



Psicothema

ISSN: 0214-9915

psicothema@cop.es

Universidad de Oviedo

España

Iraola, José Ángel; Espinet, Alfredo; Balluerka, Nekane
Influencia del contexto y del contacto físico en la manifestación del efecto del compañero
envenenado
Psicothema, vol. 10, núm. 2, 1998, pp. 353-369
Universidad de Oviedo
Oviedo, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=72710210>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

INFLUENCIA DEL CONTEXTO Y DEL CONTACTO FÍSICO EN LA MANIFESTACIÓN DEL EFECTO DEL COMPAÑERO ENVENENADO

José Ángel Iraola, Alfredo Espinet* y Nekane Balluerka

Universidad del País Vasco, * Universidad de Málaga

El propósito del presente trabajo ha consistido en analizar qué influencia ejercen tanto el factor contextual (jaula hábitat versus contexto experimental nuevo) como el grado de contacto físico entre las ratas, en la observación del efecto del compañero envenenado (ECE). Por un lado, los datos permiten concluir que el contacto físico entre ratas es fundamental para que las ratas no envenenadas aprendan a desarrollar aversiones gustativas. Por otro, también se ha observado que dichas ratas muestran aversión gustativa hacia una disolución novedosa independientemente de que el contexto sea la jaula hábitat o una caja experimental nueva.

The influence of the context and the physical contact on the poisoned partner effect. The aim of the present work was to analyze the influence of the contextual factor (home cages versus experimental cages) as well as the degree of physical contact between the rats, in the observation of the poisoned-partner effect (PPE). Firstly, the data enable us to conclude that physical contact between the rats is fundamental so that the non poisoned rats learn to develop taste aversion conditioning. Secondly, it has also been observed that such rats showed taste aversion conditioning toward a novel flavor independently of the context being the home cage or a new experimental cage.

Una de las áreas de investigación que ha adquirido gran relevancia en las últimas décadas, es la que se ocupa del estudio de la conducta alimentaria de los seres vivos y de los mecanismos por los cuales se manifiestan ciertos comportamientos. Si bien un importante sector de investigadores ha mostrado interés por el estudio de las preferencias gustativas, es decir, por la tendencia a consumir

determinados alimentos en relación a otros, otra serie de investigadores nos hemos inclinado por el estudio de las aversiones gustativas, a saber, por la manifestación de rechazo hacia ciertos alimentos. La regulación de las conductas alimentarias y la selección de dietas puede explicarse en función de varios mecanismos. Por un lado, algunas especies parecen estar dotadas de un mecanismo innato para seleccionar los alimentos necesarios para obtener un estado de salud óptimo (véase Galef y Beck, 1990). Por otro lado, la conducta de esas mismas especies y de otras, parece regirse por un mecanismo asociativo pavloviano que les permite, por una parte, se-

Correspondencia: José Ángel Iraola
Facultad de Psicología
Universidad del País Vasco. Apartado 1249
20080 San Sebastián (Spain)
E-mail: pbpirbaj@ss.ehu.es

lecionar algunas sustancias tras asociar las cualidades sápidas de los alimentos con las consecuencias beneficiosas aportadas por otros nutrientes (Capaldi y Hunter, 1994; Capaldi, Owens y Palmer, 1994; Capaldi y Powley, 1990) y, por otra, evitar el consumo de sustancias relacionadas con consecuencias aversivas (véase Barker, Best y Domjan, 1977; véase Aguado, 1983; véase Johnson y Pietrewicz, 1985; véase Milgram, Krames y Alloway, 1977).

