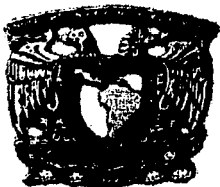


00 322

193



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“ESTRATEGIAS DE ALIMENTACIÓN EN RATAS
SOMETIDAS A DIFERENTES PROGRAMAS DE
ALIMENTACIÓN”**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A

P R E S E N T A :
TERESA SOLIS SALAZAR

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. CAROLINA ESCOBAR BRIONES



FACULTAD DE
CIENCIAS
UNAM



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2004

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

A



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**TESIS CON
FALLA DE
ORIGEN**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo académico.

NOMBRE: Teresa Solís Salazar

FECHA: 08/12/03

FIRMA: Teresa Solís Salazar

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Estrategias de alimentación en ratas sometidas a diferentes programas de alimentación”

realizado por **Teresa Solís Salazar**

con número de cuenta **9416638-7**, quien cubrió los créditos de la carrera de: **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis
Propietario

Dra. Carolina Escobar Briones

Propietario

Biol. Dagmar Olivia Gerdes Barkow

Propietario

Dra. Ivette Caldeas Sánchez

Suplente

Dra. Irma Yolanda del Río Portilla

Suplente

M. en C. Julio Alejandro Prieto Sagredo

C. Escobar

Dagmar Barkow

Ivette Caldeas S.

Irma Portilla

Julio Prieto

FACULTAD DE CIENCIAS



Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

B

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Elva Escobar Briones que me dio la oportunidad de llegar a medicina y comenzar algo nuevo.

A la Dra. Carolina Escobar Briones responsable del laboratorio que me hizo parte de su equipo de trabajo, sin limitarse a ser solo mi directora de tesis, tengo mucho que agradecerle.

A todos y cada uno de los integrantes del laboratorio: Mary Carmen, Lety, Alberto, Georgina, Tere M. en especial a Jorge M. que me corrigió a distancia, gracias por tu paciencia y Manuel A. que me criticaron de principio a fin este trabajo teniendo como objetivo mejorarlo, y a quienes agradezco su colaboración, apoyo, confianza y amistad. Espero seguir contando con ustedes.

A los sinodales, que dentro de todo su trabajo y actividades se tomaron el tiempo de revisar esta tesis, intercambiar opiniones, hacer observaciones y correcciones, que espero haber cubierto.

A la Máxima Casa de Estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México de la cual formo parte.

A mi familia porque se que aunque a veces distantes estamos siempre juntos.

A Dany porque lo necesitamos tanto que nos ha unidos más, una prueba que vamos a superar.

A mis hermanos: Alex, Jamin y Misa que son mis cómplices, mis mejores amigos mi apoyo y mi fuerza. Beto se que sigues conmigo.

A la mano dura que me impulso y corrigió cuando lo necesite y tiene mucho que ver con el termino de esta carrera, gracias Juan C. Por el papel que tomaste conmigo.

A todas las mamás que tengo la suerte de tener y simplemente por quienes estoy aquí: Rafa, Bel, Lulú y Tere.

A Lupita por Ale y el bebe, ser así y tolerarme tanto.

A mis amigos: Aleida G. sígueme ubicando y corrigiendo, Gaby J., por escucharme, Silvia gracias por todo especialmente por Mariana, Margarita G. no dejemos de reírnos nunca, Ana C., pensamos igual así que ya lo sabes, te aprecio mucho, Robert tengo mucho que agradecerte, Eloy suerte, Mary Carmen por el valor que a veces me hace falta y viceversa, nos seguimos apoyando, Lety te debo un gran favor. Eve R. nos seguimos divirtiendo. Bruno gracias por el entrenamiento, Fabiola espero que la amistad siga creciendo. Que la sinceridad continúe entre nosotros para seguir conservando esta amistad. Porque se que cuento con ustedes.

A la familia Salgado Delgado por su sencillez, ayuda, confianza, apoyo de manera incondicional en todo momento, estoy en deuda con ustedes.

A la Sra. Socorro Zetina, por todo lo que me ayudo y apoyo, porque me dio su confianza en momentos difíciles.

A Drako y Niky por ser mi terapia.

Y a todos los que me hacen falta.

A

Leonardo C. C.

D

ESTA TESIS FUE REALIZADA EN EL LABORATORIO DE RITMOS
BIOLÓGICOS Y METABOLISMO EN LA FACULTAD DE MEDICINA DE
LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO Y
FINANCIADA POR CONACYT 33033 N, BAJO LA DIRECCIÓN DE LA
DRA. CAROLINA ESCOBAR BRIONES.

ÍNDICE

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 . ¿Qué es la conducta de alimentación?	1
1.2. Mecanismos homeostáticos de la conducta de ingesta	3
1.2.1. Regulación a Corto Plazo	6
1.2.2. Regulación a Largo Plazo	7
1.3. Patrones temporales de alimentación	9
1.4. Factores ambientales que modifican los patrones de alimentación	10
1.5. Modificación de los patrones de alimentación en un modelo experimental; el paradigma de forrajeo	11
1.6. Adaptaciones evolutivas para ajustarse al tipo de dieta	13
1.7. Estrategias de selección del alimento	15
1.8. El aprendizaje como estrategia de adaptación para la conducta de alimentación	16
1.9. Patrones de alimentación y tamaño de la comida	18
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	21
3. HIPÓTESIS	22
3.1. Hipótesis General	22
3.2. Hipótesis Específicas	22
4. OBJETIVOS	22
4.1. Objetivo General	22
4.2. Objetivos Específicos	22
5. MATERIALES Y MÉTODOS	23
5.1. Sujetos y Condiciones Generales	23

5.2. Diseño Experimental	23
5.3. Registro de la Conducta de Ingestión de Alimento	24
5.4. Análisis de los Datos	25
6. RESULTADOS	26
6.1. Peso Corporal	26
6.2. Peso del Estómago	27
6.3. Latencia para Iniciar la Ingestión	29
6.4. Tiempo Total de Manipulación e Ingestión	30
6.5. Número de eventos de Manipulación e Ingestión	32
6.6. Organización Temporal de los Eventos de Ingestión	33
7. DISCUSIÓN	35
8. CONCLUSIONES	41
9. BIBLIOGRAFÍA	42

RESUMEN

La mayoría de los organismos organizan sus actividades biológicas de acuerdo a las fases del ciclo luz/oscuridad. Sus patrones conductuales junto con sus características morfológicas, son observados como adaptaciones a diferentes nichos ecológicos, seleccionados a lo largo de su historia evolutiva. Sin embargo, cuando existen variaciones en el medio ambiente los organismos modifican su conducta para su sobrevivencia. Uno de los aspectos determinantes en la sobrevivencia de un organismo es la búsqueda y consumo de alimento (forrajeo) lo que genera una situación de elección de patrones específicos de conducta. Por lo tanto, un animal tiene que integrar la información de las condiciones ambientales de donde obtiene su alimento, de las características específicas del mismo, de la manera en que va a obtenerlo y la ingestión propia. El presente estudio fue diseñado para explorar las estrategias de alimentación de la rata cuando es sometida a diferentes condiciones de acceso al alimento. Las condiciones a las que fueron sometidas fueron: 1. grupo en horario restringido de alimentación (Horario Fijo) con acceso al alimento durante dos horas diarias (de 12-14 h), 2. grupo con horarios de alimentación variables (Horario Variable), en donde el alimento fue suministrado durante dos horas diarias a diferente horario, y 3. un grupo control o *ad libitum* con acceso libre al alimento. Todos los grupos contaron con libre acceso al agua y estuvieron conformados por 18 ratas cada uno. Después de dos semanas mantenidas en su respectiva condición alimenticia las ratas fueron grabadas durante las dos horas de acceso al alimento y en el caso del grupo control, durante las dos primeras horas de la noche, cuando inician su alimentación. De estas grabaciones se calificó la latencia para iniciar la ingestión, la distribución y el número de eventos de ingestión, así como tiempo total de ingestión y manipulación del alimento.

Los datos mostraron que las ratas en condiciones de restricción distribuyen su tiempo para optimizar la obtención de alimento y para ello modifican principalmente la latencia de inicio, la distribución temporal y el número de eventos de su ingestión.

1. INTRODUCCIÓN

En la naturaleza los organismos están sujetas a un medio ambiente cambiante que los obliga a modificar tanto sus patrones conductuales como sus procesos fisiológicos para su adaptación y sobrevivencia. Siendo la reproducción y la alimentación algunos de los factores más importantes para el futuro desarrollo de un individuo y de la especie.

El propósito de este trabajo fue conocer cómo se organiza la conducta y los posibles cambios fisiológicos que ocurren en la rata cuando es sometida a diferentes horarios de acceso al alimento.

1.1. ¿Qué es la conducta de alimentación?

Un sistema conductual está integrada por una serie de movimientos organizados para que el organismo pueda ser capaz de alcanzar un objetivo o realizar una función biológica particular. De tal manera, cada sistema de conducta involucra componentes particulares, tales como, estímulos específicos que evocan respuestas especializadas y un sustrato anatómico y funcional para captar e integrar esta información (Hogan, 1994; Shettleworth, 1994). Finalmente, una vía de salida con la cual ejecutar la respuesta indicada. Todos los sistemas de conducta comparten propiedades en común y no se restringen a un órgano sensorial ni a una estructura corporal determinada. Una característica general de todos los sistemas conductuales es que involucran conjuntos de respuestas diversas y cada respuesta depende de un mecanismo de control distinto. La conducta de alimentación es generada por un estímulo específico que es el hambre, y tiene como respuesta la búsqueda e ingestión de alimento.

