

Efecto de la disponibilidad de recursos energéticos en la sensibilidad al riesgo en ratas (*Rattus norvegicus*)

(Effect of the energy-budget over the risk-sensitivity in rats)
(Rattus norvegicus)

Óscar García-Leal⁽¹⁾, Gamaliel Saldivar Olivares y Carlos A. Díaz Lemus

Universidad de Guadalajara

Dadas dos fuentes potenciales de obtención de recursos energéticos, sea en contextos naturales o en condiciones experimentales de laboratorio, al menos dos factores pueden contribuir a establecer la preferencia de los organismos por una de ellas: la cantidad de alimento disponible y la variabilidad en la disposición del mismo (Brito y Kacelnik, 1999; Houston, 1991). Sin embargo, estos dos factores no determinan de manera independiente la preferencia de los organismos. Stephens (1981) señaló que el factor fundamental es la tasa de energía obtenida en cada una de las fuentes de disposición de recursos energéticos disponibles. La tasa de energía disponible se expresa como el cociente entre la magnitud o cantidad de alimento (comida o agua) obtenido y la variabilidad en la disposición del mismo (Bateson y Kacelnik, 1995; Brito y Kacelnik, 1999).

La tasa mínima de obtención de energía que garantiza la supervivencia de un organismo está en función de los recursos energéticos de los que dispone. De este modo, si un organismo dispone de una cantidad de recursos energéticos elevada, sus posibilidades de supervivencia son poco sensibles a la tasa de obtención de energía a la que el organismo esté sometido. Sin embargo, si la disponibilidad de recursos energéticos es baja, esto es, dispone de una cantidad de recursos energéticos por debajo del mínimo que garantice su supervivencia, el organismo será extraordinariamente sensible a la tasa de obtención de energía, dado que la posibilidad de obtener energía de manera rápida maximizará su probabilidad de supervivencia, en tanto que hacerlo de manera lenta puede conllevar su muerte.

⁽¹⁾Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento-UDG. C/ Francisco de Quevedo #180. Col. Arcos Vallarta. 44130, Guadalajara, Jalisco, México

Teléfono: 52 - 33 - 38 18 07 36. Fax: 52 - 33- 38 18 07 36. e-mail: oscargl@cencar.udg.mx

Este supuesto se encuentra en la base de la totalidad de los modelos teóricos disponibles sobre la sensibilidad al riesgo en la búsqueda de alimento –RSF, ‘risk-sensitive foraging’- (Houston y McNamara, 1982; McNamara y Houston, 1990; McNamara, Merad y Houston, 1991; Stephens, 1981; Stephens y Charnov, 1982). Fue inicialmente propuesto por Stephens (Stephens, 1981; Stephens y Krebs, 1986) bajo la etiqueta de *hipótesis de la disponibilidad energética* (en inglés ‘*Energy-Budget Hypothesis*’).

El estudio de la sensibilidad al riesgo en situaciones de búsqueda de alimento se ha abordado, al menos en el caso de los psicólogos conductuales, utilizando situaciones controladas de elección, en las que se presentan dos opciones de respuesta con diferente tasa de obtención de energía operando en cada una de ellas.

Desde este modelo se afirma que un organismo tendrá una disponibilidad energética de valencia positiva cuando la tasa a la que el organismo obtiene energía durante una situación experimental de elección no afecta sus posibilidades de supervivencia. Por el contrario, se habla de disponibilidad energética de valencia negativa, cuando las posibilidades de supervivencia del organismo están directamente relacionadas con la tasa de obtención de energía durante la sesión experimental.

Considerando la hipótesis de disponibilidad energética, en una situación de elección con dos opciones de respuesta o fuentes de alimentación disponibles, una de ellas proveyendo energía a una tasa constante y la otra haciéndolo a una tasa variable, organismos con disponibilidad energética de valencia positiva mostrarán preferencia por la alternativa constante, en tanto que organismos con disponibilidad energética negativa lo harán por la alternativa variable, dado que esta alternativa maximiza sus posibilidades de supervivencia.

Barnard y Brown (1985), Caraco (1981, 1983) y Caraco, Martindale y Whittam (1980) encontraron evidencia a favor de esta hipótesis en animales de pequeño tamaño y de diferentes especies. Sin embargo, la evidencia no es consistente (Bateson y Kacelnik, 1997; Ha, Lehner y Farley, 1990; Kacelnik y Bateson, 1996). Brito y Kacelnik (1999) señalaron que esta inconsistencia en los datos puede deberse a diferencias en las especies con las que se han desarrollado los estudios.

En general, se ha observado que animales de pequeño tamaño, tales como peces (Roche, Dravet, Bolyard y Rowland, 1998), pájaros (Caraco, 1981, 1982, 1983; Hamm y Shettleworth, 1987; Moore y Simm, 1986), abejas (Couvillon y Bitterman, 1980; Shafir, Wiegmann, Smith y Real, 1999; Shapiro, 2000), muestran mayor sensibilidad al riesgo, expresada en la preferencia diferencial por una u otra fuente de alimentación en función de los recursos energéticos de los que disponga el organismo, que animales de mayor volumen corporal, tales como ratas (Kagel, MacDonald, Battalio, White y Green, 1986; Weber, Shafir y Blais, 2004), o incluso humanos (Jacobs y Hackenberg,

1996; Pietras, Locey y Hackenberg, 2003; Weber et al., 2004), en los que se observa un sesgo por la alternativa que permite obtener al organismo la energía a una tasa constante, independientemente de las condiciones de evaluación.

