

## EFFECTO DEL TIPO Y CONTROLABILIDAD DEL ESTRÉS SOBRE LA CONDUCTA ALIMENTARIA EN RATAS

### *EFFECT OF TYPE AND CONTROLLABILITY OF STRESS ON FEEDING BEHAVIOR IN RATS*

MARINA LILIANA GONZÁLEZ-TORRES<sup>1</sup>, ANTONIO LÓPEZ-ESPINOZA<sup>2</sup> Y CRISTIANO VALERIO  
DOS SANTOS<sup>3</sup>

<sup>1</sup>DEPARTAMENTO DE FISIOLÓGÍA Y FARMACOLOGÍA, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE AGUASCALIENTES

<sup>2</sup>CENTRO DE INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO Y NUTRICIÓN (CICAN)  
CUSUR - UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

<sup>3</sup>CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO (CEIC)  
CUCBA - UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

#### Resumen

El objetivo del estudio fue evaluar los efectos de dos tipos de estrés, crónico o agudo, en situaciones de controlabilidad o incontrolabilidad sobre el peso corporal, consumo de alimento y agua en ratas. El estrés agudo constó de dos sesiones de 60 choques eléctricos y el crónico de 12 sesiones de 10 choques. Los sujetos expuestos a la situación controlable podían terminar el choque con una respuesta específica, y el incontrolable fue acoplado al anterior. El grupo control se mantuvo en su caja-habitación. Los resultados fueron disminución del peso corporal durante la exposición al estrés agudo y una desaceleración en la curva de aumento durante el estrés crónico; se encontró una disminución en el consumo de alimento y agua durante la exposición al estrés agudo y crónico. Los efectos mostrados ante el estrés crónico fueron más evidentes en los machos que en las hembras. No se observaron diferencias entre los grupos expuestos al estrés controlable y aquellos expuestos al estrés incontrolable. Estos resultados son discutidos a partir de la hipótesis del cambio regulatorio y de la ecología conductual.

**Palabras clave:** Conducta alimentaria, estrés agudo, estrés crónico, controlabilidad, cambio regulatorio.

-----  
Los datos presentados fueron parte de la tesis de maestría de la primera autora. El resto de los autores contribuyeron en la asesoría del trabajo y revisión de la redacción del escrito. Esta investigación fue financiada por el proyecto 46083-H del CONACyT concedido al segundo autor. Dirigir la correspondencia a la primera autora a: Departamento de Fisiología y Farmacología, Universidad Autónoma de Aguascalientes Av. Universidad # 940, Ciudad Universitaria, C. P. 20100, Aguascalientes, Aguascalientes. México, o al correo electrónico: liliglz@hotmail.com

### Abstract

The objective of this study was to evaluate the effects of two types of stress, chronic or acute, in either controlled or uncontrolled situations, on body weight, food, and water consumption in rats. Acute stress consisted of two sessions of 60 electric shocks and chronic in 12 sessions of 10 shocks. Subjects exposed to the controllable situation could finish the shock with a specific response, and the group uncontrollable was yoked to the uncontrollable group. Control group was kept in its box-room. The results were: reduction of the body weight during exposure to acute stress and a slowdown in the rate of body weight increase during chronic stress, as well as a reduction in the consumption of both food and water during exposure to both acute and chronic stress. The effects observed with chronic stress were more evident robust in males than in females. There were no differences between groups exposed to controllable and uncontrollable stress. These results are discussed in relation to the hypothesis of regulatory change and behavioral ecology.

**Key words:** Feeding behavior, acute stress, chronic stress, controllability, regulatory change.

### Introducción

El fenómeno alimentario, definido como el comportamiento relacionado con la ingesta de alimentos, los hábitos de alimentación, la selección de alimentos que se ingieren y las cantidades ingeridas de ellos (Osorio, Weisstaub, Castillo, 2002), depende de diversos factores tanto externos como internos, por ejemplo el número y tamaño de las porciones presentes en la situación, el estado nutricional del organismo, entre otros (Varma, Chai, Meguid, Gleason & Yang, 1999). Dentro del conjunto de variables externas que controlan la conducta alimentaria, se encuentra el estrés, el cual se refiere a un conjunto de reacciones fisiológicas ante cualquier forma de estímulo nocivo (Selye, 1974). En efecto, el estrés no es 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.

Los efectos del estrés sobre la conducta alimentaria han sido estudiados utilizando diferentes modelos experimentales de estrés, y los resultados reportados dependen de la preparación experimental utilizada. Por ejemplo, con la técnica del "tail-pinch", se induce un incremento en el consumo de alimento en ratas (e.g. Antleman, Rowland & Fischer, 1976); utilizando la técnica de restricción de espacio, se ha observado una reducción de la ingesta de alimento (e.g. Zylan & Brown, 1996); con la aplicación de choques eléctricos en la cola, se obtuvo una supresión del consumo de agua con quinina mayor que en aquellas ratas que no fueron expuestas a choques (Dess, Chapman & Minor, 1988). Los efectos también dependen del tipo de alimento proporcionado. Por ejemplo, los sujetos sometidos a estrés aumentan su consumo de alimento palatable (Diane, Victoriano, Fromentin, Tome & Laruc-Acha-