El hambre es una sensación generada por cambios en el equilibrio interno del organismo que lo impulsan a mantener constante el aporte de alimentos y líquidos de manera homeostática, trayendo como consecuencia la búsqueda de alimento (Schmidt y Thews, 1993). Sin embargo, la conducta de alimentación puede ser modificada por numerosas influencia principalmente medio ambientales. En consecuencia, el momento y la magnitud de la ingestión de alimentos no están determinados sólo por el hambre sino por muchas otras circunstancias, como los horarios de alimentación, el sabor de los alimentos ofrecidos, la presencia de predadores, etc. (Collier, 1985).

Es así como la conducta de alimentación es causada por las sensaciones generadas por el hambre, pero también por aquellas provocadas por el alimento *per se*, el gusto por los alimentos puede ser parte de la sensación del hambre o aparecer independientemente de ésta, por ejemplo a la vista, al olor o a la idea de los alimentos apetitosos y las condiciones metabólicas del organismo. Esto refleja las preferencias individuales congénitas y adquiridas a determinados alimentos así como el rechazo a otros. La apetencia está principalmente relacionada al tipo de alimento, el olor, sabor, consistencia, temperatura, forma de preparación y otros factores, depende ante todo de la disposición afectiva frente al alimento determinado (Schmidt y Thews, 1993).

En conclusión la conducta de ingesta es causada por un estímulo generado por el hambre, pero también por sensaciones provocadas por el alimento y las condiciones metabólicas así como su interacción con el medio ambiente (Collier, 1985), como se detallará más adelante.

1.2. Mecanismos homeostáticos de la conducta de ingesta

Como ya se mencionó, la alimentación cumple una función homeostática ya que tiene como objetivo mantener el equilibrio entre el gasto y el consumo de energía. Para ello se cuenta con procesos fisiológicos a nivel central y periférico que están involucrados directamente con la regulación del balance energético y la regulación del peso corporal (Eckert, 1988).

Es importante definir que un proceso homeostático confiere a los organismos la capacidad para detectar y responder a perturbaciones en algunos parámetros y que realiza ajustes fisiológicos o conductuales para que el valor que se desvió regrese a un nivel óptimo. La mayoría de las investigaciones sobre la fisiología de la regulación de la alimentación y peso corporal han utilizado un modelo de retroalimentación negativa de la homeostasis (Bouton & Fanselow, 1997; Collier, 1985). En este modelo la regulación homeostática tiene tres componentes fundamentales: 1) un controlador que regula y mantiene en un margen fisiológico a un parámetro, 2) un mecanismo sensor que detecta una perturbación o "error" y 3) un mecanismo efector que al activarse corrige los errores. El sistema control debe activarse rápida y efectivamente considerando los cambios en los parámetros. Los sistemas responden activando procesos internos y restauran la variable para normalizar el nivel homeostático. Sin embargo, algunas teorías sugieren que la reacción puede ser ineficiente y debe corregirse conductualmente a través del aprendizaje. De tal manera un animal puede, a través de la experiencia, aprender a reconocer situaciones en las cuales hay un alto grado de riesgo para sufrir un desbalance, y puede hacer un ajuste a priori en la salida del sistema de control homeostático, cambiando su conducta (Toates y Rowland, 1987).

Para explicar el proceso homeostático de la regulación del balance energético y de la conducta de ingesta, han surgido diversas teorías (Westerterp-Plantenga y cols., 1994; Toates y Rowland, 1987) que proponen que el nivel de ciertas variables es censado por un “controlador” localizado en el cerebro. Las señales que van desde el cuerpo son censadas por un controlador específico, en caso de haber alguna alteración ésta es percibida y hay una activación de los efectores que corrigen la conducta de alimentación.

1. *Teoría glucostática.* Esta teoría asume que el balance energético se controla homeostáticamente a partir de la regulación de la glucosa por células glucorreceptoras. Si las células detectan un bajo nivel de glucosa, el consumo de alimento se estimula y al contrario, si la cantidad de glucosa se incrementa se suprime el consumo de alimento. Se ha observado en animales experimentales que hay una correlación de la disminución de glucosa disponible con la sensación de hambre y con las contracciones del estómago, por lo que se dedujo que son parámetros importantes en la regulación de la sensación de hambre. (Westerterp-Plantenga y cols., 1994; Toates y Rowland, 1987).
2. *Teoría lipostática.* Esta teoría propone que la cantidad de grasa en el cuerpo, particularmente los almacenes de triglicéridos en tejido adiposo, son regulados por el gasto y consumo de energía. A su vez estos depósitos sirven como parámetros de regulación para mantener el peso corporal. En animales experimentales que han sido alimentados con grasa se ha observado que disminuye su ingestión de alimento en comparación a los que no han sido alimentados de esta manera. Esta disminución de la ingesta se produce hasta que los animales estabilizan sus depósitos de grasa. Los

mamíferos tienden a mantener relativamente constante la acumulación de grasa en el cuerpo. Cuando son forzados a perder grasa (a través de la restricción forzada de alimento, dieta voluntaria o incluso lipectomía quirúrgica) y tienen la oportunidad de comer libremente, tienden a comer mucho más de lo normal y recobran la grasa perdida con un alto grado de precisión. También si los animales son forzados a consumir alimento excesivo, incrementan su peso corporal, y cuando tienen oportunidad (una vez concluida la alimentación forzada), reducen su consumo de alimento y pierden la grasa excesiva que ganaron. En ambos casos, la hiperfagia o hipofagia, pueden persistir por días o semanas dependiendo de la severidad de los cambios impuestos al sistema (Louis-Sylvestre, 1987).

3. *Teoría aminostática* propone que una disminución o aumento de aminoácidos en plasma sanguíneo es el parámetro que regula la conducta de alimentación (Westerterp-Plantega y cols., 1994).

4. *Teoría termostática*. Esta teoría considera que la producción de calor metabólico es una variable que regula el consumo de alimento. La ingesta de alimento en los animales homeotermos es inversamente proporcional a la temperatura ambiental, es decir, cuando disminuye la temperatura ambiental aumenta la ingestión de alimento. La regulación de la temperatura está muy relacionada con el balance energético. En diversos estudios se ha observado que una temperatura ambiental elevada está asociada con una disminución en el consumo del alimento y por el contrario un aumento en la ingestión de alimento esta asociado a un decremento en la temperatura corporal (Jhnsn y cols., 1986; Toates y Rowland, 1987). Esta teoría

propone que la temperatura corporal da las señales de saciedad para ajustar el inicio y término del consumo de alimento (Strominger y Brobeck, 1953).

5. *Teoría energostática.* Esta teoría postula que el hígado censa los niveles de nutrientes a través del metabolismo oxidativo, con el fin de controlar el consumo de alimento de los organismos. Esta teoría es una combinación de las cuatro teorías anteriores del consumo de alimento. (Westerterp-Plantega y cols., 1994; Toates y Rowland, 1987).

Los mecanismos homeostáticos se regulan a corto y a largo plazo. A corto plazo la alimentación es regulada en periodos de tiempo muy cortos: minutos u horas, y básicamente se regulan los periodos entre una comida y la siguiente en donde la variable regulada es la ingestión: tasa de consumo (gramos de comida consumida) o tasa de energía consumida (calorías por hora de alimento ingerido). A largo plazo, se trata de compensar las fallas de la dieta por un periodo prolongado, en donde la variable regulada generalmente es el peso corporal, posiblemente a través de la detección de los niveles de tejido adiposo acumulado (Schmidt y Thews, 1993).

1.2.1. Regulación a Corto Plazo

Involucra la adaptación del organismo de forma rápida en su consumo de alimentos en respuesta a las necesidades cambiantes del día, el tipo y la cantidad de actividad, el clima y el contenido energético de la comida. Los mecanismos de regulación a corto plazo actúan cada vez que hay un intervalo de alimentación respondiendo a los requerimientos energéticos de ese momento. (Bouton & Fanselow, 1997; Le Magnen, 1992).

Hay algunos otros factores moduladores a corto plazo como son los hábitos aprendidos en la conducta de alimentación, por ejemplo, el tamaño de la comida, el contenido calórico esperado de la dieta, la experiencia gustativa y la inhibición de la alimentación por las demandas de otras conductas.

Todos estos factores influyen sobre la duración de cada intervalo de ingestión y sobre la duración del ayuno entre un intervalo de ingestión y el siguiente, de manera que a corto plazo se determina la alternancia diaria ingestión-ayuno.

Se ha entendido la regulación a corto plazo como un proceso de depleción-repleción (Collier, 1985). El argumento de Le Magnen y otros en 1985 (Bouton y Fanselow, 1997), es que esos periodos de ingestión son inducidos por el gasto (perturbaciones en la homeostasis) y son terminados por la repleción del energético regulador. Le Magnen (1969) expresó este modelo en términos de las correlaciones prandiales entre el tamaño de la comida y la duración del intervalo entre comidas. Esta teoría plantea que a lo largo del día el contenido energético de la rata varía de acuerdo al ciclo de consumo y gasto energético, por ejemplo produce un aumento en la lipogénesis durante la fase de oscuridad y una lipólisis durante la fase de luz.

1.2.2. Regulación a Largo Plazo

Dentro de este proceso de regulación se generan una serie de eventos que compensan las fallas prolongadas de la dieta y procuran el restablecimiento del peso corporal normal del cuerpo. El peso corporal es regulado de acuerdo a un "punto estable" ya que éste regresa más o menos a su valor inicial después de una perturbación (Le Magnen, 1992).

Es importante notar la diferencia entre la variable o variables que son reguladas y las variables que producen la regulación. El peso corporal es regulado, pero la tasa de consumo es una de las variables que hace la regulación, si el peso corporal disminuye, la tasa de consumo incrementa, inclusive por arriba del punto de regulación para un evento de ingestión, hasta que el peso corporal regresa a niveles normales.

El peso corporal es regulado a través de dos vías: 1) a través del consumo de alimento y 2) en rutas que no están directamente relacionadas a la ingestión, como cambios en la actividad general y en la eficiencia metabólica.