El objetivo del presente estudio fue contrastar la predicción de la hipótesis de la disponibilidad energética manipulando de manera severa la disponibilidad de recursos energéticos en un grupo de ratas así como la tasa de obtención de energía asociada a cada una de las dos opciones de respuesta disponibles en una tarea de elección.

Con esta finalidad, un grupo de ratas fue sometido a un régimen severo de privación de agua, en tanto que otro grupo de ratas fue sometido a un procedimiento estándar con 30 minutos de acceso diario a agua (ambos grupos tuvieron acceso libre a comida durante el experimento). Esta manipulación tuvo un efecto directo sobre el peso de las ratas y, en consecuencia, sobre la disponibilidad de recursos energéticos de los participantes de ambos grupos.

La necesidad de utilizar valores extremos de privación en animales con un volumen corporal elevado, como es el caso de las ratas, fue apuntada por Brito y Kacelnik (1999) a partir de una serie de estudios en los que la manipulación estándar de los recursos energéticos disponibles en un grupo de estorninos (*Sturnus vulgaris*), -el estudio finalizó cuando el peso de al menos un animal de un grupo registró un peso corporal inferior al 80% del peso medido en línea base-, no permitió observar un efecto claro de los recursos disponibles sobre la sensibilidad al riesgo.

MÉTODO

Sujetos

Ocho ratas macho de la cepa wistar (*Rattus norvegicus*) experimentalmente ingenuas de 5 meses de edad en el momento de iniciarse el experimento, privadas de agua de acuerdo al grupo experimental de pertenencia y con acceso libre a comida en las cajas habitación.

Materiales

Se utilizaron cuatro cajas operantes de experimentación marca MED, modelo ENV-007, con un área de trabajo de 30 cm de largo x 25 cm de ancho x 21 cm de alto. En la pared frontal de la caja se localizaba una puerta de acceso de poliuretano transparente. La pared distal estaba compuesta del mismo material. El lateral derecho de la caja estaba conformado por tres vías de acero inoxidable en las que se insertaron los componentes utilizados en el estudio. En la vía central se insertó un dispensador de agua de

tipo brazo modelo ENV-202M, a 2.5 cm del suelo, con capacidad para dispensar 0.04 cc de agua en cada administración. En ese mismo lateral, en cada una de las vías laterales se insertó una palanca retráctil, modelo ENV-112CM, a 7 cm del piso (rejilla). La presión que era necesario ejercer sobre una palanca para que se registrara una respuesta era de 0.2 newtons. Sobre cada una de las palancas, a 12 cm del piso, se instaló un foco luminoso, modelo ENV-221M, que se activaba cuando la palanca correspondiente estaba disponible. Las cajas experimentales se instalaron en el interior de cajas de asilamiento acústico, modelo ENV-022M, con el objetivo de aislar al animal durante la sesión de ruidos ajenos a la propia situación experimental.

PROCEDIMIENTO

Las ratas fueron moldeadas bajo un programa de razón fija 1 en ambas palancas de manera alternada. Durante las sesiones de moldeamiento, de 40 min. de duración, se entrenó la respuesta de palanqueo durante segmentos de 10 min. en cada una de las palancas. Cuando una de las palancas estaba presente, la palanca contraria se encontraba retraída. El entrenamiento en moldeamiento finalizó cuando las ratas mostraron una distribución de respuestas semejante en cada una de las palancas.

Finalizado el moldeamiento, las ratas fueron distribuidas en dos grupos, cada uno de ellos integrado por 4 sujetos. El Grupo #1, grupo de 'alta privación' a partir de este momento, fue sometido a un régimen de privación de agua en el cual el acceso se producía únicamente durante la sesión experimental. El Grupo #2, grupo de 'privación estándar', además de acceder al agua durante la sesión experimental, tuvo acceso libre a agua durante los 30 minutos posteriores a la sesión.

Se ejecutaron un total de 22 sesiones. Cada una de las sesiones transcurrió de la siguiente manera. A los 20 segundos de darse inicio a la sesión experimental aparecían las dos palancas y se iluminaban los focos luminosos instalados sobre ellas. Las palancas y los focos permanecían activos hasta que la rata emitía una respuesta sobre alguna de las alternativas disponibles. Una vez emitida una respuesta, los focos se apagaban, las palancas se retraían y se administraban 0.04 cc de agua con la demora correspondiente en función de la alternativa de respuesta elegida. A los 20 segundos de que el dispensador de agua se retiraba se volvían a encender los focos luminosos y aparecían de nuevo las palancas, dando inicio a un nuevo ensayo.

Cada sesión estuvo conformada por un total de 80 ensayos. De este modo, los sujetos de grupo de 'alta privación' accedieron a 3.2 ml de agua por sesión y día, en tanto que los sujetos del grupo de 'privación estándar' lo hicieron a 3.2 ml más la cantidad consumida durante los 30 minutos de acceso libre.

Cada una de las alternativas de respuesta tenía asociado un diferente programa

de demora de provisión de agua. A una de las alternativa se asoció un programa de demora constante con un valor de 2 segundos, administrándose 0.04 cc de agua en cada ocasión. La otra palanca, liberaba también 0.04 cc de agua en cada administración pero bajo un programa de demora variable con promedio igual al valor de demora utilizado en la alternativa con demora constante (2 segundos). El valor de la demora en cada una de las elecciones fue estimado a partir del algoritmo propuesto por Fleshler y Hoffmann (1962) para el diseño de programas de intervalo variable. Se utilizaron los siguientes valores de demora (en segundos): 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 11.