giotis, 2008; Hagan, Wauford, Chandler, Jarrett, Rybak & Blackburn, 2002) y disminuyen el consumo de alimento no palatable (Dess, Chapman & Minor, 1988; Dess, Minor & Brewer, 1988; Dess, Raizer, Chapman & García, 1989; Job & Barnes, 1995). Asimismo, el inicio y la velocidad de la conducta de comer aumentan, pero su duración disminuye (Whishaw, Dringenberg & Comery, 1992). Uno de los procedimientos experimentales utilizados para evaluar el efecto del estrés es el paradigma del “desamparo aprendido”, el cual involucra la exposición a descargas eléctricas inescapables y grupos control expuestos a descargas escapables y/o ingenuos. Los efectos de las descargas inescapables son tradicionalmente evaluados en contingencias de escape y se observa que los animales expuestos a ese procedimiento presentan dificultades de aprendizaje posteriores (Maier, Albin, & Testa, 1973; Seligman & Maier, 1967); la actividad motora (e.g., Anisman, Remington, & Sklar, 1979; Anisman & Sklar, 1979), y la conducta social (e.g., Rapaport & Maier, 1978; Williams, 1982). Dicho paradigma establece que la variable crítica que produce esos efectos es la incontrolabilidad del evento aversivo, la cual produce un aprendizaje de la no contingencia entre la respuesta del organismo y el evento estresor (ver Peterson, Maier & Seligman, 1993 para una revisión de los procedimientos, efectos y las hipótesis explicativas). La disminución o eliminación de los efectos del desamparo aprendido por la medicación antidepressiva, entre otros hallazgos, ha propiciado un alto interés en el paradigma de desamparo como un modelo de depresión (Willner, 1984, 1986). La depresión ha sido identificada tanto en humanos como en animales como un conjunto de cambios bioquímicos, fisiológicos y conductuales que se dan en el organismo. El estudio y tratamiento de la depresión es de gran relevancia ya que ese trastorno es asociado con muchos problemas conductuales, sociales y de salud. Entre estos figuran algunos cambios en la conducta de comer como disminución de la ingesta, o aumento exagerado de la misma, lo que produce a su vez pérdida de peso u obesidad, según el caso. El paradigma del desamparo aprendido establece una relación entre el estrés incontrolable y algunos estados depresivos. 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. Asimismo, 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. No obstante, el patrón alimentario en los modelos de depresión y estrés, como el paradigma del desamparo aprendido ha recibido poca atención. La investigación en esa área es interesante por varias razones, una de ellas es que se ha descrito que los choques inescapables pueden afectar las conductas instrumentales basadas en motivación apetitiva (Rosellini, 1978; Rosellini, DeCola & Shapiro, 1982) pero la posibilidad de que los cambios en la regulación alimentaria contribuyan a estos efectos no ha sido cuidadosamente examinada; además, la evidencia de que los choques inescapables suprimen la ingestión y provocan una pérdida del peso corporal podría validar a los choques inescapables como un modelo de depresión y

sugerir que el paradigma del desamparo aprendido puede ser importante para estudiar los desordenes alimentarios asociados con estrés y depresión (Dess, Raizer, Chapman & García, 1988). Específicamente sobre la conducta alimentaria, se ha reportado que la exposición al procedimiento de desamparo aprendido produce disminución del consumo de alimento y agua adulterada con quinina y pérdida de peso corporal (Dess, Chapman & Minor, 1988; Dess, Minor, & Brewer, 1989; Dess, Raizer, Chapman, & Garcia, 1988). Sin embargo, no se ha descrito con claridad si los efectos mostrados son por los choques eléctricos per se o por la incontrolabilidad, ya que mientras que Job y Barnes (1995) observaron diferencias entre el grupo expuesto a la situación incontrolable y el expuesto a la situación controlable, siendo los de la situación incontrolable los que mostraron mayores efectos del estrés, en otros estudios no se ha podido observar tal diferencia (Dess, et al., 1988; Dess, et al., 1989). Los efectos del estrés experimental sobre la ingesta de alimento y peso corporal de ratas, tales como disminución del peso corporal, del consumo de alimento regular y adulterado, aumento en el consumo de alimento palatable, entre otros descritos anteriormente, han sido considerados por algunos investigadores como Dess (1997) y algunos especialistas de la ecología conductual, como cambios que pueden constituir un patrón ordenado de adaptación a las circunstancias de peligro. Esa perspectiva es representada por la hipótesis del cambio regulatorio propuesta por Dess (1997) que establece que el estrés promueve una reorganización de la conducta alimentaria. Esa hipótesis predice que, cuando un animal es expuesto a una situación de peligro (de estrés), 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. La hipótesis del cambio regulatorio provee una explicación parsimoniosa del efecto del estrés sobre la conducta alimentaria, incluyendo la pérdida de peso corporal, la reducción del consumo de alimento común, el aumento en la preferencia por consumir alimentos palatables, o con alto contenido calórico (Hagan, Wouford, Chandler, Jarrett, Rybak & Blackburn, 2002; Pecoraro, Reyes, Gómez, Bhargava & Dallman, 2004; Diane, Victoriano, Fromentin, Tomc & Laruc-Achagiotis, 2008; Fachin, Silva, Noschang, Pettenuzo, Bertinetti, Billostre, Peres, Busnello & Dalmaç, 2008) y el efecto de una mayor supresión del consumo de agua o comida adulterada con quinina (Dess, 1991; Dess, Minor & Brewer, 1989; Dess, Raizer, Chapman & García, 1988; Job & Barnes, 1995). Por su parte, Krebs, Macht, Weyers, Weijers & Janke (1996) y Whishaw, Dringenberg y Comery (1992) discutieron las modificaciones observadas en el patrón alimentario en situaciones de estrés 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 dismi-

nuida. Esos beneficios son más grandes que los costos de un incremento en la velocidad e incluso en el consumo de alimento. Por último, cabe señalar que el estrés no solamente puede ser incontrolable o controlable, también ha sido clasificado como agudo, si es aplicado solamente una vez, o crónico si el animal ha sido repetidamente expuesto a los estresores. Y existe alguna evidencia de que el estrés crónico puede tener efectos más permanentes que el agudo (Fachin, Silva, Boschang, Pettenuzzo, Bertinetti, Billodre, Peres, Busnello, & Dalmaz; 2008), por lo que resulta interesante combinar el tipo de situación: controlable o incontrolable, con el tipo de estrés: crónico o agudo. El objetivo de este experimento fue evaluar el efecto de la exposición crónica o aguda a choques incontrolables o controlables sobre el peso corporal, el consumo de alimento y agua en condiciones de acceso restringido al alimento.

## Método

### *Sujetos*

Se utilizaron 20 ratas de la cepa Wistar, 10 machos y 10 hembras, con edad de siete semanas al inicio del experimento. Todos los sujetos eran experimentalmente ingenuos. Las ratas fueron mantenidas en cajas/habitación individuales, con acceso libre al alimento y agua, en un ciclo de luz-oscuridad 12:12 horas. Los sujetos fueron manipulados durante la fase del ciclo de luz.