Desde otra perspectiva y considerando que las ratas y otros animales viven en sus medios naturales en grupos sociales, se ha desarrollado una propuesta alternativa basada en distintos mecanismos de influencia social para explicar la adquisición y el mantenimiento de diferentes comportamientos alimentarios. De acuerdo con tales planteamientos, se han obtenido evidencias que demuestran que las ratas influyen de múltiples maneras en la preferencia o en la aversión gustativa: a través de su presencia física (Galef y Clark, 1971; Galef y Wright, 1995; Gerrish y Alberts, 1995; véase Zentall y Galef, 1988), a través del consumo de sus excrementos y/o de su orina (León, 1974), mediante la emisión de señales olfativas (Cabrera y Nieto, 1994; Galef, 1991, 1993; Galef y Allen, 1995; Galef, Attenborough y Whiskin, 1990; Galef y Buckley, 1996; Galef y Heiber, 1976; Laland y Plotkin, 1991, 1993; véase Zentall y Galef, 1988) así como a través de su interacción con las crías en el período de lactancia (Cabrera y Nieto, 1993; Galef y Henderson, 1972; Galef y Sherry, 1973). A pesar de que León (1974) sugirió que las crías de rata aprenden a mostrar preferencias gustativas mediante la ingestión de las heces y/u orina de sus madres, Galef y Heiber (1976) y Galef y Henderson (1972) indicaron que la presencia de heces de otras ratas adultas no afecta a la preferencia gustativa de las crías.

En relación a la aversión condicionada al sabor (ACS), numerosos estudios han indi-

cado que las ratas pueden asociar soluciones sápidas novedosas con el malestar gástrico inducido por una droga o rayos X (véase Barker et al., 1977; véase Milgram et al., 1977). Este fenómeno fue descubierto por García y Koelling (1966), quienes observaron, por un lado, que las ratas aprenden a asociar con mayor facilidad los estímulos gustativos de un compuesto de sabor, luz y sonido, con la dolencia gástrica producida por un agente tóxico, que a vincular los componentes audiovisuales con el malestar intestinal. Los hábitos alimentarios nocturnos de la rata explicarían que, desde un punto de vista ecológico, las claves gustativas se asocien rápidamente con el malestar gástrico, ya que conocer qué alimentos son nocivos para la salud resulta vital para la supervivencia de la especie (véase García, Lasiser, Bermudez-Rattoni y Deems, 1985). Por el contrario, las aves diurnas presentan un patrón comportamental de búsqueda de comida basado en claves visuales, las cuales se asocian más rápidamente con dichas consecuencias aversivas (véase Aguado, 1983; García y Koelling, 1966; véase Johnson y Pietrewicz, 1985). Estos resultados parecen apoyar la hipótesis de que en el curso de la evolución de las especies, se han desarrollado sistemas sensoriales diferenciados en función de los hábitos alimentarios de cada especie.

Por otra parte, Lavin, Freise y Coombes (1980) han demostrado que las ratas no envenenadas adultas, pueden aprender a rechazar soluciones novedosas si después de su consumo interactúan con otras compañeras envenenadas. Esta influencia de la exposición observada en las ratas no envenenadas se conoce como el Efecto del Compañero Envenenado (ECE). Desde que se realizaron tales estudios, aunque no siempre se ha encontrado dicho efecto (Galef, Wigmore y Kennett, 1983; Galef, McQuoid y Whiskin, 1990; Iraola y Alonso, 1995), el ECE ha sido observado en diferentes situa-

ciones y empleando diversos parámetros: cuando se han utilizado soluciones de sacarina del 0,6 % (Alonso y Alzate, 1986; Bond, 1984; Iraola y Alonso, 1995, 1996; Lavin y col, 1980; Revusky, Coombes y Pohl, 1982; Stierhoff y Lavin, 1982) y de quinina sulfatada del 0,02 % (Coombes, Revusky y Lett, 1980; Lavin et al., 1980), con estímulos condicionados olfativos (Bond, 1982), tras la interacción inmediata entre las ratas no envenenadas y envenenadas cuando tal interacción se prolonga durante 30 minutos (Bond, 1984), independientemente del papel social (anfitrionas o visitantes) que las ratas no envenenadas desempeñen en la situación experimental (Iraola y Alonso, 1996) así como a través de mecanismos de familiaridad entre las ratas envenenadas y no envenenadas (Bond, 1984).