De este modo, en ambas alternativas de respuesta era posible obtener la misma cantidad de agua (energía) durante la sesión. La tasa de obtención de energía provista por cada una de las alternativas de respuesta se controló manipulando la demora de reforzamiento asociada a cada una de ellas, siguiendo procedimientos utilizados en estudios previos (Bateson y Kacelnik, 1995, 1997; Rebores y Kacelnik, 1991).

Se controló intragrupo la posición -izquierda o derecha- en la que aparecía la alternativa de respuesta con demora constante, de tal manera que para la mitad de las ratas aparecía a la izquierda del dispensador de agua, en tanto que para la otra mitad aparecía a la derecha (véase Tabla 1).

Tabla 1

Grupo	Rata	Demora constante	Demora variable
<i>Alta privación</i>	R1	Derecha	Izquierda
	R2	Izquierda	Derecha
	R3	Derecha	Izquierda
	R4	Izquierda	Derecha
<i>Privación estándar</i>	R5	Derecha	Izquierda
	R6	Izquierda	Derecha
	R7	Derecha	Izquierda
	R8	Izquierda	Derecha

Distribución de alternativas de respuesta -demora de reforzamiento y posición de la palanca en relación al dispensador de agua- para cada una de las ratas de ambos grupos -'alta privación' y 'privación estándar'.

RESULTADOS

La disponibilidad de recursos energéticos de cada uno de los grupos se manipuló mediante el régimen de acceso al agua al que estuvieron sometidos. El peso de los sujetos fue considerado un indicador de los recursos energéticos obtenidos y, asimismo de los disponibles durante el desarrollo del estudio. En la Figura 1 se representa la variación en el peso de cada uno de los sujetos de ambos grupos a lo largo de las 22 sesiones, excepto para la rata R3 que fue retirada del experimento tras la sesión 17 debido a las consecuencias del régimen de privación al que fue sometida.

Los sujetos del grupo de 'alta privación' mostraron a lo largo de las 22 sesiones una pérdida significativa de peso, observándose un porcentaje promedio de pérdida de peso por sesión de 5.71%. Por el contrario, el peso promedio de los sujetos del grupo de 'privación estándar' no mostró una variación significativa, registrándose un porcentaje promedio de variación (ganancia de peso) por sesión del 1.61%. La manipulación realizada, por tanto, afectó significativamente la disponibilidad de recursos energéticos de ambos grupos.

La preferencia de los sujetos del grupo de 'alta privación' por la alternativa con demora variable se presenta en la Figura 2. Dos de los sujetos (R3 y R4) mostraron un sesgo hacia una de las alternativas de respuesta disponibles. Este sesgo no estuvo determinado por la demora de reforzamiento asociada a la palanca, sino por la posición que ésta ocupaba en relación al dispensador de agua. Ambas ratas mostraron un sesgo hacia la palanca que aparecía a la derecha del dispensador. Véase Tabla 1.

Las ratas R1 y R2 mostraron sin embargo una preferencia creciente a lo largo de las sesiones por la alternativa de respuesta con demora variable, independientemente de la posición en la que ésta aparecía. Si bien en las sesiones iniciales hubo una preferencia por la alternativa con demora constante, ésta se fue invirtiendo a medida que se incrementó el número de sesiones y, en consecuencia, disminuyeron los recursos energéticos de las ratas. La rata R1, si bien en ninguna de las sesiones supera el 50% de respuestas en la palanca con demora variable, sí muestra desde la sesión 7 un incremento sustantivo y creciente en la preferencia por la alternativa con demora variable. La rata R2 muestra una preferencia más clara por la alternativa con demora variable, especialmente a partir de la sesión 7.

En la Figura 3, se presenta la preferencia de las ratas del grupo de 'privación estándar' por la alternativa con demora variable. Tal y como se observó en el grupo de 'alta privación' dos de las ratas (R7 y R8) presentaron un marcado sesgo hacia la palanca que aparecía a la derecha del dispensador, de tal manera que no se observó un cambio en su preferencia durante el estudio.