### *Aparatos y materiales*

Se utilizaron 20 cajas/habitación individuales, con medidas de 13 cm de altura por 27 cm de ancho y 38 cm de largo, con una reja metálica en la parte superior, con división para comedero y bebedero. Para el registro del consumo de alimento y peso corporal se utilizó una báscula electrónica de precisión. El alimento proporcionado consistió en croquetas de la marca comercial Nutri-cubos, especial para animales de laboratorio. Como bebida se utilizó agua purificada. Se utilizaron bebederos especiales para roedores y un bebedero graduado de 200 ml para medir el consumo de agua diario. Para la aplicación de los choques eléctricos se utilizaron dos cajas de evitación de la marca MED, modelo MED-VFC-RS- NIRU. Las cajas estaban aisladas de los ruidos externos y de la luz de la habitación. Dos de las paredes de las cajas de evitación estaban fabricadas en acrílico, al igual que su techo. Las otras dos paredes eran de acero inoxidable y podían armarse agregándose o quitando elementos a la caja como son bebederos, sensores, comederos, focos, etc, según las necesidades del diseño experimental. Para este experimento, en una de estas paredes se colocó un foco de luz general y un bebedero con un sensor de movimiento, mediante el cual se registraron las entradas del hocico del animal al bebedero. El modelo del bebedero utilizado fue ENV-200R3M. El piso de la caja estaba fabricado con varillas de acero inoxidable las cuales estaban conectadas al generador eléctrico, así que los sujetos recibían la descarga eléctrica por las patas. El modelo

del generador de choques era ENV-414S. Esa unidad permitía la regulación de la estimulación aversiva en uno de dos rangos, de 0 a 1 o de 0 a 5 mA. El piso de la caja se conectó al sistema del estimulador eléctrico por una entrada estándar DB-9. Asimismo, se usó una computadora con el programa MED-PC para ambiente Windows con el cual se programó el funcionamiento de la caja para este experimento.

### *Procedimiento*

Los sujetos fueron asignados de manera aleatoria a uno de cinco grupos con cuatro ratas cada uno, dos hembras y dos machos. El primer grupo fue expuesto al estrés agudo en la situación controlable (AC), el segundo, al estrés agudo en la situación incontrolable (AI), el tercero, al estrés crónico en la situación controlable (CC), el cuarto, al estrés crónico en la situación incontrolable (CI) y finalmente, el grupo control (CN) fue mantenido en su caja-habitación en condiciones similares a las de la línea base para los otros grupos durante todo el experimento. Se tomaron registros del peso corporal y consumo de alimento y agua a las 10 horas en todas las fases del experimento. En la Fase 1, se mantuvo a los sujetos en su caja/habitación con acceso libre al alimento y agua durante 15 días. En la Fase 2 se mantuvo a los sujetos en condiciones de acceso restringido al alimento y agua durante 14 horas diarias, de las 20 h de un día a las 10 h del día siguiente. La duración de la Fase 2 fue de 10 días. En la Fase 3 se mantuvo a las ratas en las mismas condiciones de alimentación que en la Fase 2, pero los sujetos fueron sometidos al estrés. Los grupos AC y AI, fueron expuestos al estrés agudo en las cajas de choques (dos sesiones consecutivas con 60 choques por sesión) y los grupos CC y CI fueron expuestos al estrés crónico (12 sesiones con diez choques cada una). Se formaron diadas de ratas, tomando un sujeto del grupo controlable y otro del grupo incontrolable, resultando en total ocho diadas. La sesión de choques duró aproximadamente una hora para cada diada del grupo agudo y 10 minutos para las del grupo crónico. La intensidad de los choques fue de 0.6 mA y una duración máxima de 10 segundos. En una de las cajas, nombrada "A", los choques eléctricos ocurrieron cada 60 s en promedio, con un rango entre los 20 y 230 s. Los choques eléctricos podían ser terminados mediante una respuesta de muestreo en la pared frontal. La otra caja, nombrada "B", estaba acoplada con el 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 se terminaba el choque, también terminaba el choque para la rata de la caja B. Así, en la caja A, se colocaron a las ocho ratas de los grupos AC y CC, y en la caja B a las ocho ratas de los grupos AI y CI. Se obtuvieron las latencias de la respuesta de escape a partir de la medición del tiempo transcurrido desde la aplicación del choque eléctrico hasta la ejecución de la respuesta de escape, a través del sensor de movimiento localizado en el bebedero y la programación de un contador de este tiempo en el programa MED. Las sesiones de estrés agudo fueron aplicadas entre las 15 y 19 horas, mientras las sesiones de estrés crónico comenzaron a las 19 horas. Después de la exposición a los choques eléctricos las ratas fueron regresadas



a sus cajas/habitación (Ver Tabla 1). Para los grupos expuestos al estrés agudo entre las fases de exposición al estrés (fases 3 y 4) se presentó un periodo de 10 días en que se mantuvo a las ratas en condiciones iguales a las de la Fase 2, mientras los grupos expuestos al estrés crónico continuaron con la exposición al estrés y las condiciones de acceso al alimento y agua también fueron iguales a las de la Fase 2. En la Fase 4, se repitió la aplicación del estrés, en el caso del estrés crónico la Fase 3 y 4 corresponden a la misma condición sólo se marcan por separado para fines comparativos con el grupo agudo. En la Fase 5 se mantuvo a las ratas en condiciones de acceso libre al alimento y agua similares a las de la Fase 1 y se realizaron registros del peso corporal, consumo de alimento y agua durante cinco días consecutivos (muestras) en la segunda y en la cuarta semana posterior al terminode la Fase 4. Los sujetos del grupo control fueron mantenidos en su caja/habitación durante todo el experimento y se registró el peso corporal, consumo de alimento y agua.