En la investigación que aquí presentamos, tratamos de aportar nuevos datos acerca del efecto del compañero envenenado. Por un lado, nos ha parecido interesante estudiar si el factor contexto es determinante en la manifestación del ECE. Curiosamente, dicho fenómeno ha sido analizado casi de forma exclusiva en las jaulas hábitat de las ratas y no existen datos empíricos que hagan referencia a la influencia que puede desempeñar el contexto en el ECE. Por otro lado, pretendemos examinar la influencia que ejercen determinados factores sociales, tales como la presencia de compañeras y el contacto físico entre las ratas, sobre este fenómeno. Aunque diversos estudios parecen destacar que la presencia de compañeras adultas es uno de los factores que más influye en la preferencia inicial de alimentos (véase Zentall y Galef, 1988) y en las aversiones gustativas (Galef y Clark, 1971; Gemberling, 1984), apenas se han obtenido datos empíricos que confirmen la importancia de la presencia de las ratas y del contacto físico entre ellas en relación al ECE. El único dato disponible ha sido aportado por Bond (1984), quien ha demostrado que la

familiaridad entre las ratas es fundamental en la manifestación del ECE. Aunque Bond (1984) no definió claramente el concepto de familiaridad, a través del diseño experimental se podría operacionalizar como el período mínimo que las parejas de ratas envenenadas y no envenenadas deben permanecer juntas, en la misma jaula, antes de la fase de condicionamiento. Sin embargo, hoy por hoy, todavía queda por dilucidar si es estrictamente necesario que las parejas de ratas compartan la misma jaula manteniendo contacto físico entre ellas o si la mera presencia de otra rata adulta en una caja transparente adyacente puede servir para que se familiaricen y constituya una condición suficiente para que se exteriorice el ECE.

Experimento 1

Este experimento constituye una réplica del experimento original de Lavin et al. (1980) y su objetivo radica en tratar de confirmar el hecho de que las jaulas hábitat donde están alojadas las ratas desde la recepción a los laboratorios y el factor familiaridad, son factores necesarios para la expresión del ECE.

Método

Sujetos

Se emplearon 48 ratas wistar macho, sin experiencia experimental previa, cuyo peso medio al principio del experimento fue de 356,8 g, variando entre 289 y 396 g. Las ratas fueron suministradas por Interfauna Ibérica, pertenecían a diferentes camadas y fueron separadas tras el destete. A su llegada al laboratorio, se les instaló en jaulas hábitat individuales de plástico transparente. Dichas jaulas estaban localizadas en «stands» metalizados, con capacidad para agrupar sesenta jaulas cada uno. Estos «stands» estaban situados en una habitación aclimatada

con temperatura (23 grados) y humedad (50 %) constantes. Las ratas permanecieron varias semanas en período de adaptación al laboratorio, con libre acceso a comida y agua hasta el comienzo del experimento. Una vez iniciado éste, la disponibilidad de líquido estuvo limitada de la manera que se describe en el apartado siguiente, mientras que se mantuvo el libre acceso a comida durante todo el experimento. Como se expondrá más adelante, los sujetos fueron distribuidos en tres grupos de 16 miembros cada uno.

Procedimiento

Se utilizó una metodología similar a la empleada por Lavin et al., (1980).

A lo largo del experimento se realizaron sesiones de bebida en las que las ratas eran colocadas por parejas, las cuales se mantuvieron constantes durante todo el experimento. Las parejas se formaban introduciendo a una rata (visitante) en la jaula habitualmente ocupada por otra compañera (anfitriona). Transcurrido el período de bebida, la rata visitante era retirada y trasladada a su jaula hábitat.

Veinticuatro horas antes de comenzar el experimento, se retiraron las botellas de agua de las jaulas de todas las ratas. Entre los días 1 y 4, las ratas eran colocadas por parejas en la jaula de la rata anfitriona y podían acceder durante 30 minutos a una botella que contenía agua. El día 5 los animales tuvieron acceso individual al agua durante 15 minutos en sus jaulas correspondientes. Posteriormente, tras registrar los niveles de consumo, se les permitió seguir consumiendo agua hasta el comienzo del ensayo de condicionamiento, que tuvo lugar veinticuatro horas después de dicho registro.