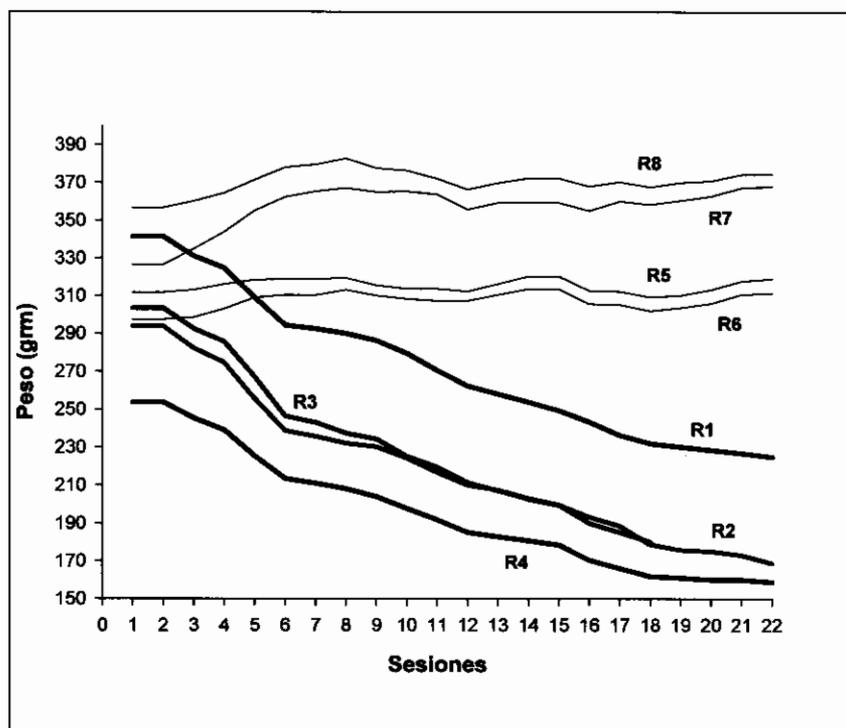


Figura 1. Variación en el peso de los sujetos de ambos grupos. En línea continua se presenta la variación en peso del grupo con privación estándar, en tanto que con línea discontinua gruesa se presenta la correspondiente al grupo con alta privación.

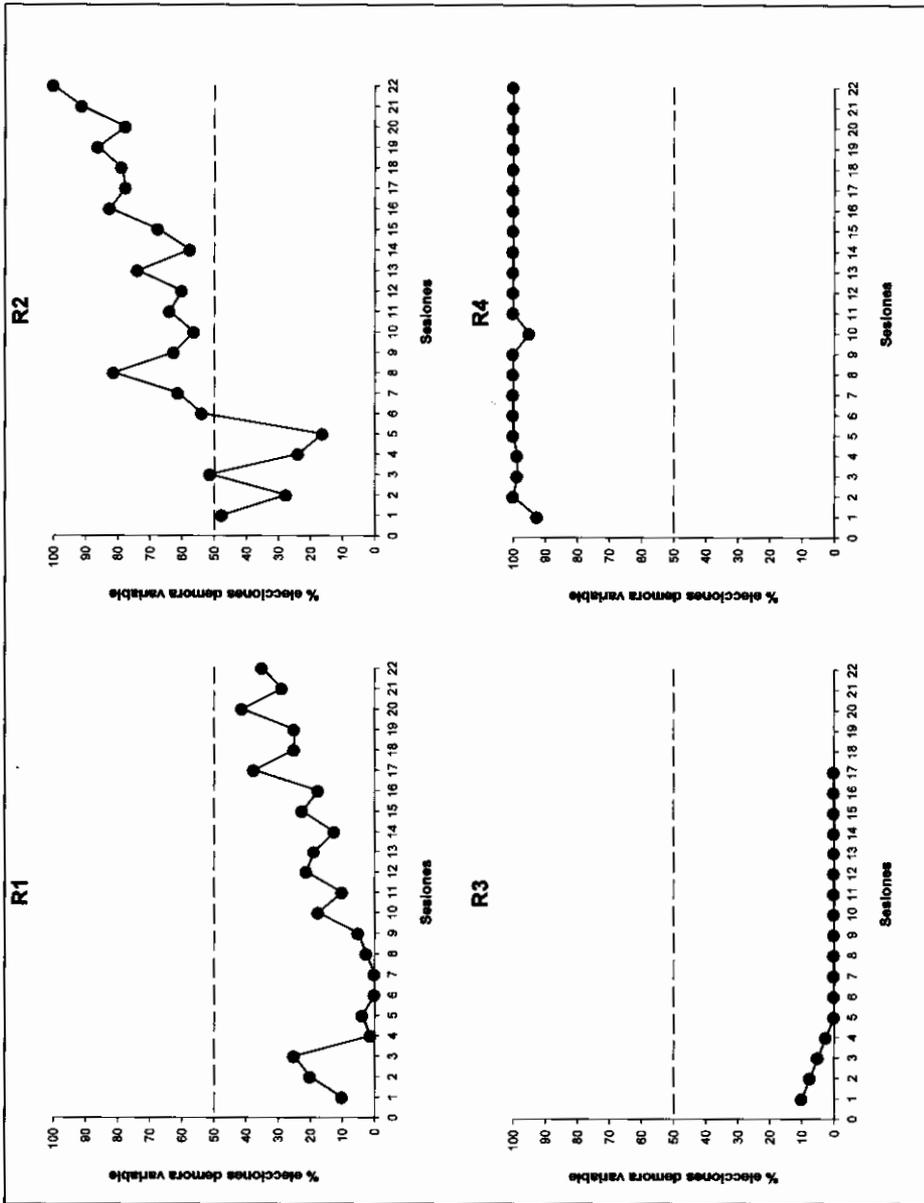


Figura 2. Preferencia, entendida como proporción de ensayos por sesión, por la alternativa de respuesta con demora de reforzamiento variable de las ratas del grupo de 'alta privación', en las 22 sesiones.