La mayoría de los animales compensa los cambios en la cantidad de energía calórica de su dieta. Por ejemplo, se ha observado que si grandes bolos de alimento son reemplazados por pequeños, las ratas de manera proporcional comen más bolos de alimento pequeños (Jensen y cols, 1983). Cuando las ratas son alimentadas con una dieta no nutritiva, compensan la falta de nutrientes con comidas grandes, pero no muy frecuentes (Johnson y cols. 1986; Louis-Sylvestre, 1987). Cuando los animales son privados de alimento la duración de la comida es mayor que la frecuencia de alimentación (Levitsky y Collier, 1968).

1.3. Patrones temporales de alimentación

La rata como otros animales y humanos, no come continuamente, ni come todo el alimento que está disponible en un tiempo dado antes de iniciar otra comida. Esta secuencia de inicio y término de la alimentación en intervalos, es llamado el patrón de alimentación de la rata. Un patrón de alimentación presenta dos parámetros básicos: el tamaño de la comida (MS) y su frecuencia (MMI). (Bouton y Fanselow, 1997).

Registros de los patrones de alimentación llevados a cabo a principios de los años 1960's en ratas que se mantuvieron bajo condiciones *ad libitum* mostraron que las ratas comen por intervalos, es decir, tienen largos periodos de alimentación durante la noche, separados por intervalos cortos en los que no hay alimentación y pequeñas comidas durante el día separadas por largos intervalos de no alimentación, éste es el ritmo circadiano de alimentación. Dando como resultado comidas grandes y frecuentes durante la noche, y comidas pequeñas y poco frecuentes durante el día, el 80% del consumo ocurre en la noche.

Como se menciono anteriormente el ritmo diurno de consumo de alimento en las ratas obedece a la alternancia del ciclo luz-oscuridad, generando una organización temporal del consumo de alimento e interacciona con la regulación a corto plazo del consumo de energía (Rusak y Zucker, 1979). Sin embargo, en ausencia del ciclo luz-oscuridad el ritmo de alimentación continua con el mismo patrón, por lo que el ciclo luz-oscuridad solo es un factor modulador dentro del cual la regulación energética del consumo de alimento puede operar.

Existen también patrones temporales regulados por las estaciones del año. Estos se manifiestan principalmente en especies que migran o hibernan y que en ciertos periodos del año incrementan significativamente su ingestión para acumular energía, que después se desgasta en periodos de escasez.

1.4. Factores ambientales que modifican los patrones de alimentación

Los múltiples mecanismos fisiológicos responsables del hambre aseguran que incluso bajo las condiciones más extremas, la sensación de hambre y el instinto de alimentación procuren una ingesta adecuada de alimentos.

El estado de los animales (por ejemplo, crecimiento, nivel de actividad, preñez) y el hábitat (por ejemplo, recursos disponibles y sus costos, clima, riesgos de depredación, etc.) determinan el consumo de nutrientes requeridos. Ambos factores pueden determinar el tamaño de la comida y el intervalo entre comidas, que junto con los requerimientos del organismo pueden minimizar el costo del forrajeo, ya que sólo habrá alimentación cuando sea necesario. La relación entre la distribución de los intervalos de comida, el tamaño de la comida y los requerimientos fisiológicos particulares del individuo pueden ser características determinadas filogenéticamente o bien depender del nicho de una especie, donde la ventana temporal de oportunidades de alimentación puede ser escasas, de una cuantas horas o días dependiendo de la especie.

En el ambiente natural, los animales distribuyen su tiempo y esfuerzo en la cantidad de actividades que tengan que realizar, anticipándose a sus requerimientos y procurando los máximos beneficios con respecto al costo (Ackroff y Sclafani, 1996; Collier, 1985).

Se propone que los procesos que motivan al animal en el ambiente natural son diferentes a los que actúan en animales restringidos en el laboratorio (Toates y Rowland, 1987). Si un estado de agotamiento de las reservas energéticas amenaza la sobrevivencia de un animal, el animal tiene respuestas conductuales inmediatas. El fracaso en la optimización del uso de tiempo y energía, provoca que la buena salud (por ejemplo, sucesos reproductivos) disminuya, y la conducta se modifique.

Por lo anterior, se concluye que cuando existen variaciones en el medio ambiente los organismos tienen que modificar su conducta para su supervivencia (Jensen, y cols., 1983). Uno de los aspectos determinantes en la supervivencia de un organismo es la búsqueda y consumo de energía (forrajeo) lo que genera la elección de patrones específicos de conducta (Fantino y Abarca, 1985).

1.5. Modificación de los patrones de alimentación en un modelo experimental; el paradigma de forrajeo

Si el abastecimiento de un recurso excede las demandas y el recurso está disponible continuamente, por ejemplo, oxígeno y agua para un animal acuático u oxígeno para un animal terrestre, la regulación es continua y el consumo es proporcional al gasto. Si el recurso no está disponible continuamente, la conducta ocurre en periodos, el consumo es discontinuo y acumulativo en periodos donde el alimento este disponible, y la relación entre gasto y consumo se rompe. A largo plazo la regulación es amortiguada por mecanismos de almacenamiento. Tal es el caso para el acceso al alimento y la conducta ingestiva. Cada recurso tiene que ser descubierto e identificado, procurado y usado (manipulado e ingerido), convencionalmente llamado forrajeo (Fantino y Abarca,

1985). El animal se enfrenta continuamente ante un gran número de decisiones, tales como qué recurso o actividad seguir en un momento dado, con qué frecuencia perseguirlo, y cuánto se toma o cuánto tiempo se gasta en una actividad particular durante algún período.

El paradigma de forrajeo en el laboratorio trata de simular esta situación y explora la toma de decisiones ante los problemas que enfrenta un animal. Las respuestas operantes simulan el tiempo y esfuerzo que un animal tiene que invertir en el forrajeo y uso de los recursos (Toates y Rowland, 1987). Las dos características más importantes que distinguen el forrajeo (según el paradigma) son que: (a) el paradigma del forrajeo es una economía cerrada (abastece igual o excede la demanda) y por tanto el animal nunca es privado en el experimento y (b) el animal en estas condiciones está sujeto a un ambiente experimental, y por tanto controla el tiempo, frecuencia, tamaño y distribución de los periodos de alimentación como el uso total diario de los recursos. Las "decisiones" del animal con la consideración de los parámetros son las variables dependientes en este paradigma. (Bouton y Fanselow, 1997).

En el paradigma del forrajeo, cuando el costo de acceso a un recurso (forrajeo) se incrementa, la frecuencia de alimentación es baja pero las ratas consumen más en cada ocasión, y el intervalo entre comidas es largo, en ocasiones de 20 horas o más en ratas e incluso más largo en otras especies (Collier y Johnson, 1990; Collier, y cols., 1990).

1.6. Adaptaciones evolutivas para ajustarse al tipo de dieta

Las adaptaciones en los patrones motores han ocurrido periódicamente y pueden jugar un papel clave para facilitar la invasión de nichos tróficos y la aparición de adaptaciones para el aprovechamiento de estos. Los patrones motores en los vertebrados se caracterizan por ser fácilmente modificados en respuesta a la variedad de sistemas ecológicos.

Los mamíferos exhiben patrones motores comunes que están asociados con la alimentación (Langenbach y Van Eijden, 2001). Los patrones motores de alimentación son comunes en grupos de especies relativamente cercanas, una pequeña cantidad de variaciones en las especies al ejecutar la alimentación, esto puede atribuirse a las modificaciones evolutivas de los patrones motores que dirigen las conductas. En contraste, entre las diferentes especies varían marcadamente los mecanismos de su sistema articular de la mandíbula y las propiedades contráctiles y metabólicas de sus músculos. Cambios en estos niveles de diseño parecen mejorar la alimentación de los organismos.

La variabilidad de las especies es la tendencia para la conservación de las especies a través de una solución común que es adaptar el patrón motor más efectivo para su actividad. Los vertebrados pueden modificar sus patrones motores de alimentación en respuesta a algunos estímulos, cuando ejecutan las mismas conductas bajo las mismas condiciones el patrón motor más efectivo es prácticamente constante a través de las especies cercanamente relacionadas. Esta interpretación está basada fuertemente en la flexibilidad en la alta actividad motora vista en la mayoría de los vertebrados

(Wainwright, 2002). Si los vertebrados son capaces de modular su patrón motor en respuesta a factores ambientales, esto puede implicar que la retroalimentación sensorial está siendo usada para un ajuste de los patrones motores. Las diferentes especies utilizan patrones motores bajo condiciones similares, implicando una convergencia activa sobre una selección común de patrones motores. Los patrones motores de masticación de los mamíferos se piensa que están dirigidos por un patrón generador que pueden ser modificado por retroalimentación periférica (Langenbach y Van Eijden, 2001). La presencia de un patrón generador central, incluso da una base anatómica para conductas homólogas en diferentes especies.

Podría parecer que modificaciones en un patrón motor, es decir, cambios en la secuencia y tiempo en la contracción muscular o cambios sutiles en la proporción de estructuras que intervienen, representan una innovación evolutiva en los sistemas de alimentación. La mayoría de las especies de vertebrados muestra una extensa capacidad para modular los patrones motores en respuesta al tipo de presa, posición de la presa, saciedad del depredador, dureza y tamaño de la presa. Los vertebrados pueden integrar su retroalimentación desde lo visual, táctil, olfativo, gustativo, vomeronasal y otras modalidades sensoriales, dentro del control motor de conductas de alimentación (Anderson y col., 1996; Scwenk K, 1995). También ajustan el control motor de sus sistemas de alimentación, para igualar las demandas que están presentes por diferentes presas y diferentes condiciones. Esta flexibilidad motora ha sido repetidamente identificada como un factor que promueve la versatilidad de las conductas de alimentación en los vertebrados.

