (1985). Diurnal variations in responsiveness of the hypothalamo-pituitary-adrenocortical axis of the rat. *Neuroendocrinology*, *40*, 217–224.
- Oliver, G., Wardle, J., & Gibson, L. (2000). Stress and food choice: A laboratory study. *Psychosomatic Medicine*, *62*, 853-865.
- Olson, M.H., Mittelback, G.G. & Osenberg, C.W. (1995). Competition between predator and prey: Resource-based mechanisms and implications for stage-structured dynamics. *Ecology*, *76*, 1758–1771.
- Ordaz, N., López-Espinosa, A., & Martínez, H. (2005). Efectos de la modificación del contexto en el consumo de agua y alimento durante un estado de saciedad en ratas. *Universitas Psychologica*, *4*, 151-160.
- Ortolani, D., Oyama, L.M., Ferrari, E.M., Melo, L.L, & Spadari-Bratfisch, R.C. (2011). Effects of comfort food on food intake, anxiety-like behavior and the stress response in rats. *Physiology and Behavior* *103*, 487-492.
- Osorio, J. E., Weisstaub, G. N., & Castillo, C. D. (2002). Desarrollo de la conducta alimentaria en la infancia y sus alteraciones. *Revista Chilena de Nutrición*, *29*, 280–285.
- Overmier, J. B. & Murison, R. (1989). Post-stress effects of danger and safety signals on gastric ulceration in rats. *Behavioral Neuroscience*, *103*, 1296-1301.
- Overmier, J. B. (2002). On learned helplessness. *Integrative Physiological and Behavioral Science*, *37*, 4–8.
- Overmier, J.B., Patterson, J., & Wielkiewicz, R.M. (1979). Environmental contingencies as sources of stress in animals. In: S. Levine & H. ursine (eds.) *Coping and Health*. New York: Plenum Press, 1-38.
- Pecoraro, N., Reyes, F., Gomez, F., Bhargava, A., & Dallman, M. F. (2004). Chronic stress promotes palatable feeding, which reduces signs of stress: Feedforward and feedback effects of chronic stress. *Endocrinology*, *145*, 3754–3762.
- 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.

- Persengiev, S., Kanchev, L., & Vezenkova, G. (1991). Circadian patterns of melatonin, corticosterone, and progesterone in male rats subjected to chronic stress: effect of constant illumination. *Journal of Pineal Research*, *11*, 57–62.
- Peterson, C., Maier, S., & Seligman, M.E.P. (1993). *Learned Helplessness: A Theory for the Age of Personal Control*. New York: Oxford University Press.
- Polivy, J. & Herman, P. (1985). Dieting and bingeing: A causal analysis. *American Psychologist*, *40*, 193-201.
- Refinetti, R. (1988). Effects of food temperature and ambient temperature during a meal on food intake in the rat. *Physiology & Behavior*, *43*, 245-247.
- Reid, L. S. & Finger, F. W. (1955). The rats adjustment to 23-hour food-deprivation cycles. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *48*, 110-113.
- Retana-Márquez, S., Bonilla-Jaime, H., Vázquez-Palacios, G., Domínguez-Salazar, E., Martínez-García, R., & Velázquez-Moctezuma, J. (2003). Body weight gain and diurnal differences of corticosterone changes in response to acute and chronic stress in rats. *Psychoneuroendocrinology*, *28*, 207–227.
- Richter, C. P. (1927). Animal Behavior and internal drives. *Quarterly Review of Biology*, *2*, 307-343.
- Rorty, M., Yager, J., & Rossotto, E. (1994). Childhood sexual, physical, and psychological abuse in bulimia nervosa. *American Journal of Psychiatry*, *151*, 1122–1126.
- Rozin, P., Kabnick, K., Pete, E., Fischler, C., & Shields, C. (2003). The ecology of eating: smaller portion sizes in France than in the United States help explain the French paradox. *Psychological Science*, *14*, 450-454.
- Ryu, V., Yoo, S.B., Kang, D.W., Lee, J.H. & Jahng, J.W. (2009). Post-weaning isolation promotes food intake and body weight gain in rats that experienced neonatal maternal separation. *Brain Research*, *27*, 1295, 1027-34.
- Sanger, G.J., Yoshida, M., Yahyah, M., & Kitazumi, K. (2000). Increased defecation during stress or after 5-hydroxytryptophan: selective inhibition by the 5-HT4 receptor antagonist, SB-207266. *British Journal of Pharmacology*, *130*, 706 - 712.
- Sclafani, A. (1990). Nutritionally based learned flavor preferences. En E. D. Capaldi y T. L. Powley (eds.), *Taste, experience & feeding: development and learning* (pp. 139-156). Washington, D. C: American Psychological Association.