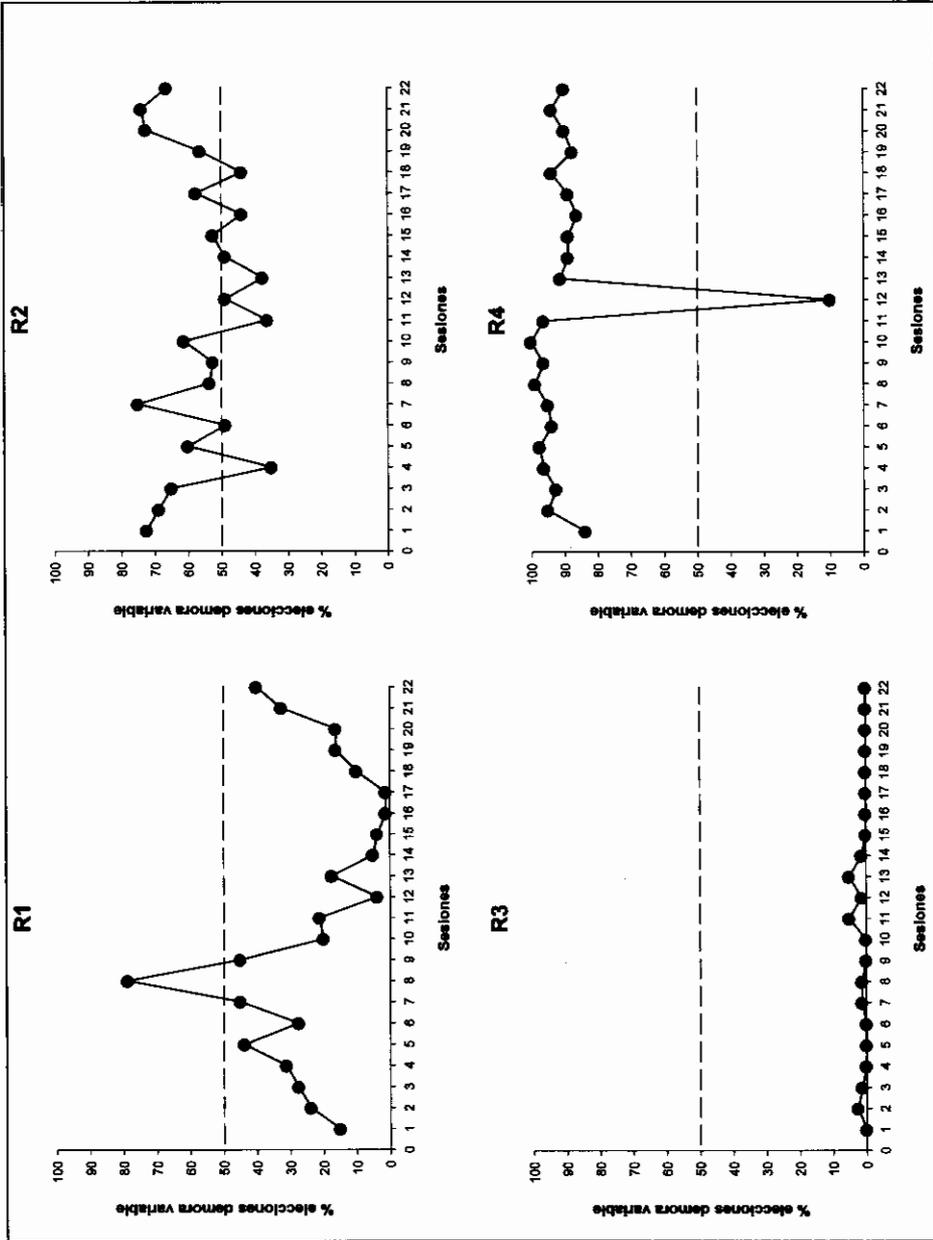


Figura 3. Preferencia, entendida como proporción de ensayos por sesión, por la alternativa de respuesta con demora de reforzamiento variable de las ratas del grupo de 'privación estándar', en las 22 sesiones.

Las ratas R5 y R6 distribuyeron sus respuestas en ambas alternativas en cada una de las sesiones experimentales. La rata R5, en general, presentó preferencia por la alternativa de demora constante, en tanto que la rata R6 no mostró ninguna preferencia, distribuyendo sus respuestas entre ambas alternativas durante el estudio.

Dado que dos de las ratas de cada grupo mostraron un sesgo hacia la palanca que aparecía a la derecha del dispensador de agua, se decidió eliminarlas del análisis de preferencias grupales, en el entendido de que estas ratas *no tuvieron la oportunidad* de elegir entre ambas alternativas de respuesta durante las sesiones, en tanto desde la primera sesión mostraron un claro sesgo por una de ellas y prácticamente nunca se expusieron a la alternativa de respuesta localizada en el lado opuesto del dispensador de agua.

Los datos grupales se presentan en la Figura 4. En esta figura, se presenta el porcentaje promedio de elecciones de la alternativa con demora variable en cada una de las sesiones del estudio para cada uno de los grupos.

Como se observa en la Figura 4, el grupo de 'alta privación' muestra una preferencia creciente hacia la alternativa de respuesta con demora variable conforme se presenta un mayor número de sesiones y, en consecuencia, se reduce la disponibilidad de recursos energéticos en las ratas.

La pendiente de la recta de regresión trazada a partir de los datos observados indica una preferencia creciente estadísticamente significativa ($p < 0.01$) hacia la alternativa de demora variable. En concreto, se observa una tasa de incremento promedio de esta preferencia por sesión del 2.05%. Asimismo, se observó una correlación alta y positiva ($r = 0.881$; $p < 0.01$) entre el número de sesión, esto es, los días de privación (disminución en la disponibilidad de recursos energéticos), y la preferencia por la alternativa con demora variable. El coeficiente de determinación obtenido ($r^2 = 0.776$) pone de manifiesto que el 77.6% de la variabilidad observada en la preferencia al riesgo está determinado por la cantidad de recursos energéticos disponibles en el organismo para su supervivencia.