1.7. Estrategias de selección del alimento

Robert Bolles (citado en Bouton y Fanselow, 1997) fue el primero en investigar los factores asociativos que determinan como los animales prefieren o rechazan un alimento en particular. El punto de este argumento es que los omnívoros son capaces de seleccionar las calorías adecuadas, la combinación adecuada de macronutrientes, micronutrientes, y agua a partir de cualquier alimento que este disponible. Cuando los animales han sido privados de alimento por un periodo y se les permite una libre alimentación, muestran hiperfagia, con lo cual recuperan las calorías y el peso perdidos. El trabajo de Curt Richter (1936) en estudios fisiológicos sirvió para demostrar que algunos omnívoros (ratas) alteran su dieta para corregir alguna perturbación consecuente. Por ejemplo, animales que carecen de la hormona adrenal aldosterona pierden sodio en la orina; estos animales adrenalectomizados compensan conductualmente incrementando su consumo de alimento rico en sodio (Richter, 1936). Para ello buscan alimento rico en sodio, lo reconocen cuando lo encuentran, y lo ingieren en cantidades necesarias para corregir su déficit. Estas conductas correlativas parecen ser automáticas. Si un animal tiene deficiencia en ciertas vitaminas, hay una tendencia automática a buscar y consumir alimento que contenga la vitamina. En una serie de experimentos, Rogers y Rozin (1966) encontraron que cuando los animales consumen alimentos que corrigen los síntomas de la deficiencia de la vitamina, los animales aprenden a comer estos alimentos, y asocian el sabor del alimento con recuperarse de los síntomas de la deficiencia. Por lo que una asociación aprendida que se desarrolló entre un sabor y la recuperación de la enfermedad se convierte en un determinante para la selección de alimento en estos animales.

Análogo a este descubrimiento, es la facilidad con la cual los animales pueden asociar el sabor con el principio de una enfermedad. El trabajo de John García y Brett (1977), combinado con el trabajo de Rozin y Kalat(1971) y otros, ha permitido demostrar que los animales aprenden rápidamente a consumir sabores que están asociados con la reducción de los síntomas de la enfermedad y a evitar sabores que están asociados con la aparición de una enfermedad.

Los animales también aprenden rápidamente a asociar sabores particulares que contengan calorías. Fedorchak y Bolles (1987),y Mehiel y Bolles (1984) encontraron que las ratas aprenden a preferir sabores asociados con el contenido de carbohidratos y grasas. Esto que se encontró ha sido replicado y desarrollado por Sclafani (1991) quien encontró que las grasas pueden servir también como reforzadores. Galef (1993) encontró que las ratas aprenden en su vida temprana qué alimento evitar y cual comer, lo que es un determinante primario en la selección del alimento.

1.8. El aprendizaje como estrategia de adaptación para la conducta de alimentación

Por lo anterior, queda claro que el aprendizaje juega un papel fundamental en los patrones del consumo de alimento. Así mismo, queda claro que este proceso tiene importantes consecuencias adaptativas. Trabajos de Jacques Le Magnen de 1959 (citado en Bouton y Fanselow, 1997) en donde mantuvo a las ratas en un programa de alimentación restringida en el cual tenían tres intervalos de una hora en los que el alimento estaba disponible diariamente, demuestran la relevancia del aprendizaje para la

adaptación. Las ratas se adaptaban fácilmente a este esquema de alimentación y comían suficiente alimento en las tres comidas para mantener el peso corporal y consumir aproximadamente la misma cantidad de alimento en cada comida. Cuando fue eliminada la mitad de la comida y el animal tuvo solamente dos oportunidades de comer al día, su estrategia cambió. En los primeros días, el animal incrementó el tamaño de la comida en la "cena". Sin embargo, los siguientes días, las primeras comidas del día (el "desayuno") fueron largas y grandes, y la cena disminuyó en tamaño. Eventualmente, los animales compensaron la pérdida de "comida" consumiendo un largo desayuno y una cena normal. Debido a que el peso corporal se mantuvo pero cambió el patrón de alimentación, Le Magnen sugirió que el aprendizaje permitió esta adecuación.

En algunos aspectos de la comida están dadas señales asociadas con experiencias pasadas con alimentos específicos, incluyendo el tiempo, tamaño, y alimento particular seleccionado (Mehiel y Bolles, 1984). Los animales se comportan de manera que aseguren un adecuado consumo al menor costo. Creemos que el individuo mejor adecuado anticipa el tipo y la cantidad de alimento que va a consumir perfectamente a través del aprendizaje, para preparar el cuerpo y aprovechar el alimento.

Ciertos aspectos de un sistema conductual ya existen antes de que se introduzca aprendizaje. Otros aspectos del sistema se forman por la experiencia y el sistema conductual cambia su patrón por el aprendizaje. En algunos sistemas tales como la conducta sexual y el forrajeo, el sistema conductual puede ser modificado importantemente por el aprendizaje. En otros casos, la influencia del aprendizaje puede ser mucho más limitado.

El aprendizaje juega un papel fundamental en todos los aspectos del consumo de alimento, desde que los animales acuden a buscar el alimento, en la capacidad de los animales para adecuarse a diferentes patrones de disponibilidad de alimento, igualmente en cómo distribuir su tiempo para integrar la alimentación con otras conductas. El aprendizaje determina la selección, el tamaño del alimento y establece el patrón de comidas, como también determina los cambios fisiológicos que ayudan a preparar al cuerpo a procesar el alimento que es consumido (Smith, 1998). La base de este principio es que el cuerpo responde eficientemente cuando hay disturbios en sistemas regulados que pueden ser anticipados y prevenidos. (Bouton y Fanselow, 1997)

1.9. Patrones de alimentación y tamaño de la comida

Animales nocturnos como las ratas, consumen la mayoría de su alimento diario durante la noche (la porción oscura del ciclo luz-oscuridad), y los animales diurnos durante el día. Woods y Strubbe (1994) argumentan que la capacidad de responder a la alternancia luz-oscuridad, hace a los animales capaces de realizar respuestas anticipatorias suficientes que capacitan a los organismos para el consumo, particularmente a comidas grandes, en un tiempo dado; esto es, cuando el tiempo exacto de una comida es conocido, respuestas compensatorias pueden ser evocadas para brindar al animal mayor tolerancia en ese tiempo. Una consecuencia es que puede consumir más alimento sin sufrir perturbaciones severas de sistemas críticos y anticipar en la regulación de la glucosa en plasma, tasa metabólica, y temperatura corporal. (Woods y Strubbe, 1994).

La importancia de la anticipación es que cuando una comida va a ocurrir permite que el animal consuma una gran cantidad de alimento. La implicación fisiológica es que la

perturbación homeostática causada por ingerir una gran cantidad de alimento puede ser de suficiente magnitud o severidad, que los organismos normalmente limitan el tamaño de la comida. Lo anterior explica por qué los animales comen solamente pequeñas cantidades de comida por periodos prolongados, excepto cuando el medir el tiempo permite predecir el acceso al alimento en comparación de cuando es forzado a comer su cantidad diaria de alimento en un pequeño número de programas regulares con grandes comidas. Se requieren algunos días antes de que los sujetos logren adecuarse para consumir grandes cantidades de alimento. Es como si el animal tiene que aprender a responder para preparar al organismos a consumir la gran cantidad de alimento en un único intervalo.

Cuando las dietas son constantes (tal como en condiciones experimentales) o al menos son predecibles, los animales presumiblemente aprenden a estimar cuánto pueden consumir en un mismo tiempo en un sentido homeostático. Los omnívoros tienen un sofisticado sistema analizador del alimento, que incluye los órganos olfatorios, gustativos, los quimiosensores y otros receptores que cubren el tracto gastrointestinal (Smith, 1998). Este sistema provee información sensorial concerniente a lo que ha sido consumido y es importante en el control del proceso de digestión, ya que, como una regla, la comida se completa antes de que los componentes ingeridos se absorban a la sangre. Por tal razón, los niveles de glucosa en plasma u otros nutrientes son improbables para ser señales críticas que causen saciedad. En cambio, cuando la dieta es constante y predecible, el volumen estomacal durante una comida parece tener una alta correlación de cuántas calorías han sido consumidas (Westerterp-Plantenga y col., 1994; Smith, 1998). Por lo que, el animal puede censar este volumen estomacal y estimar acertadamente cuantos nutrientes van a entrar a la sangre la siguiente hora o más. Se ha

sugerido que también las respuestas de los químiosensores en el estómago y el intestino superior pueden ser censadas y proveer una indicación del tipo y cantidad de macronutrientes específicos consumidos.

Hay evidencias de que al menos algunas de estas señales gastrointestinales contribuyen a la determinación del tamaño de la comida y que la información que proveen está al menos parcialmente basada en el aprendizaje. Estos datos se basan en un modelo de consumo falso, que ocurre cuando el alimento consumido por el animal es removido del estómago durante la alimentación. En una serie de experimentos, David y Smith (1990) encontraron que las señales presentes en una situación de alimentación real, y ausentes en la situación de alimentación fingida son inhibitorias en la naturaleza, esto es que, la cantidad de alimento que entra al estómago (o pasa a través de la boca) es una señal que los animales usan claramente, de tal forma que cuando se alcanza un cierto nivel de consumo, la alimentación se detiene. En la situación de alimentación fingida, cuando las asociaciones previas entre cantidad de comida y la absorción inmediata de una cantidad particular de nutrientes se rompe, el control sobre la cantidad de comida se pierde, teniendo como resultado que los animales coman más.

En conclusión, el promedio de los parámetros de comida bajo una condición dada son relativamente constantes de un día a otro. El tamaño de la comida y el intervalo entre comidas parecen ser funciones de algún estado momentáneo del animal. El promedio varía como función del costo y calidad de alimento, temperatura ambiental, estado fisiológico (por ejemplo preñez, lactancia), ritmos circadianos entre otros factores, y así sucesivamente (Collier & Johnson, 1990). Además en el paradigma del forrajeo, los

parámetros de comida permiten la optimización del gasto de tiempo y esfuerzo para explotar los recursos, que no reflejan los procesos cíclicos de gasto y repleción.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En los antecedentes se describieron algunas evidencias que muestran que diversos factores influyen sobre la conducta de ingesta, y que sus características modifican no sólo la conducta de un organismo sino también su fisiología.