El día 6 se llevó a cabo la sesión de condicionamiento. Todas las ratas fueron pesadas y colocadas por parejas, pudiendo consumir durante dos horas una disolución de sacarina del 0,6 % (v/p). Transcurrido dicho

intervalo, se registraron los consumos correspondientes a cada pareja. Inmediatamente después, 16 parejas recibieron un tratamiento de condicionamiento y las 8 restantes fueron asignadas a una condición de control. A las ratas envenenadas (16 ratas E) se les introdujo sacarina en la boca a través de una jeringuilla, inmediatamente después recibieron una inyección intraperitoneal de 10 ml/Kg de LiCl 0,3 M. y posteriormente fueron devueltas a las jaulas. Las ratas no envenenadas (16 ratas NE) también recibieron sacarina en la boca y fueron devueltas a las jaulas, permaneciendo otras dos horas interactuando con sus parejas envenenadas. Las ratas del grupo control (8 parejas C) recibieron sacarina en la boca y permanecieron emparejadas durante dos horas más, pero ningún miembro de la pareja fue envenenado ni interactuó con compañeros envenenados. Durante este último período, a todas las ratas se les permitió consumir sacarina. El día 7 se llevó a cabo la prueba de aversión a la sacarina. Todos los animales tuvieron acceso a una botella de sacarina en sus jaulas individuales durante un período de 15 minutos.

Resultados

La cantidad media de agua consumida individualmente durante el día 5 fue de 14,2, 16,1 y 15,1 g en los grupos E, NE y C, respectivamente. Estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas ($p>0,05$).

La cantidad media de sacarina consumida durante el primer período de dos horas del día 6 fue de 6,3 y 7,6 g en las parejas formadas por los grupos NE-E y C, respectivamente. Estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas ($p>0,05$). Los resultados son razonables, dado que hasta ese momento todos los grupos habían recibido el mismo tratamiento. Durante el segundo período de dos horas, la cantidad media de sacarina consumida fue de 4,9 y

11,5 en los grupos NE-E y C, respectivamente. Tal y como cabía esperar, las diferencias en los consumos resultaron estadísticamente significativas [$t(22)=4,6$, $p<0,01$]. Los sujetos de las parejas que recibieron previamente el tratamiento de envenenamiento y la exposición a la compañera envenenada (parejas E-NE), consumieron una cantidad de sacarina sustancialmente menor que los sujetos que no recibieron ninguno de tales tratamientos (parejas C).

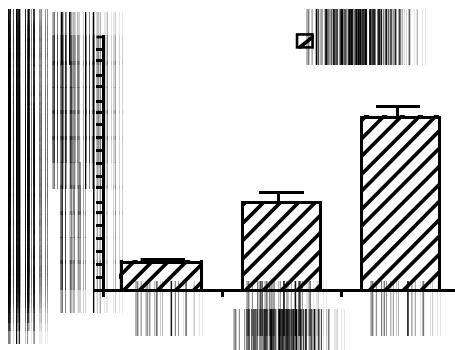


Figura 1. Cantidad media de sacarina consumida por los diferentes grupos en la prueba de aversión en el experimento 1

La figura 1 muestra la cantidad media de sacarina consumida por los diferentes grupos en la prueba de aversión (día 7). Como se puede apreciar en dicha figura, los sujetos de los grupos E y NE consumieron menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo control. Las diferencias entre las cantidades medias de sacarina ingeridas por los distintos grupos fueron estadísticamente significativas [$F(2,45)=68,4$, $p<0,01$]. Las comparaciones post-hoc entre pares de grupos aplicando la prueba Newman-Keuls pusieron de manifiesto que, por un lado, los animales del grupo E consumieron significativamente menor cantidad de sacarina que los sujetos de los grupos NE y C ($p<0,01$), y por otro, que los sujetos del grupo NE también consumieron menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo C ($p<0,05$).

La aversión condicionada a la sacarina manifestada por las ratas de los grupos E y NE se vio corroborada tras realizar las comparaciones intragrupo. Así, los sujetos del grupo E y NE consumieron cantidades menores de sacarina el día 7 que de agua el día 5 [$t(15) = 18,3$, $p<0,01$] y [$t(15)=10,7$, $p<0,01$], respectivamente. Por el contrario, los sujetos del grupo control consumieron cantidades similares de sacarina y agua, no mostrando aversión incondicionada a la sacarina.