Tabla 1. Muestra el Diseño experimental

CONDICION GRUPO	FASE 1 LB	FASE 2 LB	FASE 3 ESTRÉS	LB 2	FASE 4 ESTRÉS	LB 2	FASE 5 Segui- miento
Agudo Controlable <b>AC</b> n=4	Acceso libre a Chow y agua	Acceso restringido a Chow y agua de 20 a 10 horas	60 Choques Escapables	Acceso restringido	Choques Escapables	Acceso restringido	Acceso libre a chow y agua
Agudo Incontrolable <b>AI</b> n=4			60 Choques Inescapable		Choques Inescapables		
Crónico Controlable <b>CC</b> n=4			10 choque escapables		10 choques escapables		
Crónico Incontrolable <b>CI</b> n=4			10 choques inescapables		10 choques inescapables		
Control <b>CN</b> n=4			Caja- Habitación		Caja- habitación		
Días	15	10	2	10	2	10	5

## Resultados

Todas las figuras muestran los datos individuales de los sujetos experimentales a lo largo de todo el experimento. Al lado izquierdo de las figuras se presentan los datos de los sujetos expuestos al estrés agudo y en la parte derecha aquellos expuestos al estrés crónico. Dentro de cada grupo, se sitúan en el lado izquierdo los datos de los sujetos expuestos a la situación controlable y del lado derecho los datos de los sujetos expuestos a la situación incontrolable. Las gráficas de la parte superior muestran los datos de las hembras y las de la parte inferior los de los machos. La línea continua representa la condición de acceso libre al alimento, los círculos en blanco representan la condición de restricción al alimento y agua y los círculos en negro la condición de estrés con acceso restringido al alimento y agua. En la Figura 1 se muestra que en seis ratas del grupo agudo (AC2 y AC4, hembras; AC1, AC3, AI1 y AI3, machos) el peso corporal disminuyó durante los días expuestos al estrés, principalmente en la segunda exposición, respecto al peso corporal registrado en el último día de la fase anterior. La curva de crecimiento corporal de los machos es menos acelerada después de la primera exposición al estrés. En el grupo de estrés crónico para cinco sujetos se observó (CC2, CI2, CI4, hembras; CC1 y CC3, machos) una desaceleración de la curva de crecimiento corporal durante la exposición al estrés al compararlo con la fase anterior. Para el resto de los sujetos (CC4, CI1, y CI3) sólo se observó una disminución del peso corporal en las primeras sesiones de estrés. Se calculó el porcentaje de ganancia promedio de peso corporal tomando como base el promedio de cada sujeto durante la fase previa (100%). El promedio de la fase a analizar fue multiplicado por 100 y dividido entre el promedio de la fase anterior, y al resultado se le restó la cantidad de 100. Si el resultado es un valor positivo indicaría aumento, mientras que un valor negativo representa reducción. Una vez obtenidos los valores individuales se sacó el promedio para hembras y para machos. De la fase de acceso libre a la de restricción, la ganancia del peso corporal promedio para las hembras del grupo agudo fue de 9.6% y para los machos de 15.6 %, mientras que en la primera exposición al estrés fue de sólo 1.4%, y 5.4%, respectivamente. Cuando retornaron a la fase de restricción sin estrés aumentaron su peso corporal un 2.78% las hembras, y un 3.6% los machos. En la segunda exposición al estrés las hembras disminuyeron su peso corporal (-0.5%) y los machos prácticamente no mostraron ganancia (0.1%) en comparación con la fase anterior. Para los sujetos expuestos al estrés crónico la ganancia de peso corporal fue de 11.2% para las hembras y 15.1% para los machos, y en la fase de estrés de 8.6% y 11.6% respectivamente. Cuando los sujetos retornaron a la condición de acceso libre al alimento y agua el registro del peso corporal volvió a incrementar gradualmente. Este incremento fue mayor en todos los machos durante esta fase que en las hembras y sólo en un sujeto (CC2, hembra) se observó una disminución del peso corporal durante esta fase. El peso corporal durante todo el experimento para el grupo control mostró un aumento gradual, sin modificaciones en la curva de creci-



miento corporal. En la última condición, correspondiente al retorno al acceso libre de alimento se observó un incremento del peso corporal sustancial en los machos, lo que muestra que el crecimiento o aumento del peso corporal es mayor en los machos que en las hembras.