El grupo de 'privación estándar' no muestra preferencia por ninguna de las alternativas de respuesta. Si bien se observa una ligera pendiente negativa que apunta hacia una leve tendencia creciente hacia la alternativa con demora constante, ésta no es estadísticamente significativa. ($p > 0.05$). Asimismo, se obtuvo una correlación negativa no significativa ($r = -0.248$; $p > 0.05$) entre el número de sesiones y la preferencia por la alternativa de respuesta con demora variable. En este caso, únicamente el 6.1% de la variabilidad observada en los resultados es predecible a partir de la disponibilidad de recursos disponibles ($r^2 = 0.061$).

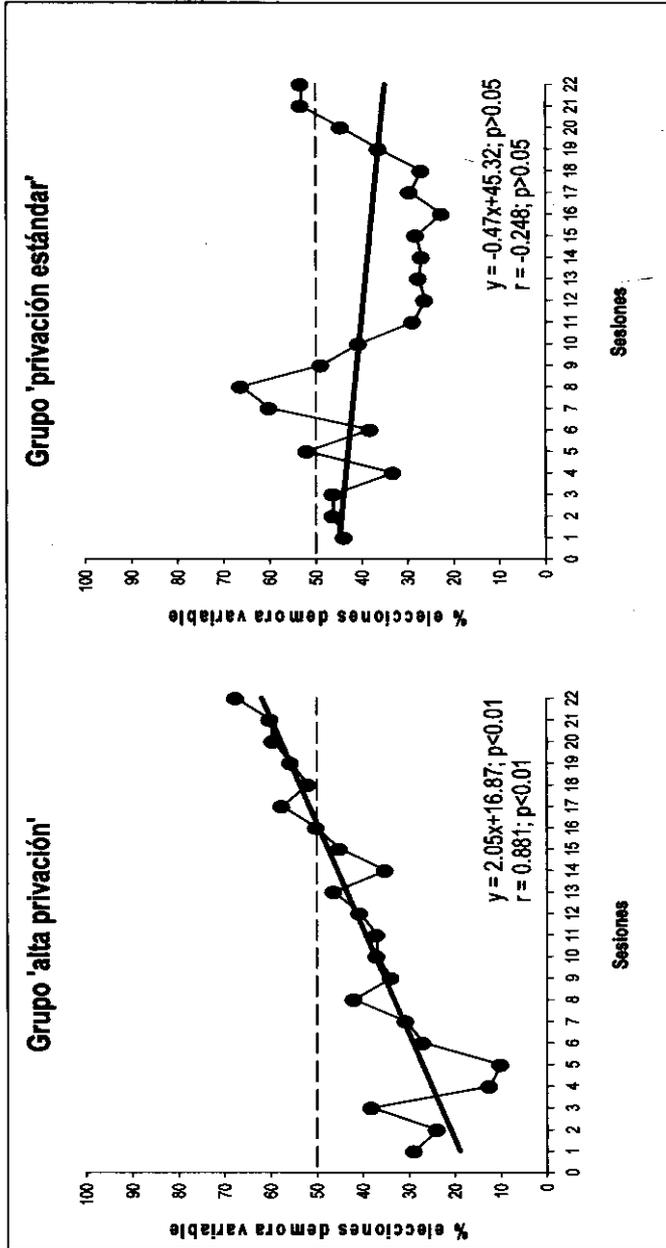


Figura 4. Preferencia promedio, entendida como proporción de ensayos por sesión, por la alternativa de respuesta con demora de reforzamiento variable para los grupos de 'alta privación', eliminando las ratas r3 y r4 y 'privación estándar', eliminando las ratas r6 y r7.

DISCUSIÓN

Bateson y Kacelnik (1997), utilizando una muestra de estorninos (*Sturnus vulgaris*), analizaron la preferencia por demoras de reforzamiento constantes o variables. En el procedimiento utilizado manipularon la disponibilidad de recursos energéticos de los animales, de tal manera que durante cada una de las sesiones experimentales se observó una reducción en la disponibilidad de recursos energéticos, si bien esta reducción no conllevó una pérdida de peso significativa. Los resultados no mostraron un efecto de la disponibilidad de recursos energéticos en la preferencia de los organismos, observándose una preferencia general por la fuente de disposición de alimento con demora constante. Este resultado se ha observado en la mayor parte de los estudios en los que el estudio de la sensibilidad al riesgo se ha abordado manipulando la demora de reforzamiento (Brito y Kacelnik, 1999).

Brito y Kacelnik (1999), manipulando de manera más estricta la disponibilidad de recursos energéticos, registraron tanto la cantidad de recursos diarios consumidos por cada uno de los sujetos de una muestra de estorninos (*Sturnus vulgaris*) como su peso. Los animales se sometieron posteriormente a diferente régimen de privación. Durante el estudio experimental, utilizando una situación de elección, el alimento proporcionado a los animales durante cada una de las sesiones experimentales no fue suficiente para satisfacer sus necesidades energéticas diarias, por lo que tras cada una de ellas se proporcionó a los animales suplementos alimenticios. La disponibilidad de recursos energéticos se manipuló controlando la cantidad de suplementos alimenticios proporcionados. Uno de los grupos recibió una cantidad de suplementos que igualaba las necesidades energéticas diarias requeridas para la supervivencia, en tanto que el otro recibió suplementos alimenticios que, en conjunción con los recursos energéticos obtenidos durante cada una de las sesiones experimentales, proporcionaban la mitad de sus requerimientos diarios. En este estudio tampoco se observaron diferencias significativas en la preferencia de los organismos de cada uno de los grupos. Sin embargo, en el estudio realizado, las sesiones experimentales fueron interrumpidas cuando el peso de al menos uno de los estorninos se encontraba por debajo del 80% del registrado en línea base.