De acuerdo a los antecedentes, planteamos las siguientes preguntas:

1. ¿Se modifica la conducta de alimentación como una estrategia cuando se restringe el alimento a una vez al día?
2. ¿La conducta de alimentación es igual cuando el alimento es predecible o impredecible?
3. ¿Que adecuaciones sufre el estómago en horarios restringidos de alimentación?
4. ¿Las estrategias conductuales y fisiológicas ante horarios restringidos de alimento son suficientes para permitir el crecimiento adecuado de los animales?

El presente trabajo se diseñó para determinar cómo la manipulación del horario de alimentación modifica los patrones de la conducta de ingesta de la rata así como sus procesos digestivos, posiblemente para optimizar el tiempo de comida y obtener el mejor beneficio del alimento. Para demostrar esto, se estudiaron ratas bajo tres diferentes horarios de alimentación a las cuales les fue analizada su conducta y parámetros fisiológicos que fueron: el peso corporal y el peso del estómago.

3. HIPÓTESIS

3.1. Hipótesis General

Los horarios restringidos de acceso al alimento producen distintas estrategias en la organización de los patrones de alimentación.

3.2. Hipótesis Específicas

- Las ratas que se encuentren en horarios fijos de alimentación serán capaces de predecir el horario en el que estará disponible el alimento lo que les permitirá un mayor consumo y aprovechamiento.
- Las ratas que se encuentren bajo condiciones de horario variable e impredecible de alimentación serán menos eficientes para aprovechar y consumir el alimento cuando se encuentre disponible.

4. OBJETIVO

4.1. Objetivo General

Determinar algunos procesos fisiológicos y conductuales que muestra el organismo bajo circunstancias específicas de alimentación.

4.2. Objetivos Específicos

- Determinar procesos fisiológicos de ajuste (distensión gástrica y peso corporal) ante una restricción de alimento con horario fijo contra un horario variable.
- Determinar como se afecta la organización y eficiencia de la conducta de alimentación de la rata ante un horario fijo contra uno variable.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Sujetos y Condiciones Generales

Se emplearon un total de 54 ratas macho de la cepa Wistar, cuyo peso inicial fue de aproximadamente 300 grs. Se mantuvieron en condiciones estándar de bioterio donde fueron colocados en cajas de acrílico en grupos de 6, en un ciclo luz:oscuridad 12:12, (la luz se apaga de 19:00 a 7:00), con temperatura entre 20 a 24° C, niveles de humedad entre 40 y 50% y libre acceso al agua las 24 hrs del día. Las ratas fueron alimentadas con alimento peletizado regular (marca Chow), el cual les era colocado en su comedero de acuerdo a sus respectivos horarios de alimentación, el alimento contiene: 58.5% de carbohidratos, 24% de proteína, 8% de ceniza, 5.5% de grasas y 4% de fibra.

5.2. Diseño Experimental

Ratas control o *ad libitum* (n=18): contaron con libre acceso al alimento las 24 hrs del día, durante 2 semanas. Contaban con alimento siempre disponible.

Ratas en Horarios Fijos de Alimentación (HF) (n=18): se encontraban bajo restricción de alimento ya que sólo les fue suministrado durante 2 hrs al día, (12-14 hrs) durante 2 semanas.

Ratas en Horario Diferente o Variable de Alimentación (HV) (n=18): el alimento les fue suministrado 2 h al día a horas distintas cada día, durante 2 semanas. El resto del día se encontraban bajo ayuno. El horario de alimentación durante estas 2 semanas fue

definido de manera aleatoria antes del inicio del experimento, de manera que fuera irregular, e impredecible para las ratas, dentro de un margen de 18 h como mínimo y 36 h como máximo entre una comida y otra.

Seis ratas de cada condición se utilizaron para los registros conductuales. Las otras 12 ratas de cada condición fueron utilizadas para medir el peso corporal (al inicio y al finalizar el experimento) y para determinar el peso del estómago antes (n=6) y después (n=6) de la alimentación, las ratas fueron sacrificadas y se les extrajeron y pesaron los estómagos.

5.3. Registro de la Conducta de Ingestión de Alimento

Después de dos semanas mantenidas en su respectiva condición alimenticia las ratas fueron grabadas durante las dos horas de acceso al alimento y en el caso del grupo control, durante las dos primeras horas de la noche, cuando inician su alimentación. Las ratas fueron marcadas sobre el pelaje con un plumón indeleble negro antes de ser filmadas para facilitar su identificación. Para su grabación se utilizó una cámara de alta densidad (cámara Burle LX TV Lens 4 mm 1:1.2 CS TC9904. Mod. No. TC551A) colocada a 1 m de la caja de habitación de cada grupo, conectada a una videograbadora (SHARP 4-Head, high speed rewind/A.I. Picture VHS HQ, Automatic tracking, Control System VC-A560) y a un sistema cerrado de televisión (T.V. color HITACHI).

Las imágenes fueron analizadas mediante un registro focal continuo, es decir, cada rata fue observada durante las dos horas continuas de grabación. Para su evaluación, la conducta de alimentación fue dividida en dos categorías:

1. **Manipulación del alimento:** manejo del alimento en el comedero, los animales sujetan o jalan el alimento con sus extremidades anteriores.
2. **Ingestión:** sujeta un trozo de alimento con sus extremidades anteriores mientras lo consume.

A dichas categorías se les midió:

- Latencia para iniciar la ingestión. Tiempo de espera para iniciar la ingestión a partir de la llegada del alimento.
- Número de eventos totales durante las 2 h.
- Tiempo total dedicado a cada categoría (segundos)
- Organización temporal de la ingestión durante las 2 h de registro.

Las observaciones para cada animal se anotaron en una hoja de registro elaborada expresamente para las categorías y parámetros medidos.

5.4. Análisis de los Datos

Con los datos obtenidos se elaboró una base de datos (en Excel) para ser graficados (en Sigma Plot 3.0) y ser analizados estadísticamente mediante el programa STATISTICA. Los datos de cada categoría se compararon entre los tres grupos con un ANOVA de una vía seguida de una prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$). Los datos correspondientes a la organización temporal se compararon con un ANOVA de dos vías, con un factor para la variable grupo y otra para la variable tiempo.

6. RESULTADOS

6.1. Peso Corporal

Las ratas incrementaron su peso corporal, después de que los tratamientos les fueron aplicados. El incremento de su peso corporal fue en mayor o menor escala dependiendo de la condición que les fue impuesta.

El peso corporal de todos los animales al inicio del experimento fue en promedio de 298.73 ± 4.31 g. Al final del experimento, el grupo que tuvo mayor aumento en el peso corporal fue el control (417.80 ± 5.28 g.), seguido del grupo de Horario Fijo (HF) (328.59 ± 5.14) y con el menor incremento el grupo de Horario Variable (HV) (309.94 ± 6.90 g).

El ANOVA indicó una diferencia significativa en el aumento del peso corporal entre grupos [$F(3, 20) = 26.48$; $p < 0.001$]. El análisis post hoc mostró una diferencia significativa del grupo control con relación al peso inicial y a ambos grupos de horario restringido de alimento. No hubo diferencia significativa entre los grupos HF y HV, es decir, el grupo control fue el que aumentó su peso corporal significativamente, de las demás condiciones (ver Fig. 1).

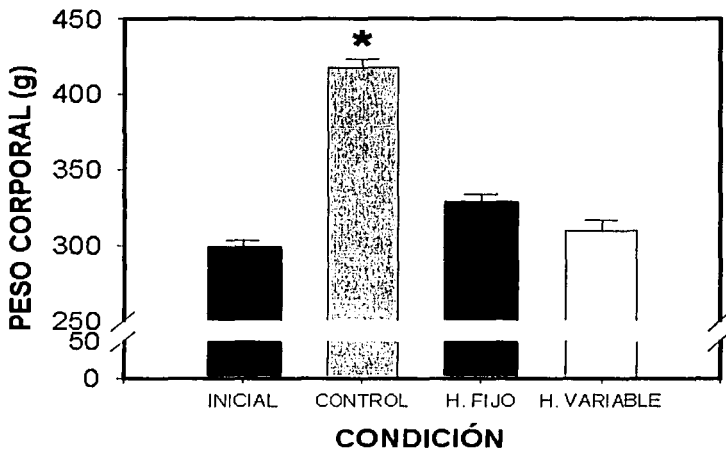


Fig. 1. Peso corporal de los animales antes y después de cada programa de alimentación. El peso del grupo con libre acceso al alimento aumentó significativamente en comparación con los otros grupos experimentales. El aumento de los grupos HF y HV fue más discreto.* $p < 0.001$ control v.s. inicial, HF y HV.

6.2. Peso del Estómago

En todos los grupos se observó un incremento en el peso del estómago, después de alimentarse, en comparación con el peso 2 h antes de alimentarse. Las ratas que se alimentaron menos durante las 2 h fueron las que se encontraban en condición *ad libitum* de alimentación, mientras que las ratas que mostraron mayor distensión estomacal fueron las que se encontraban bajo condiciones de HF. En contraste las ratas bajo condiciones de HV mostraron un aumento estomacal considerable, pero no tan intenso como las HF. (ver Fig. 2).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

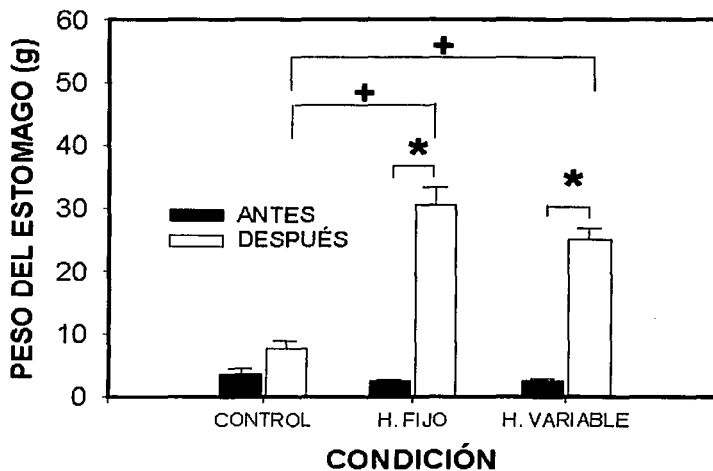


Fig. 2. Peso del estómago antes y después de las 2 h de alimentación. El estómago pesó significativamente más en los animales de las dos condiciones de restricción de alimento con relación al control. * $p < 0.001$ antes v.s. después de comer, + $p < 0.001$ grupos de restricción v.s. control.