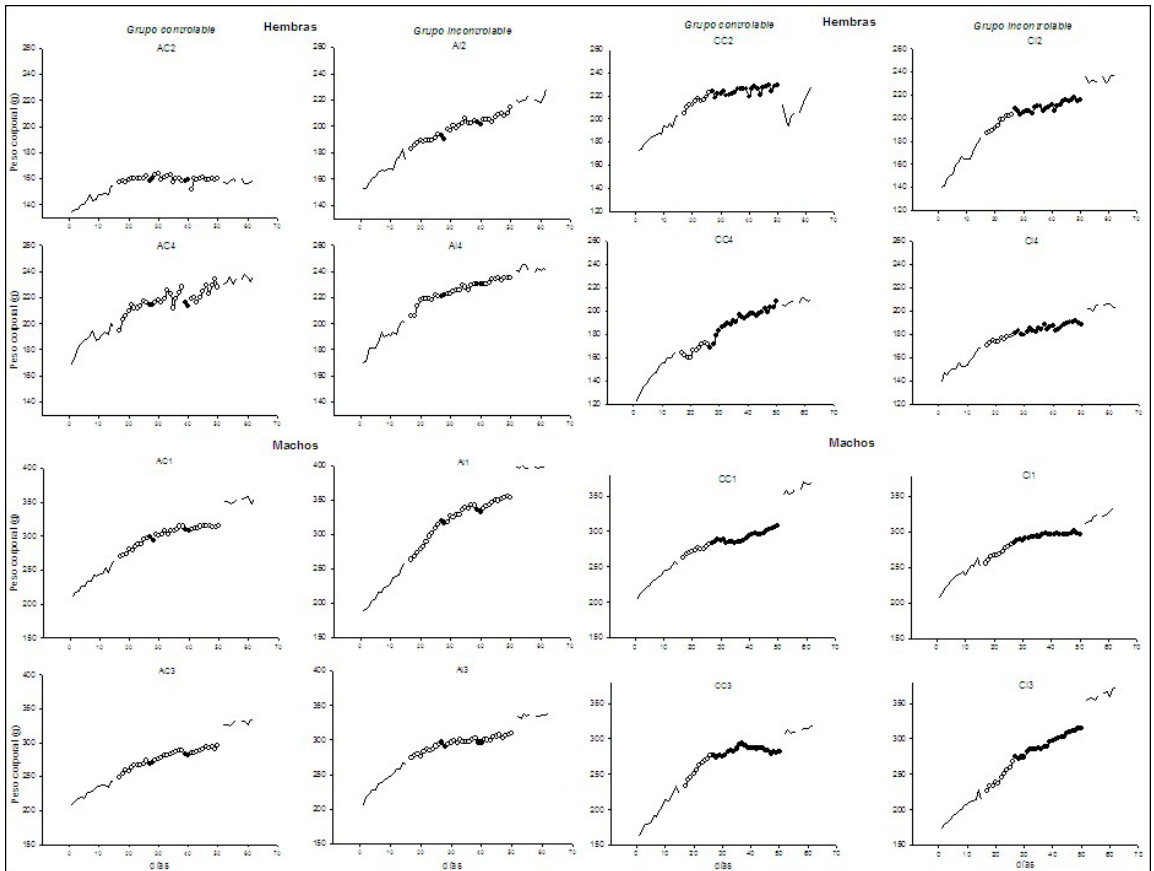


Figura 1. Peso corporal diario de cada sujeto expuesto al estrés agudo (izquierda) y crónico (derecha). La línea continua indica la condición de acceso libre al alimento y agua, los círculos en blanco representan la condición de acceso restringido al alimento y agua, y los círculos negros la exposición al estrés.

En la Figura 2 se muestra el consumo de agua a lo largo de todo el experimento, en cada una de las ratas del grupo expuesto al estrés agudo (izquierda) y al estrés crónico (derecha). La mayoría de los sujetos mostraron una disminución en el consumo de agua durante la exposición al estrés. Cinco de los sujetos expuestos al estrés agudo (AC1, AC3, AI1, AI3 y AC4) mostraron una mayor disminución en la segunda exposición al estrés que en la primera. Los machos expuestos al estrés crónico disminuyeron su consumo de agua durante la exposición al estrés, y mostraron un patrón descendente conforme pasaron los días de estrés. En el caso de las hembras sólo se observó una mayor variabilidad en el consumo de agua durante la fase de exposición al estrés crónico en comparación con la línea base, y sólo una hembra disminuyó el consumo durante toda la exposición al estrés. En lo que respecta al porcentaje de reducción de agua, obtenido de igual forma que para el peso corporal, las hembras y los machos, del grupo agudo aumentaron su consumo de agua en 2.8% durante la fase de restricción, mientras que en la fase de estrés disminuyeron su consumo en 16.09% en la primera exposición. Al retornar a la fase de restricción aumentaron su consumo en un 17% con respecto al mostrado en la fase anterior y al ser expuestas al estrés por segunda ocasión disminuyeron su consumo de agua aún más que en la primera ocasión (23.3%). En el caso de los machos del grupo agudo, también aumentaron su consumo durante la fase de restricción (1.5%) y en la primera exposición al estrés disminuyeron su consumo (10.8%). Sin embargo, a diferencia de las hembras, al retornar a la fase de restricción disminuyeron su consumo otro 4% con respecto al registrado en la fase previa. En la segunda exposición al estrés, la reducción del consumo fue de 17.2%, mayor al de la primera ocasión. El porcentaje promedio de las hembras expuestas al estrés crónico muestra que aumentaron su consumo de agua en 3.7% durante la fase de restricción. El promedio del consumo de agua mostrado por las hembras durante la fase de estrés disminuyó en 7.6%. En el caso de los machos, durante la fase de restricción, también aumentaron su consumo (8.2%) y durante la exposición al estrés lo disminuyeron incluso en mayor proporción que las hembras (27.5%). En la mayoría de los sujetos el consumo de agua durante la fase de seguimiento fue mayor que durante la última condición de restricción al alimento y agua. Sólo en dos hembras (AC4 y CC2) el consumo de agua fue menor en los primeros cinco días de seguimiento que en la fase anterior. Seis sujetos (AC2, AI2 y AC1, CI2, CI4 y CI1) mostraron grandes consumos de agua, incluso mayores a los registrados en la primera fase, en al menos una ocasión. No se observaron diferencias entre el grupo controlable e incontrolable. El consumo de agua diario durante todo el experimento para cada una de las ratas del grupo control se mostró estable. Aunque se observó mayor estabilidad en los machos que en las hembras. Al retornar a la condición de acceso libre en la fase de seguimiento, los machos mostraron un aumento en el consumo de agua en comparación con la fase de restricción y con la primera fase de acceso libre.

La Figura 3 muestra el consumo de alimento diario en todas las fases del experimento para cada uno de los sujetos expuestos al estrés agudo (izquierda) y al estrés