Los autores señalaron que limitantes en el procedimiento experimental utilizado, tales como no haber logrado alterar severamente la disponibilidad de recursos energéticos o no existir una diferenciación manifiesta en la variabilidad en la disposición de los recursos en cada una de las alternativas de respuesta disponibles, podían dar razón de los resultados observados (Brito y Kacelnik, 1999).

En el estudio presentado se diseñó una situación que simulaba condiciones extremas de búsqueda de recursos energéticos en contextos naturales, con el objetivo de

comparar las posibles diferencias en la preferencia por una u otra fuente de distribución, de dos opciones disponibles (demora constante vs demora variable), cuando los organismos, ratas en el estudio realizado, disponían de recursos energéticos suficientes para garantizar su supervivencia independientemente de los recursos energéticos obtenidos en la fuente elegida o, por el contrario, sus posibilidades de supervivencia dependían de la elección realizada.

De acuerdo a la hipótesis de disponibilidad energética se esperaba observar una preferencia diferencial por una u otra alternativa en función del grado de privación. Las ratas del grupo sometido a un procedimiento de privación estándar no deberían mostrar preferencia por ninguna de las alternativas de respuesta o, en su defecto, hacerlo por la alternativa con demora de reforzamiento constante. Se esperaba que las ratas del grupo que únicamente tuvo acceso al agua durante la sesión experimental muestren preferencia por la alternativa de respuesta con demora de reforzamiento variable, en tanto esta alternativa maximiza sus posibilidades de supervivencia (Stephens y Krebs, 1986).

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto, en concordancia con la hipótesis de disponibilidad energética (Stephens, 1981; Stephens y Krebs, 1986), que la cantidad de recursos energéticos de los que dispone un organismo es un factor determinante de la sensibilidad al riesgo en la búsqueda de alimento en animales, no sólo de pequeño tamaño, tales como pájaros o peces, sino también en otros de tamaño superior, al menos en ratas albinas (*Rattus norvegicus*). El grupo de 'alta privación' mostró una preferencia creciente hacia la fuente de disposición de recursos que permitía obtener una mayor tasa de energía y que, en consecuencia, maximizaba sus posibilidades de supervivencia. El grupo de 'privación estándar', por el contrario, no mostró una preferencia significativa hacia ninguna de las fuentes de recursos disponibles.

Los resultados obtenidos, por tanto, avalan la utilidad de la hipótesis de la disponibilidad de recursos energéticos para dar razón de la sensibilidad al riesgo en animales que tienen mayor masa corporal que la que presentan las especies en las que se había descrito este efecto. Sin embargo, los resultados ponen de manifiesto que para que animales con un volumen corporal significativo presenten un sesgo hacia una alternativa arriesgada, al menos en lo que se refiere a la demora en la obtención de los recursos energéticos, pero que maximice su probabilidad de supervivencia, se requiere de condiciones extremas de privación. El volumen corporal de los organismos es, por tanto, un factor determinante de la sensibilidad al riesgo mostrada en condiciones de privación de agua.

Asimismo, el estudio presentado pone de manifiesto que, tal y como Brito y Kacelnik (1999) propusieron, existe una relación significativa entre la masa corporal de los animales y el nivel de privación y, por tanto, nivel de afectación de los recursos

energéticos disponibles en los organismos, que es necesario sostener para que los animales sean sensibles a la tasa de energía obtenida en diferentes fuentes de obtención y, en consecuencia, ajusten su comportamiento a las mismas para maximizar su probabilidad de supervivencia. La masa corporal de los animales se relaciona positivamente con sus reservas energéticas y, por tanto, se requiere de manipulaciones severas que alteren significativamente la disponibilidad de recursos energéticos y afecten drásticamente su posibilidad de supervivencia.

Se requiere realizar nuevos estudios en los que se apliquen procedimientos que permitan alterar la disponibilidad de recursos energéticos, permitiendo alcanzar valencias negativas, sin necesidad de someter a los animales a regímenes de privación tan severos como los utilizados en este trabajo.

REFERENCIAS

- Bateson, M. y Kacelnik, A. (1995). Preferences for fixed and variable food sources: Variability in amount and delay. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 63, 313-329.
- Bateson, M. y Kacelnik, A. (1997). Starlings preferences for predictable and unpredictable delays to food. *Animal Behavior*, 53, 1129-1142.
- Brito, F. y Kacelnik, A. (1999). Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings. *Behavioral Ecology*, 10(3), 338-345.
- Caraco, T. (1981). Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 213-217.
- Caraco, T. (1982). Aspects of risk aversion in foraging white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*, 30, 719-727.
- Caraco, T. (1983). White-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*): Foraging preferences in a risk environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12, 63-69.
- Caraco, T.; Martindale, S. y Whittman, T.S. (1980). An empirical demonstration of risk sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, 28, 820-830.
- Couvillon, P.A. y Bitterman, M.E. (1980). Analysis of choice in honeybees. *Animal Learning and Behavior*, 28, 820-830.
- Fleshler, M. y Hoffman, H.S. (1962). A progression for generating variable-interval schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 5, 529-530.
- Ha, J.C.; Lehner, P.N. y Farley, S.D. (1990). Risk-prone foraging behaviour in captive grey jays *Perisoreus canadensis*. *Animal Behavior*, 39, 91-96.
- Hamm, S.L. y Shettleworth, S.J. (1987). Risk aversion in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 13(4), 376-383.
- Houston, A.I. (1991). Risk-sensitive foraging theory and operant psychology. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 56, 585-589.
- Houston, A.I. y McNamara, J.M. (1982). A sequential approach to risk-taking. *Animal Behaviour*, 30, 1260-1261.
- Jacobs, E.A. y Hackenberg, T.D. (1996). Humans' Choices in Situations of Time-Based Diminishing Returns: Effects of Fixed-Interval Duration and Progressive-Interval Step Size. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 65, 5-19.