El grupo control mostró una diferencia mínima entre el peso del estómago antes de la alimentación (3.55 ± 0.81) y después de la alimentación (7.69 ± 1.26). En cambio fue significativa la diferencia del peso de los estómagos de las ratas bajo condiciones de alimentación restringida antes de la alimentación (2.53 ± 0.19 HF, 2.40 ± 0.50 HV) y después de la alimentación (30.53 ± 2.80 HF, 24.98 ± 1.80 HV). Por lo anterior el grupo control mostró una diferencia significativa al compararlo con los grupos de HF y HV después de la alimentación.

El ANOVA indicó un efecto significativo asociado a los grupos [$F(2,15) = 35.56$; $p < 0.0002$] al tiempo antes y después [$F(1,15) = 260.81$; $p < 0.000$] y a la interacción de ambos factores [$F(2, 15) = 40.87$; $p < 0.0001$].

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.3. Latencia para Iniciar la Ingestión

El grupo que más retardó en iniciar la ingestión fue el grupo control, que no inició la ingestión inmediatamente después de que se apagaba la luz. A diferencia, los grupos de restricción de alimento iniciaron la ingestión inmediatamente después de que se colocó el alimento. (ver Fig. 3).

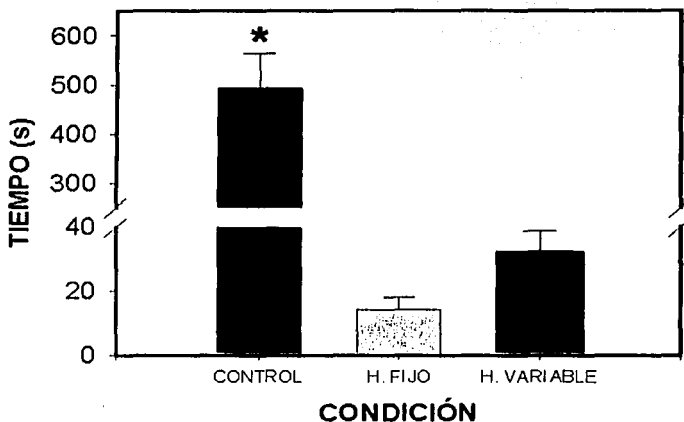


Fig. 3. Latencia para iniciar la ingestión. Los animales bajo condiciones control esperan más tiempo para iniciar la ingestión, en contraste los sujetos HF y HV mostraron consistentemente una mínima latencia para iniciar la ingestión. Lo que da como resultado una diferencia estadísticamente significativa del grupo control v.s. los grupos de HF y HV, * $p < 0.001$.

El ANOVA (de una vía) indicó que hay un efecto significativo de latencia para los tres grupos [F (2,15)=44.5520; $p < 0.001$]. Con la prueba post hoc de Tukey pudimos corroborar que hay diferencia estadística significativamente entre los grupos para iniciar la ingestión, como puede ser observado en la gráfica (Fig. 3).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.4. Tiempo Total de Manipulación e Ingestión

Las ratas en condiciones control y HV no mostraron diferencias en cuanto al tiempo que invirtieron para manipular el alimento, mientras que las ratas en condiciones de HF invirtieron un mayor tiempo en la manipulación del alimento a diferencia de los dos primeros grupos. (ver Fig. 4).

El ANOVA de una vía indicó un efecto significativo sobre el tiempo de manipulación del alimento entre los tres grupos [$F(2,15)=3.975$; $p < 0.04$]. La prueba post hoc indicó una diferencia significativa ($p < 0.04$) en el tiempo total de manipulación entre el grupo de HF contra el control.

Las ratas en condición control sólo emplearon una pequeña parte de las 2 h de alimentación en la ingestión, el tiempo dedicado a la ingestión fue similar y casi equivalente al tiempo de la manipulación de alimento. Los grupos de restricción de alimento invirtieron un mayor tiempo en la ingestión del alimento que en la manipulación, el grupo de HF invirtió aproximadamente el 40 % del tiempo total de registro (2 h) en la ingestión, y el grupo de HV invirtió aproximadamente el 30 % del tiempo total (ver fig. 4).

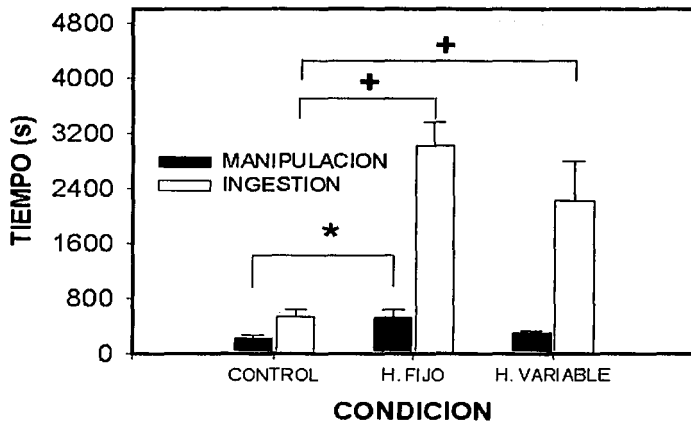


Fig. 4. Tiempo total de la manipulación y la ingestión de alimento. En el grupo control el tiempo de manipulación e ingestión fueron bajos y similares. En cambio, las ratas en condiciones de restricción de alimento dedicaron más tiempo a la ingestión que a la manipulación durante las dos horas de acceso al alimento. * $p < 0.04$ control v.s. HF, + $p < 0.001$ control v.s. HF y HV.

El ANOVA de una vía indicó un efecto significativo por la condición de alimentación [$F(2,15)=10.54$; $p < 0.001$], al realizar el análisis post hoc se mostró diferencia significativa ($p < 0.02$) de los dos grupos de restricción de alimento contra el grupo control, no habiendo diferencia significativa en el tiempo de ingestión entre ambos grupos de restricción de alimento.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.5. Número de Eventos de Manipulación e Ingestión

Las ratas bajo condiciones control realizaron menos número de eventos de manipulación e ingestión. No todas las ratas control mostraron interés en la alimentación durante las 2 primeras horas de la noche, aunque presentaron mayor actividad, la manipulación del alimento y en general la ingestión de alimento no fueron una actividad prioritaria para ellos. Los grupos de restricción de alimento presentaron más eventos de manipulación e ingestión, principalmente el grupo de Horario Fijo (ver fig. 5). Para los tres grupos el número de eventos de manipulación e ingestión fueron equivalentes sugiriendo una relación estrecha entre ambas conductas.

El ANOVA (de una vía) mostró que no hay diferencias significativas en el número de eventos de manipulación para los tres grupos.

Para el número de eventos de ingestión el ANOVA (de una vía) mostró que hay diferencias significativas entre los tres grupos [$F(2,15)=3.998$ $p < 0.040$]. Aunque el análisis post hoc de Tukey no indicó diferencias significativas entre los grupos posiblemente debido a la variabilidad entre sujetos. (ver fig. 5).

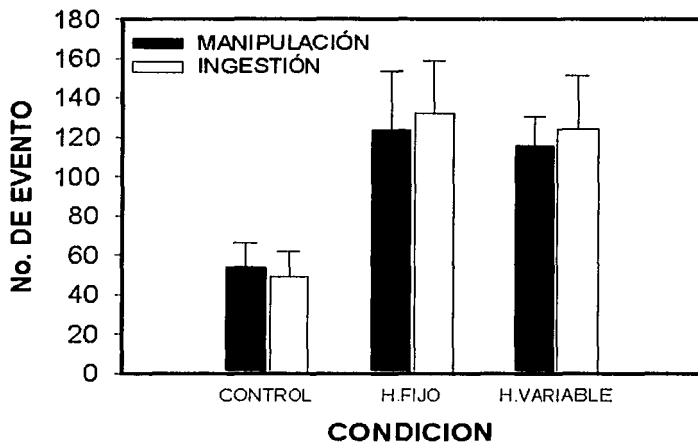


Fig. 5. Número de eventos totales de manipulación e ingestión durante las dos horas de alimentación. El número de eventos totales de manipulación e ingestión del alimento fue mayor en las condiciones de restricción con relación al control. En los tres grupos los eventos de manipulación fueron equivalentes a los eventos de ingestión.

6.6. Organización Temporal de los Eventos de Ingestión

Las ratas distribuyeron su ingestión de manera diferente a la largo de las 2 h de grabación. En los primeros 15 minutos el grupo control mostró un elevado número de eventos de ingestión (17.00 ± 4.00 eventos) para posteriormente disminuirlos y mantenerlos en un rango constante, teniendo en general un número bajo de eventos a lo largo de las 2 h. Al final de las 2 h casi no presentó eventos de ingestión. El grupo de HF, mostró un mayor número de eventos que el control y en cantidad muy parecida al grupo de HV. Ambos grupos mostraron aproximadamente 25 eventos en los primeros 15 minutos. El grupo de HF a los 30 minutos tuvo un aumento llegando a casi 30 eventos como punto más alto y mantuvo valores altos durante la primera hora y media, que disminuyeron lentamente para presentar casi 5 eventos al término de las 2 hrs. El

grupo de HV inició con la misma intensidad que el de HF y siguió un patrón parecido, pero decayó más rápidamente, a los 105 min mostró muy pocos eventos de ingestión. Los tres grupos terminaron casi con el mismo número de eventos, pero cada uno con su propio patrón de distribución.