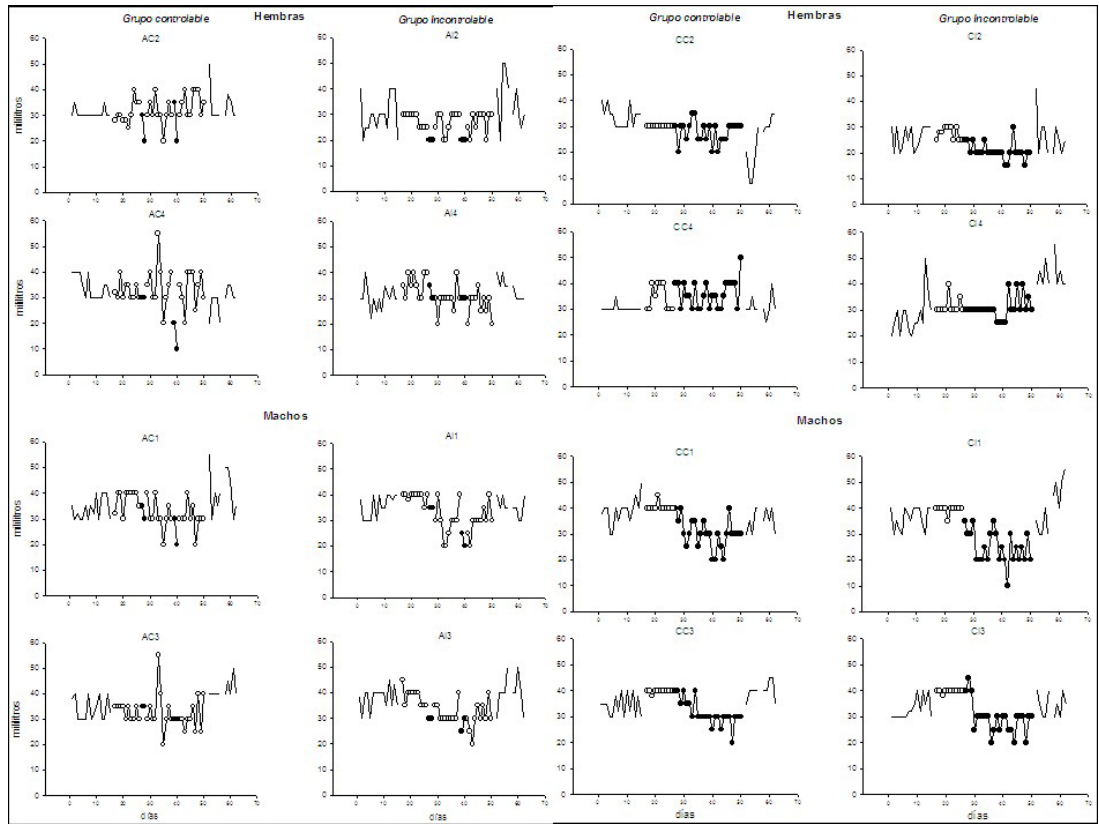


Figura 2. Consumo de agua de cada sujeto expuesto al estrés agudo (izquierda) y crónico (derecha). La línea continua representa la condición de acceso libre al alimento y agua, los círculos blancos representan la condición de acceso restringido al alimento y agua, y los círculos negros la exposición al estrés.

crónico (derecha). En la figura se observa una disminución en el consumo de alimento durante la exposición al estrés con respecto al consumo mostrado en la línea base con acceso restringido al alimento y agua en todos los sujetos. En seis de ocho ratas expuestas al estrés agudo (AC2, AC4, AI2, AC1, AI1 y AI3), ese efecto fue mayor en la segunda exposición al estrés que en la primera. Adicionalmente, en dos sujetos (AI4 y AC1), la cantidad consumida durante la fase de restricción después de la primera exposición al estrés agudo fue inferior al registrado en esa misma condición antes de la exposición al estrés. En los machos expuestos al estrés crónico se observó una disminución en el consumo de alimento durante toda la fase de exposición al estrés, y mostraron un patrón del consumo de alimento descendente con el paso de los días de exposición al estrés. Los sujetos CI3 y CI2 presentaron un incremento en el consumo de alimento con respecto al mostrado en la línea base sólo el primer

día de exposición al estrés. El sujeto CI3 luego mostró un efecto similar al observado en los demás machos durante los siguientes días de estrés. Mientras que, la hembra CC4 mostró un incremento gradual del consumo durante los primeros cinco días de la exposición al estrés, el cual se redujo gradualmente durante los siguientes días. El porcentaje promedio de reducción del consumo de alimento durante la primera exposición al estrés agudo fue de 11.6% y de 4.4% para las hembras y machos, respectivamente; y de 24.5% y 15.5% durante la segunda exposición al estrés, respectivamente. En la fase de restricción, tanto las hembras como los machos mostraron un incremento en el consumo de alimento de 5.9% y 4.3%, respectivamente en la primera exposición a esta condición y de 4% para las hembras y 0.8% para los machos en la segunda. Las hembras del estrés crónico no mostraron diferencias entre la fase de restricción y la de estrés, pues en ambas tuvieron una reducción del consumo de alimento. En la fase de restricción disminuyeron su consumo en un 2.4% en comparación con la fase de acceso libre y durante la fase de estrés en un 3.1% con respecto a la fase de restricción. Los machos en cambio, aumentaron su consumo durante la fase de restricción en un 14.1%, mientras que durante la fase de estrés lo redujeron en un 14.97%. En la fase de seguimiento, los machos mostraron grandes consumos de alimento en los dos seguimientos en comparación con la fase anterior e incluso en comparación con la primera fase (acceso libre al alimento y agua). Además, en la mayoría de los sujetos se observaron grandes consumos de alimento al menos una vez durante esta última fase. Sin embargo, cabe aclarar que el sujeto CC2 primero presentó una disminución en el consumo de alimento durante los primeros cinco días del seguimiento, mientras que a partir de los últimos cuatro días de esa fase mostró grandes comilonas. No se observaron diferencias entre el grupo controlable e incontrolable. El consumo de alimento diario para cada una de las ratas control durante todo el experimento mostró estabilidad durante la primera fase de acceso libre y la de restricción.

En lo que se refiere a la adquisición de la respuesta de escape, se midió la latencia de la respuesta de escape en el grupo controlable. Todos los sujetos expuestos a la situación controlable aprendieron la respuesta de escape y las latencias de respuesta fueron muy cortas en la mayoría de los sujetos, el promedio de latencia para el grupo crónico obtenido de los últimos 120 ensayos fue de 0.9 s. y para el grupo agudo fue de 1.5 s.