- Kacelnik, A. y Bateson, M. (1996). Risk-theories. The effect of variance on foraging decisions. *American Zoologist*, 36, 402-434.
- Kagel, J.H.; MacDonald, D.N.; Battalio, R.C.; White, S. y Green, L. (1986). Risk Aversion in Rats (*Rattus norvegicus*) Under Varying Levels of Resource Availability. *Journal of Comparative Psychology*, 100(2), 95-100.
- McNamara, J.M. y Houston, A.I. (1990). Starvation and predation in a patchy environment. En: I. Swingland y B. Shorrocks (Eds.), *Living in a patchy environment*, pp. 23-43. Oxford: Oxford University Press.
- McNamara, J.M.; Merad, S. y Houston, A.I. (1991). A model of risk-sensitive foraging for a reproducing animal. *Animal Behavior*, 41, 787-792.
- Moore, F.R. y Simm, P.A. (1986). Risk-sensitive foraging by a migratory bird (*Dendroica coronata*). *Experientia*, 42, 1054-1056.
- Pietras, C.J.; Locey, M.L. y Hackenberg, T.D. (2003). Human Risky Choice Under Temporal Constraints: Tests of an Energy-Budget Model. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 80, 59-75.
- Reboreda, J.A. y Kacelnik, A. (1991). Risk sensitivity in starlings: Variability in food amount and food delay. *Behavioral Ecology*, 2, 301-308.
- Roche, J.P.; Dravet, S.M.; Bolyard, K. y Rowland, W. (1998). Risk Sensitivity in Foraging Jack Dampsey Cichlids (*Cichlasoma octofasciatum*). *Ethology*, 104, 593-602.
- Shafir, S.; Wiegmann, D.; Smith, B.H. y Real, L.A. (1999). Risk-sensitive foraging: Choice behavior of honey bees in response to variability in volume of reward. *Animal Behaviour*, 57, 1055-1061.
- Shapiro, M.S. (2000). Quantitative analysis of risk sensitivity in honeybees (*Apis mellifera*) with variability in concentration and amount of reward. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 26(2), 196-205.
- Stephens, D.W. (1981). The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, 29, 628-629.
- Stephens, D.W. y Charnov, E.L. (1982). Optimal foraging: Some simple stochastic models. *Behavioral ecology and sociobiology*, 10, 251-263.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. (1986). *Risk-sensitive Foraging*. En: D.W. Stephens y J.R. Krebs (Eds.), *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Weber, E.U.; Shafir, S. y Blais, A. (2004). Predicting risk sensitivity in humans and low animals: risk as variance or coefficient of variation. *Psychological Review*, 111(2), 430-445.

RESUMEN

Se utilizó una tarea de elección libre en ratas (*Rattus norvegicus*) que simulaba condiciones extremas de búsqueda de recursos energéticos en contextos naturales, con el objetivo de estudiar la sensibilidad al riesgo en la búsqueda de los mismos. Se presentaron dos fuentes de obtención de recursos que proporcionaban diferente tasa de obtención de energía. Cada una de las fuentes proporcionaba la misma cantidad de recursos, en el estudio realizado agua, durante la sesión, variándose la demora de obtención del agua en cada una de las alternativas. Se comparó la preferencia por una u otra fuente de distribución, demora constante versus demora variable, cuando las ratas 1) disponían de recursos energéticos suficientes para garantizar su supervivencia independientemente del agua obtenido en la fuente elegida o, 2) sus posibilidades de supervivencia dependían de la elección realizada. Los resultados obtenidos son compatibles con la hipótesis de disponibilidad de energía (Stephens, 1981), poniendo de manifiesto que la disponibilidad de recursos energéticos no solamente es un factor determinante de la sensibilidad al riesgo en animales de

pequeño tamaño, sino que también se observa en otros de tamaño superior, al menos ratas, cuando la restricción en la disponibilidad de recursos energéticos es severa.

Palabras clave: búsqueda de recursos energéticos, sensibilidad al riesgo, demora de reforzamiento.

ABSTRACT

A free-choice experimental task with rats (*Rattus norvegicus*), that simulates extreme foraging conditions in natural environments, was used to study risk-sensitive foraging (RSF). During the experimental session, two energy sources provide different rate of energy. Each one provide the same amount of resources (in this case, water), through the experimental session, being manipulated the delay of water gained on both sources. We compared the preference for one or the other alternative, constant delay *versus* variable delay, when rats 1) have sufficient energy resources to survive independently of the water gained on the source choosen or, 2) their possibilities of survival depends on its choice. The results are similar as predicted by the Energy-Budget Rule (Stephens, 1981), emphasizing that the disponibility of energy resources is a relevant factor to explain risk-sensitive foraging not alone in smaller animals, but in bigger animals, at least rats, when the restriction in energy resources is severe.

Keywords: Foraging, risk sensitivity, delay of reinforcement, energy-budget rule.