Discusión

Los resultados de este experimento nos indican, en primer lugar, que el condicionamiento de la sacarina tuvo éxito, tal y como se ha observado en sucesivos estudios desde el descubrimiento de la aversión condicionada al sabor (véase Barker et al., 1977; véase Milgram et al., 1977). Las ratas del grupo E, que se sometieron a una experiencia de emparejamiento entre el consumo de la sacarina y el tratamiento de envenenamiento producido por la inyección de Cloruro de Litio, manifestaron aversión a la sacarina.

En segundo lugar, las ratas NE que interactuaron con las compañeras envenenadas mientras ingerían la sustancia novedosa, consumieron menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo C, durante la prueba de aversión. En otras palabras, estos sujetos mostraron aversión a la sacarina en relación con los sujetos del grupo C, quienes no recibieron tratamiento de envenenamiento, ni interactuaron con una compañera envenenada. En consecuencia, podemos afirmar que en el contexto de las jaulas hábitat se produce nuevamente el ECE. Resultados similares han sido obtenidos en diferentes ocasiones empleando jaulas hábitat (Alonso y Alzate, 1986; Bond, 1982, 1984; Coombes et al., 1980; Iraola y Alonso, 1995, 1996; Revusky et al., 1982; Stierhoff y Lavin, 1982). Así, uno de los aspectos que se

corrobora en este experimento es el hecho de que el ECE se manifiesta en un contexto determinado (jaulas hábitat de las ratas). Es decir, que dicho efecto tiene lugar en un contexto muy familiar para ellas. Sin embargo, no disponemos de datos que permitan concluir que el efecto se produce en un contexto distinto a dichas jaulas.

En tercer lugar, cabe suponer que las ratas no envenenadas manifiestan el ECE porque se tiene en cuenta el grado de familiaridad señalado por Bond (1984) o porque se posibilita el suficiente contacto físico entre las ratas. Dicho autor ha sugerido que las ratas deben permanecer juntas, al menos 30 minutos diarios durante 4 días, para que las ratas no envenenadas manifiesten el ECE.

En esta ocasión, los sujetos del grupo control consumieron cantidades similares de sacarina y agua, no mostrando aversión incondicionada o neofobia a la sacarina. Este resultado es sorprendente si lo comparamos con los datos obtenidos por Iraola y Alonso (1995), quienes encontraron que las ratas del grupo control que habían tenido acceso a una disolución de sacarina del 0,6 % mostraban aversión incondicionada a la sacarina. Es probable que la modificación introducida en el procedimiento sea la responsable de las diferencias observadas entre ambos estudios. En otras palabras, el hecho de introducir sacarina en la boca de todas las ratas en la fase de condicionamiento ha podido ser la causa de que la aversión incondicionada o la neofobia desaparezca.

A fin de responder a diversas cuestiones relativas al contexto y a la familiaridad, que han quedado sin resolver en este experimento, en los siguientes estudios se pretende examinar la importancia que ejercen factores tales como las características de las jaulas experimentales y la ausencia de contacto físico entre las ratas en la observación del ECE.

Experimento 2

El objetivo de este experimento radica en estudiar si el ECE se observa en un contexto novedoso y diferente a las jaulas hábitat donde están alojadas las ratas desde su llegada al laboratorio. En concreto, se pretende examinar de qué manera influye, en el ECE, el hecho de que los experimentos se realicen en cajas experimentales diferentes a las jaulas hábitat y el hecho de que las ratas mantengan contacto visual y olfativo pero no mantengan contacto físico directo entre ellas. Bond (1984) señaló que la familiaridad entre las parejas de ratas envenenadas y no envenenadas, antes del condicionamiento, es determinante en la manifestación del ECE. Empero, se desconoce si la familiaridad entre ratas exige la presencia de las parejas en la misma jaula manteniendo contacto físico entre ellas o si, por el contrario, la presencia de la pareja en el compartimento adyacente (contacto visual) es condición suficiente para exteriorizar el ECE.