## Discusión

La falta de aumento del peso corporal en los machos, así como la disminución en el consumo de alimento ha sido reportado en otros estudios en los que se ha sometido a ratas a choques inescapables (Dess, Minor & Brewer, 1989; Dess, Raizer, Chapman & García 1988; Dess, 1991). Tanto la pérdida de peso corporal como la anorexia son indeseables desde el punto de vista de la salud mental o psicológica, pero para Dess (1997) no necesariamente estos efectos reflejan la falla de procesos regu-

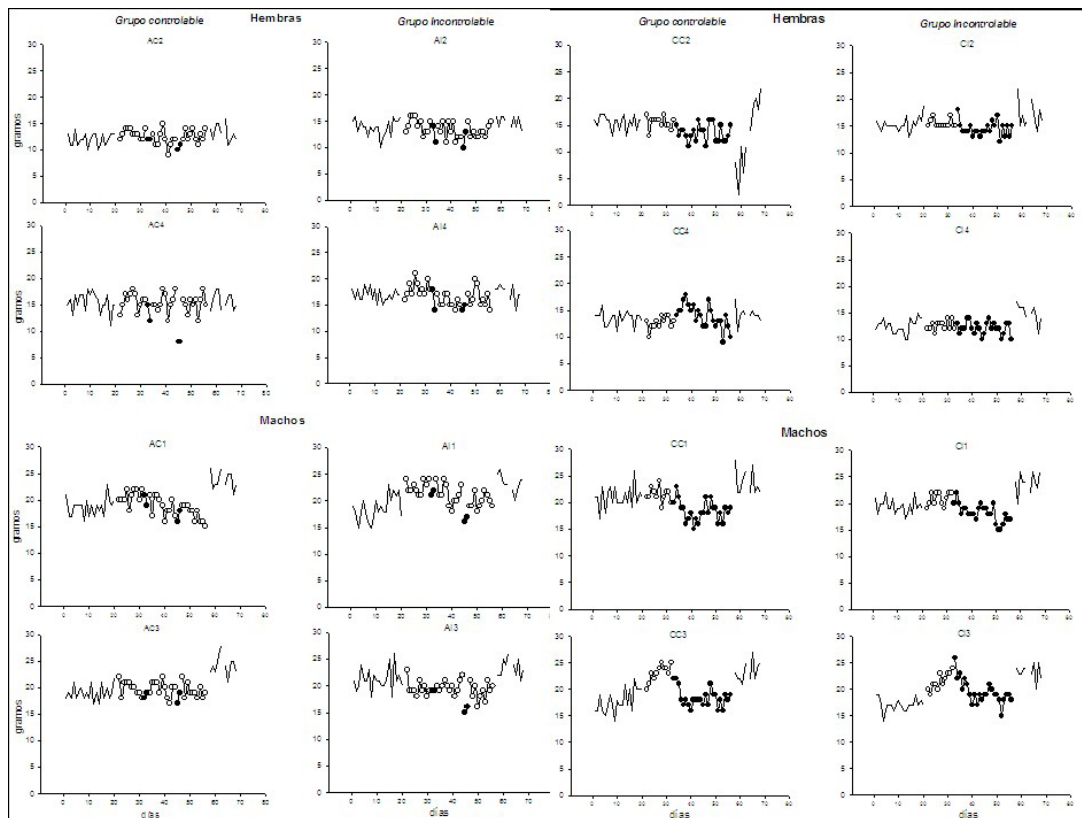


Figura 3. Consumo de alimento diario para cada sujeto expuesto al estrés agudo (izquierda) y crónico (derecha). La línea continua representa la condición de acceso libre al alimento y agua, los círculos en blanco representan la condición de acceso restringido al alimento y agua, y los círculos negros la exposición al estrés.

latorios. Según la hipótesis del cambio regulatorio propuesta por Dess (1997) la movilización de fuentes de energía almacenadas como respuesta al estrés disminuirá la necesidad del forrajeo y en consecuencia se reducirá su probabilidad de exposición al peligro. Así, tanto la hipótesis del cambio regulatorio como la explicación de la ecología conductual parecen ser consistentes con los hallazgos obtenidos en este experimento, ya que los sujetos expuestos al estrés tanto agudo como crónico disminuyeron su consumo de alimento y la disminución del peso corporal indicaría una posible utilización de las reservas energéticas. La disminución en el consumo de agua es un dato que no es consistente con lo reportado en otras investigaciones (Dess, 1991; Dess, Minor & Brewer, 1989; Dess, Raizer, Chapman & Garcia, 1988;

Job & Barnes, 1995). Dess, Chapman y Minor (1988) evaluaron el efecto de choques inescapables sobre el efecto de inhibir el consumo de agua adulterada con quinina y observaron que los choques inescapables disminuyeron el consumo de agua con quinina, pero no tuvieron efecto sobre el consumo de agua no adulterada. Job y Barnes (1995) utilizando un procedimiento similar tampoco observaron modificaciones en el consumo de agua usual. De acuerdo con la hipótesis del cambio regulatorio inducido por el estrés, el organismo adopta una estrategia de ingesta conservadora, por lo que prefiere consumir alimentos palatables y rechazar aquellos pobres en nutrientes y no palatables y, tal como lo comentaban Job y Barnes (1995) en la discusión de sus resultados, esta explicación predeciría que el consumo de agua, por ser no palatable fuera menos consumida. En el presente experimento sí se observó una disminución en el consumo de agua durante los días de exposición al estrés. Probablemente esa diferencia se deba a que en los experimentos de Dess antes citados y los de Job y Barnes, utilizaron un programa de acceso al agua restringido a 30 minutos, lo que probablemente provocó un alto estado de privación de agua, resultando más necesario para el organismo consumir agua que suprimir su ingesta como reacción al estrés, mientras que en el presente experimento el acceso al agua fue de 14 horas, tiempo suficiente para no provocar una privación muy alta, permitiendo ver el efecto del estrés sobre el consumo de agua no adulterada. No obstante, tales hipótesis explican mejor la modificación del consumo de agua y alimento en el contexto donde se aplicó el estrés, dado que está relacionado con el peligro. En cambio, en este experimento, el consumo de alimento de los sujetos fue realizado dentro de su caja-habitación y no en el contexto de estrés. Por lo tanto, no sería necesario que el sujeto cambiara su patrón de consumo alimentario en un contexto en el que nunca ha sido expuesto al estrés. Una posible explicación para ese hallazgo puede ser que el estrés modifica algunos niveles hormonales, como el de la corticosterona, y de algunos neurotransmisores como la serotonina, los cuales tienen influencia directa en el consumo de alimento (Linthorst & Reul, 2008). Si esos efectos tienen una duración prolongada, se explicaría por qué los efectos de respuesta al estrés se observaron aún en un contexto distinto al del estrés. Eso es consistente con lo observado por Dess, Minor y Brewer (1989) y Job y Barnes (1995), quienes encontraron que el efecto del estrés puede ser observado aún 48 horas después de su aplicación y además puede ser rápidamente restituido por una aplicación de menor cantidad de estrés. Evidencia de cambios hormonales relacionados al estrés y a la conducta alimentaria fue reportada por Fachin et al (2008), quienes observaron que, ante exposición al estrés, ocurre la disminución del peso corporal, un incremento en el peso de la glándula adrenal y la disminución de los niveles de insulina en plasma. Los sujetos de ese experimento tuvieron acceso libre a alimento regular (chow) y a chocolate y midieron el consumo de ambos tipos de alimento antes del estrés, durante la exposición al estrés por restricción, los sujetos fueron divididos en cuatro grupos, dos controles, que no recibieron estrés, uno de ellos que sólo tuvieron acceso a chow y otro que tuvo acceso a chow y chocolate, y dos gru-