El ANOVA (de dos vías) indicó un efecto significativo asociado al tratamiento de cada grupo [$F(2,15)=4.79$; $p < 0.02$], a su vez mostró diferencias significativas, a lo largo del tiempo [$F(7,105)=12.48$; $p < 0.000$], y por la interacción de ambos factores [$F(14,105)=3.03$; $p < 0.000$]. El análisis post hoc del número de eventos de ingestión a lo largo del tiempo mostró diferencias significativas ($p < 0.001$) de los dos grupos de restricción contra el grupo control a los 30 minutos de iniciada la alimentación. No hubo diferencia significativa en otros puntos temporales entre los grupos de restricción de alimento. (ver fig. 6).

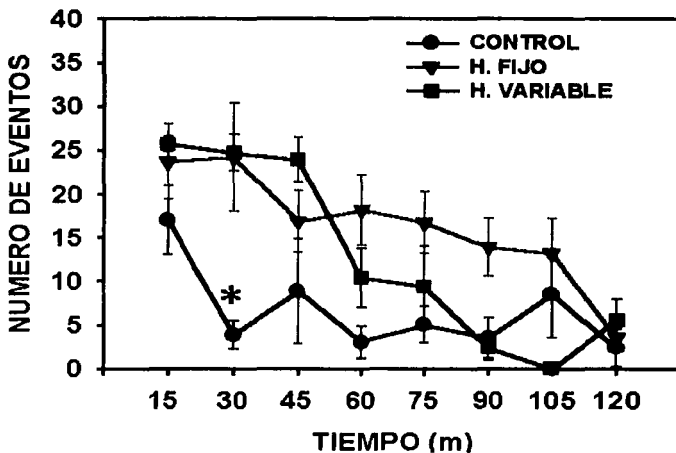


Fig. 6. Distribución temporal de los eventos de ingestión durante las dos horas de registro. Las ratas de las dos condiciones de restricción de alimento comen más durante la primera hora. El grupo control mostró menor número de eventos a lo largo de las 2 horas. * $p < 0.001$.

7. DISCUSIÓN

En este estudio se pudo determinar que ante situaciones de restricción de alimento, las ratas desarrollan estrategias de adaptación conductuales y fisiológicas. De los parámetros estudiados en esta tesis, las mediciones de manipulación de alimento no reflejaron ninguna diferencia importante entre los grupos experimentales, seguramente por ser conductas que no se modifican ante la predicción de la hora de alimentación. Por lo mismo, no se discuten con mayor detalle.

En los dos grupos de restricción de alimento (HF y HV) la latencia de inicio fue mínima en contraste con los animales que comían *ad libitum*. Esta respuesta inmediata puede deberse posiblemente al estado catabólico de los animales que los mantiene en un estado de alertamiento desde horas previas a la llegada del alimento. La respuesta casi

inmediata a la llegada del alimento permite a los animales aprovechar el corto intervalo de alimentación. Se observó en el grupo HF una menor latencia que el grupo HV, diferencia que estadísticamente fue significativa. Debido a que ambos grupos se encontraban en un estado catabólico, la diferencia entre ambos pudo deberse a la capacidad de poder predecir el tiempo de acceso al alimento aún una menor latencia por parte del grupo de HF.

La misma tendencia en el aprovechamiento del breve tiempo de acceso al alimento se observó en el tiempo total de ingestión y en el número de eventos de ingestión. Durante las 2 horas registradas, los grupos HV y HF invirtieron el 40 y el 50% del tiempo en comer respectivamente, mientras que el grupo control sólo invirtió el 7% del tiempo en comer. Esto nuevamente refleja la capacidad de aprovechamiento de las 2 horas de acceso al alimento por parte de ambos grupos restringidos. Sin embargo aunque se ve una tendencia de los animales de HF a aprovechar mejor este corto intervalo a diferencia del grupo de HV.

Como una adecuación fisiológica muy importante se observó en la capacidad de distensión del estómago, hizo evidente que cuando los animales se encuentran bajo una restricción de alimento, desarrollan una estrategia de distensión del estómago muy por encima de lo que lo hacen las ratas en condiciones *ad libitum*. Este proceso refleja de manera directa que estos animales son capaces de consumir una mayor cantidad de alimento dentro de estas 2 horas de alimentación. Esta distensión gástrica les permite ingerir todo el alimento necesario para cubrir las demandas de 24 horas en una sola comida. Sin embargo, no hubo diferencia en desarrollar esta capacidad en animales que podían predecir el alimento y los que no podían hacerlo, lo que nos hace pensar que el

único determinante para desarrollar esta capacidad de distensión estomacal es la restricción.

A pesar de los ajustes conductuales y fisiológicos observados y que indican importantes estrategias adaptativas, estas no mostraron ser suficientes, ya que no hubo un aumento significativo en el peso corporal de los grupos de restricción de alimento con respecto al peso que tenían al inicio del experimento (peso de inicio). En cambio, fue evidente el crecimiento de los animales del grupo *ad libitum* que en el mismo periodo aumentaron de peso corporal en un 50% aproximadamente. Esto refleja que los animales de los grupos HF y HV se encuentran en un estado catabólico que no permite que haya una acumulación de energía en forma de grasa, puesto que ésta se encuentra en movilización constante. La falta de aumento en el peso corporal sugiere que las estrategias desarrolladas permiten a las ratas su sobrevivencia y funcionamiento para cubrir sus necesidades diarias pero no son suficientes para que haya una acumulación de reservas ni crecimiento.

Por último, se observó que los ajustes conductuales afectaron también la distribución temporal de las conductas ingestivas. Concentrando el mayor número de eventos durante la primera hora de acceso al alimento. Esto refleja nuevamente la capacidad del animal que al poder predecir la llegada del alimento le permite aprovechar al máximo el intervalo de alimentación, principalmente en los sujetos expuesto a un horario fijo de alimentación.

En un estudio previo desarrollado por Bazotte y col. (1989). En este estudio midieron peso corporal, consumo de alimento diario, peso fresco del estómago, glucosa en

sangre, nivel de ácidos grasos libres, glucógeno contenido en hígado y ácido ascórbico adrenal en ratas con horario restringido a una comida diaria y además con una dieta reducida en un 50%. Ellos concluyeron que "...el periodo regular entre comidas es un importante factor para el establecimiento de los cambios metabólicos". Mientras que si "la misma cantidad de alimento es proporcionado de manera azarosa en una sola comida, promueve un patrón metabólico adaptativo diferente." Los datos que aquí se presentan apoyan hallazgos previos pero además aportan información sobre las adaptaciones conductuales que caracterizan a cada una de estas manipulaciones. En especial muestran una modificación en la distribución temporal de la conducta ingestiva y la reducción en la latencia de inicio.

En otro estudio Hill y col. (1988) compararon dos grupos con alimentación restringida al 80% de su consumo normal, uno recibiendo alimento en 2 comidas y el otro en 10-12 comidas. Ambos grupos mostraron después de 131 días menor peso corporal y menor gasto energético que sus controles con alimentación *ad libitum*. La conclusión de ese trabajo al igual que en el presente estudio, en donde la cantidad de alimento ingerido influye más en el estado general metabólico, que el patrón de alimentación mismo.

Brownlow y col. (1993) también mostraron que la restricción afecta el peso corporal y que esto no depende del patrón de acceso al alimento. En este estudio el grupo restringido con una sola comida diaria y otro con 2 comidas diarias mostraron un crecimiento igualmente entre ellos pero menor que un grupo alimentado de manera *ad libitum*; lo que mostró que los grupos con alimentación restringida no muestran diferencia entre ellos y además no alcanzan el peso corporal del grupo control. Contrario a lo anterior Munich (1995) experimento en ratas que contaban con una sola

comida al día y otras con dos comidas al día y no encontró diferencias entre las dos condiciones, por lo que considera que el intervalo entre comidas no es determinante en el metabolismo.

De lo anterior podemos concluir que las adaptaciones conductuales y fisiológicas parecen ser insuficientes para lograr un crecimiento normal, pero parecen suficientes para garantizar la supervivencia del individuo.

También se ha propuesto que las modificaciones en los patrones de conducta permiten a los animales reducir la cantidad de intensidad de estrés en condiciones de restricción, es decir, que la modificación de los patrones conductuales sirve para aminorar o disminuir los posibles daños que puede sufrir el organismo. Este supuesto recibe apoyo de hallazgos previos que mostraron que las ratas aprenden a minimizar choques eléctricos asociados a la conducta de alimentación, reduciendo su consumo de alimento e incrementando la eficiencia calórica, sin afectar su peso corporal (Fanselow y col. 1988).

La restricción de alimento a unas pocas horas diarias, ha servido como modelo experimental para estudiar las conductas ingestivas, ya que al proporcionar el alimento en un solo evento hace que la conducta de alimentación pase por fases extremas de ayuno y saciedad que pueden ser estudiados a través de la medición de los patrones de alimentación (Curi y col., 1986), dándonos así una descripción detallada de los elementos involucrados en la ingestión bajo estas condiciones de restricción. Este modelo también ha permitido determinar cómo responden los roedores a los tratamientos que modifican la conducta de ingesta. Sin embargo, este estudio y otros

previos indican que al someter a los animales a estos horarios restringidos de alimentación se desarrollan estrategias conductuales y fisiológicas distintas de lo que sería la alimentación libre. Por ello pudieran reflejar un estado muy particular de adaptación mejor conocidos como "reostasis" (Aguilar y col., 1997) y no reflejar del todo los procesos normales de ayuno y saciedad. De tal manera que podemos poner en duda la utilidad de este modelo para el estudio de procesos normales de ingestión.