- Seligman, M. E. P. & Maier, S. F. (1967). Failure to escape traumatic shock. *Journal of Experimental Psychology*, 74, 1-9.
- Selye, H. (1936). A syndrome produced by diverse noxious agents. *Nature*, 138, 32.
- Selye, H. (1946). The general adaptation syndrome and diseases of adaptation. *Journal of Clinical Endocrinology*. 6, 117-230.
- Selye, H. (1950). *The physiology and pathology of exposure to stress*. Montreal: Acta, Inc.
- Selye, H. (1974). *Stress without distress*. Philadelphia: J.B. Lippincott.
- Siegel, P. S. & Stuckey, H. L. (1947) The diurnal course of water and food intake in the normal mature rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 40, 365-370.
- 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.
- Soukup, V. M., Beiler, M. E., & Terrell, F. (1990). Stress, coping style, and problem solving ability among eating-disordered inpatients. *Journal of Clinical Psychology*, 46, 592-599.
- Staddon, J. E. R. (2001). *Adaptive dynamic. The theoretical analysis of behavior*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology.
- Stellar, E. & Hill, J. H. (1952). The rats rate of drinking as a function of water deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 96-102.
- Sterritt, G. M. (1962) Inhibition and facilitation of eating by electric shock. *Journal of Comparative Psychology*. 55(2), 226-229.
- Tang, X., Orchard, S.M., & Sanford, L.D. (2002) Home cage activity and behavioral performance in inbred and hybrid mice. *Behavioural Brain Research*, 136, 555-569.
- Torrellas, A., Guaza, C., Borrell, J., & Borrell, S. (1981). Adrenal responses and brain catecholamines responses to morning and afternoon immobilization stress in rats. *Physiology and Behavior*, 26, 129-133.
- Torres, I. L.S., Gamaro, G. D., Vasconcellos, A. P., Silveira, R., & Dalmaz, C. (2002). Effects of chronic stress on feeding behavior and monoamine levels in different brain structures in rats. *Neurochemical Research*, 27, 519-525.
- Treit, D., Spetch, M. L., & Deutsch, J. A. (1982). Variety in the flavor of food enhances eating in the rat: a controlled demonstration. *Physiology and Behavior*, 30, 207-211.

- Tsigos, C. & Chrousos, G. P. (2002). Hypothalamic-pituitary-adrenal axis, neuroendocrine factors and stress. *Journal of Psychosomatic Research*, 53, 865-871.
- Ullman, A. D. (1951). The experimental production and analysis of a "compulsive eating symptom" in rats. *Journal of Comparative Psychology*, 44(6), 575-581.
- Varma, M. Chai, J., Meguid, M., Gleason, J., & Yang, Z. (1999). Effect of Operative Stress on Food Intake and Feeding Pattern in Female Rats. *Nutrition*, 15, 365-372.
- Verplanck, W.S. & Hayes, J.R. (1953). Eating and drinking as a function of maintenance schedules. *The journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46, 327-333.
- Weiss, J. M. (1968). Effects of coping responses on stress. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 251-260.
- Weiss, J. M. (1971a). Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 77, 1-13.
- Weiss, J. M. (1971b). Effects of punishing the coping response (conflict) on stress pathology in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 77, 14-21.
- Weiss, J. M. (1971c). Effects of coping behavior with and without a feedback signal on stress pathology in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 77, 22-30.
- Werner, E.E., & Peacor, S.D. (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84, 1083-1100.
- Whishaw, I. Q., Dringenberg, H. C., & Comery, T. A. (1992). Rats (*Rattus norvegicus*) modulate eating speed and vigilance to optimize food consumption: effects of cover, circadian rhythm, food deprivation, and individual differences. *Journal of Comparative Psychology*, 106, 411-419.
- Willner, P. (1984). The validity of animal models of depression, *Psychopharmacology*, 83, 1-16.
- Willner, P. (1986). Validation criteria for animal models of human mental disorders: Learned helplessness as a paradigm case. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 10, 677-690.

- Yasuda, N., Takebe, K., & Greer, M.A. (1976). Evidence of nycterohemeral periodicity in stress-induced pituitary-adrenal activation. *Neuroendocrinology* 21, 214–224.
- Yela, J. R.; Salgado, A.; Gómez, M. A.; Santamaría, B., & Ayuso, A. (1997). Efecto de la predecibilidad-controlabilidad del estímulo aversivo en déficits motivacionales y asociativos en ratas. *Psicológica*, 17, 1-12.
- 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. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 40, 37-72.
- Zellner, D. A., Loaiza, S., González, Z., Pita, J., Morales, J., Pecora, D. & Wolf, A. (2006). Food selection changes under stress. *Physiology and Behavior*, 87, 789-793.
- Zylan D. K. & Brown S. D. (1996) Effect of stress and food variety on food intake in male and female rats. *Physiology and Behavior*, 59, 165-169.