pos experimentales, sometidos a estrés, uno con acceso a chow y otro con acceso a chow y chocolate, y cada grupo tenía sujetos machos y hembras. Los efectos fueron distintos dependiendo del sexo, las ratas hembras tuvieron niveles más bajos de insulina y el consumo de chocolate las previno mejor del incremento de la glándula adrenal después de la exposición al estrés crónico en comparación con los machos. No obstante, incluso antes de la exposición al estrés los autores observaron que los machos consumieron más chocolate que las hembras y además exhibieron una ganancia corporal más alta y mayores depósitos de grasa en el abdomen. Esos resultados sugieren un patrón metabólico distinto en cada uno de los sexos, relacionado con las fuentes de almacenamiento de energía, lo que permite explicar las diferencias en la respuesta ante el estrés. Específicamente, si los machos presentan mayores reservas de energía, éstos pueden responder disminuyendo su consumo de alimento ante el estrés, mientras que las hembras, al tener menor reserva de energía, tienen que mantener su consumo de alimento aún en situaciones de estrés. Sin embargo, es difícil distinguir si el no observar efectos importantes del estrés crónico en hembras es por una respuesta menos costosa para el organismo, por una respuesta más adaptativa al estrés o bien por una menor sensibilidad o vulnerabilidad al estrés. Por otro lado, los efectos del estrés crónico representan una mayor amenaza para el organismo que el estrés agudo, lo que puede modificar las respuestas ante el estrés de manera más notoria y permanente (Fachin, et al, 2008). Los resultados del presente experimento muestran algunas diferencias entre el estrés crónico y el agudo. Por ejemplo, el efecto del estrés crónico se observó durante toda la fase del estrés y fue aumentando con el paso de las sesiones de estrés. Además, en los machos el efecto en el consumo de agua se observó también en los primeros registros del seguimiento, sugiriendo que el efecto persiste por más tiempo que en el caso del estrés agudo. Por último cabe resaltar que, al igual que Dess et al (1988) y Dess et al (1989), no se encontraron diferencias entre los sujetos expuestos a la situación controlable y aquellos expuestos a la situación incontrolable. Job et al (1995) en cambio observaron una clara diferencia entre los sujetos que tenían control sobre los choques y los que eran acoplados a éstos. Específicamente, observaron que la disminución del consumo de agua adulterada con quinina fue mayor para los sujetos expuestos a los choques inescapables, lo cual los llevó a concluir que el efecto no es dado por los choques per se. Dess et al (1989) sugirieron que su falla para observar una diferencia significativa en ese aspecto fue debida a que sus sujetos eran más grandes de edad que los utilizados generalmente en el paradigma del desamparo aprendido, en la medida 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, los utilizados en este experimento fueron incluso de menor edad que los empleados en los experimentos tanto de Dess et al, como los empleados por Job et al. Es necesario realizar más investigaciones que comparen los efectos del estrés en situaciones controlables e incontrolables para esclarecer esas diferencias en la literatura, analizando con detalle las diferencias entre los experimentos realizados por

unos y otros autores. Por ejemplo, Dess et al (1989) y Job et al (1995) emplearon respuestas de escape distintas: dar una revolución a la rueda en el primero y presionar una palanca en el segundo. En el presente experimento, la respuesta de escape era la de meter el hocico a un orificio en la pared central de la caja. Algunas respuestas producen latencias muy cortas como el caso del presente experimento y por lo tanto, el tiempo de aplicación del estresor pudo ser insuficiente para evaluar el efecto de la variable controlabilidad. Hunziker y Santos (2007) señalaron que la respuesta utilizada en la prueba del desamparo aprendido puede modificar la observación del efecto del desamparo y sugieren que una respuesta que implica latencias más largas permite observar mejor el efecto.

### Referencias

- Antleman, S. M., Rowland, N., & Fischer, A. E. (1976). Stimulation bound ingestive behavior: a view from the tail. *Physiology and Behavior*, *17*, 743-748.
- 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.
- Dess, N. K. & Vanderweele, D. A. (1994). Lithium chloride and inescapable, un-signaled tail shock differentially affect meal patterns of rats. *Physiology and Behavior*, *56*, 203-207.
- 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.
- Fachin, A., Silva, R. K., Boschang, C. G., Pettenuzzo, L., Bertinetti, L., Billodre M. N., Peres, W., Busnello, F., & Dalmaz, C. (2008). Stress effects on rats chronically receiving a highly palatable diet are sex-specific. *Appetite*, *51*, 592-598.
- 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.
- Hunziker, M. H. L. & Santos, C. V. (2007). Learned helplessness: effects of response requirement and interval between treatment and testing. *Behavioural Processes*, *76*, 183-191.

- Job, R. F. S. & Barnes, B.W. (1995). Stress and consumption: inescapable shock, neophobia, and quinine finickiness in rats. *Behavioral Neuroscience*, *109*, 106-116.
- 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.
- 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.
- 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.
- Rosellini, R. A., (1978). Inescapable shock interferes with the acquisition of a free appetitive operant. *Animal Learning and Behavior*, *6*, 155-159.
- Rosellini, R. A., DeCola, J. P. and Shapiro, N. R., (1982). The cross-motivational effects of inescapable shock are associative nature. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *8*, 376-388.
- Selye, H. (1974). *Stress without distress*. Philadelphia: J.B. Lippincott.
- 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.
- 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.
- 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.