El grupo HF mostró una mejor adecuación que el grupo HV de alimentación. Seguramente un factor que influyó en esto fue la posibilidad de poder predecir y anticiparse al alimento, algo similar fue lo que obtuvo Valle (1981) en su trabajo en ratas que eran alimentadas dos horas al día a la misma hora y ratas que eran alimentadas dos horas al día en alguno de los tres horarios de alimentación, las ratas alimentadas de manera regular fueron capaces de aprender, mientras que las que tenían una alimentación irregular fueron incapaces de aprender y no crecieron igual que el grupo control. Los horarios variables de alimentación no permiten el aprovechamiento de estos mecanismos temporales, por lo que el desarrollo de estrategias conductuales es más bien azarosas. Se ha propuesto que los horarios de alimentación fijos, en un rango cercano a 24 horas puede depender de mecanismos de medición de tiempo posiblemente de un reloj circadiano sincronizado por alimento (Davidson y col., 2003). Este sistema temporal pudiera dotar a los animales de la capacidad de estimar el paso del tiempo y prever la siguiente comida. Se ha propuesto que este reloj circadiano sincronizado por alimento es una entidad anatómica y funcional distinta del Núcleo Supraquiasmático del hipotálamo (Escobar y cols., 2002), considerado el marcapasos circadiano principal en mamíferos (Strubbe y col., 2002). Sin embargo el sustrato anatómico del Oscilador Sincronizado por el Alimento no ha podido identificarse (Escobar y cols., 2002;

Mendoza y cols., 2003). Es posible que las adaptaciones observadas en el grupo de HF en contraste de aquellas desarrolladas por el grupo HV pudieran resultar en parte de la expresión de este reloj circadiano sincronizado por el alimento.

8. CONCLUSIONES

- Los animales bajo horarios restringidos de alimentación, tanto predecibles como variables desarrollan estrategias conductuales de alimentación y ajustes fisiológicos distintos a los observados en ratas con libre acceso al alimento.
- Las ratas en horarios restringidos, optimizan el tiempo de acceso al alimento, incrementando significativamente su conducta de ingestión contra su conducta de manipulación, también muestran una mayor capacidad de distensión gástrica.
- Los ajustes conductuales y fisiológicos en los grupos con restricción de alimento parecen ser suficientes para lograr un crecimiento normal, pero parecen suficientes para garantizar la sobrevivencia del individuo.
- La tendencia de los datos refleja un mejor ajuste en el grupo de HF aunque estadísticamente no significativo, probablemente debido al número de sujetos empleados.
- Este trabajo refleja la capacidad de ajuste que pueden desplegar los organismos ante factores ambientales que modifican las condiciones de alimentación.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Ackroff K. Y Sclafani A. 1996. Rats integrate meal cost and postoral changes in caloric density. *Physiology and Behavior* 60: 927-932.
- Aguilar R.; Escobar C.; Torner C.; Granados D.; Salazar A. e Caldelas I. 1997. Mecanismos generales de regulación fisiológica: acoplamiento de sistemas en oscilación. Curso Internacional Precongreso Actualización en Fisiología. XL Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas, A.C. 241-254.
- Anderson C.W. y Nishikawa K.C. 1996. The roles of visual and proprioceptive information during motor program choice in frogs. *J. Comp. Physiol. A Sens Neur Behavior Physiol.* 179: 753-762.
- Bazotte R.B.; Curi R. y Hell N.S. 1989. Metabolic changes caused by irregular-feeding schedule as compared with meal-feeding. *Physiology and Behavior* 46(2): 109-113.
- Bouton M.E. y Fanselow M.S. 1997. Learning, Motivation, and Cognition. The functional behaviorism of Robert C. Bolles. American psychological association, Washington DC, USA. 451 pp.
- Brownlow BS; Park CR; Schwartz RS y Woods S.C. 1993. Effect of meal pattern during food restriction on body weight loss and recovery after refeeding. *Physiology and Behavior* 53(3): 421-424.
- Collier G. y Johns D.F. 1990. The time window of feeding. *Physiology & Behavior* 48: 771-777. Collier G.; Johnson D.F.; CyBuski K.A. y McHale C. 1990. Activity patterns in rats as a function of the cost of access to four resources. *Journal of Comparative Psychology* 104: 53-65.
- Collier, G. H. 1985. Satiety: an ecological perspective. *Brain Res Bull.* 14: 693-700.

- David J.D. y Smith G.P. 1990. Learning to sham feed: behavior adjustments to loss of physiological postingestional stimuli. *American Journal Physiology* 259: R1228-R1235.
- Davidson A.J.; Poole A.S.; Yamazaki S. y Menaker M. 2003. Is the food-entrainable circadian oscillator in the digestive system? *Genes brain and Behavior* 2: 32-39.
- Eckert Roger. 1988. *Animal Physiology. Mechanisms and Adaptations*, 3ª Edition. W.H. Freeman and Company, Printed in the United States of America. 683 pp.
- Escobar C.; Mendoza J.Y.; Salazar-Juarez A.; Avila J.; Hernandez-Muñoz M. y Aguilar-Roblero. 2002. Rats made cirrhotic by chronic CCl4 treatment still exhibit anticipatory activity to a restricted feeding schedule. *Chronobiology International*, 19; 6: 1073-1086.
- Fanselow M.S.; Lester L.S. y 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. *Experimental Anal Behavior* 50(3): 361-374.
- Fedorchak P.M. y Bolles R.C. 1987. Hunger enhances the expression of caloric-but not taste-mediated conditioned flavor preferences. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 13: 73-79.
- Galef B.G. 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behavior* 46: 257-265.
- García J. y Brett L.P. 1977. Conditioned responses to food order and taste in rats and wild predators. In M. Kare (Ed.), *The chemical senses and nutrition* (277-289). New York Academic Press, USA.

- Hill J.O.; Anderson J.C.; Lin D. y Yakubu F. 1988. Effects of meal frequency on energy utilization in rats. *American Journal Physiology* 255(4 Pt 2): R616-621.
- Hogan J.A. 1994. Structure and development of behavior systems. *Psychonomic Bulletin & Review* 1: 439-450.
- Jensen, G.B.; Collier G.H. y Medvin M.B. 1983. A cost-Benefit Analysis of Nocturnal Feeding in the rat. *Physiology and Behavior* 31: 555-559. Johnson D.F.; Ackroff K.; Peters J. y Collier G. 1986. Changes in rats' meal patterns as a function of the caloric density of the diet. *Physiology & Behavior* 36: 929-936.
- Langenbach G.E.J. y Van Eljden T.M.G..J. 2001. Mammalian feeding motor patterns. *Am Zool.* 41:1338-1351. Le Magnen J. 1969. Peripheral and systemic actions of food in caloric regulation of intake. *Annals of the New York Academy of Science* 268: 3107-3110.
- Le Magnen, J. 1992. *Neurobiology of Feeding and Nutrition*. Academi Press, Inc. San Diego, California. 385.
- Levitsky D..A. y Collier G. 1968. Effects of diet and deprivation on meal eating behavior in rats. *Physiology and Behavior* 3: 137-140.
- Louis-Sylvestre J. 1987. Adaptation of food ingestion to energy expenditure. *Reproductive Nutritional Development* 27: 171-188.
- Mehiel R. y Bolles R.C. 1984. Learned flavor preferences based on caloric outcome. *Animal Learning and Behavior* 12: 421-427.
- Mendoza J.Y.; Aguilar-Roblero R; Díaz-Muñoz y Escobar C. 2003. Daily Epinephrine but not Norepinephrine Administration Produces Anticipatory Drinking Behavior in Rats. *Biological Rhythm Research* 34;1: 73-90.
- Munch I.C. 1995. Influences of time intervals between meals and total food intake on resting metabolic rate in rats. *Acta Physiol Scand* 153(3): 243-247.

- Richter C.P. 1936. Increased salt appetite in adrenalectomized rats. *American Journal of Physiology* 115: 155-161.
- Rogers W. y Rozin P. 1966. Novel food preferences in thiamine-deficient rats. *Journal of comparative and physiological psychology* 61: 1-4. Rozin P. y Kalat J. 1971. Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. *Psychology* 59: 406-486.
- Rusak B. y Zucker J. 1979. Neural regulation of circadian rhythms. *Physiological Review* 59: 449-526.
- Schmidt R.F. y Thews G. 1993. *Fisiología Humana*. 24a. Edición. Interamericana de España, McGraw-Hill. Impreso en España. 906 p.
- Schwenk K. 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends Ecol Evol.* 10: 7-12.
- Sclafani A. 1991. Conditioned food preferences. *Bulletin of the Psychonomic Society* 29: 256-260.
- Shettleworth S.J. 1994. Commentary: What are behavior systems and what use are they?. *Psychonomic Bulletin & Review* 1: 451-456.
- Smith G.P. 1998. *Satiacion From Gut to Brain*. Oxford university Press, Inc. Printed in the United States of America. 291 p.
- Strominger J.L. y Broberck J.R. 1953. A mechanism of regulation of food intake. *Yale J. Biol. Med.* 25: 383-390.
- Toates F. M. y Rowland N.E. 1987. *Techniques in the behavior and neural sciences. Volumen I. Feeding and Drinking*. Elsevier Science Publishers, New York, USA. 570 p.

- Valle F.P. 1981. Detrimental effects of irregular meal on rats' ability to adjust to meal feeding. *American Journal Psychology* 94(1): 3-11.
- Wainwright P.C. 2002. The evolution of feeding motor patterns in vertebrates. *Current Opinion in Neurobiology* 12: 691-695.
- Westerterp-Plantenga M. S.; Fredrix E. y Steffens A. B. 1994. Food intake and energy expenditure. Open University of the Netherlands, United States of America, 408.
- Woods S.C. y Strubbe J.H. 1994. The psychobiology of meals. *Psychonomic Bulletin & Review* 2: 141-155.