Método

Sujetos

Se emplearon 40 ratas wistar macho, sin experiencia experimental previa, cuyo peso medio al principio del experimento fue de 266,4 g, variando entre 241 y 303 g. Las condiciones de alojamiento, aclimatación y mantenimiento fueron las mismas que en el experimento anterior. Como se indica más adelante, estos sujetos fueron distribuidos en cuatro grupos de 10 miembros cada uno.

Aparatos

Se utilizaron 12 cajas rectangulares de 60 x 30 x 19 cm, cuyas caras estaban formadas por planchas de metacrilato transparente de cinco mm de grosor. Cada caja estaba fijada

a dos soportes laterales de nueve cm de altura. El suelo consistía en una rejilla metálica con orificios cuadrados de un cm de lado, que permitían la caída de las heces a una bandeja con serrín colocada bajo la rejilla, a nueve cm de ésta. El techo lo constituía una pieza de metacrilato que encajaba con la parte superior de la caja y que podía fijarse a ésta mediante unos tornillos insertados en dos prismas de metacrilato adheridos en disposición vertical al centro de las caras de 60 x 19 cm. Cada uno de estos prismas tenía una ranura en la que se podía introducir verticalmente una plancha de metacrilato que actuaba como barrera para dividir la caja en dos compartimentos de 30 x 30 x 19 cm. En cada una de las caras de 30 x 19 cm se practicaron, a nueve cm de la base, dos orificios separados 18 cm entre sí, a los que se adhirieron soportes cilíndricos que permitían la colocación de las botellas con una inclinación tal que el extremo de la espita quedaba a siete cm de altura de la rejilla metálica o del suelo. Estas cajas se hallaban dispuestas transversalmente en una estantería de tres baldas, en tres grupos de cuatro, ocupando el centro de una habitación distante del establecimiento.

Procedimiento

El procedimiento fue similar al empleado en el experimento 1, aunque se realizaron algunas modificaciones. La primera modificación consistió en que en esta ocasión, las sesiones de bebida tuvieron lugar en las cajas experimentales descritas en el apartado anterior. Esto es, en cajas distintas a las jaulas hábitat comúnmente empleadas en otras ocasiones. Por lo tanto, no hubo animales anfitriones o visitantes. El segundo cambio consistió en alojar a las parejas de ratas en cajas experimentales diferentes pero adyacentes. La tercera modificación consistió en el empleo de pruebas de elección pre y post-test.

Veinticuatro horas antes de comenzar el experimento, se retiraron las botellas de agua de las jaulas de todas las ratas. Entre los días 1 y 4, los animales tuvieron acceso a una botella de agua durante 30 minutos diarios. Estas sesiones tuvieron lugar en las jaulas experimentales de doble compartimento, que estaban separadas por una barrera de metacrilato transparente, con el fin de evitar que las ratas tuvieran contacto físico entre ellas desde el comienzo del experimento. De esta manera, las parejas de ratas mantenían contacto visual entre ellas, pero no permanecían en las mismas jaulas, es decir, no mantenían contacto físico entre ellas. Transcurrido el período mencionado, todas las ratas fueron retiradas y trasladadas a sus jaulas hábitat. El día 5 se llevó a cabo la fase pre-test. Los animales fueron trasladados nuevamente a las cajas experimentales y tuvieron acceso individual a dos disoluciones, una de sacarina (0,6 %) y otra de ácido cítrico (3g/l) durante 30 minutos. Transcurrido dicho período, y tras registrar los consumos, todas las ratas fueron retiradas y trasladadas a sus jaulas hábitat, donde tuvieron acceso a una botella de agua hasta el comienzo del condicionamiento, que tuvo lugar veinticuatro horas después del citado registro. El día 6, tras pesar a los animales, se llevó a cabo la sesión de condicionamiento subdividida en dos períodos de una hora cada uno. En el primer intervalo, los animales permanecieron separados por la barrera. Durante este período, las ratas envenenadas (E) tuvieron acceso a una botella de sacarina (0,6 %) e inmediatamente después recibieron una inyección intraperitoneal de 10 ml/Kg de LiCl 0,3 M, siendo posteriormente devueltas a las cajas experimentales. Las ratas no envenenadas (NE-A) tuvieron acceso a una botella de ácido. La mitad de las ratas control (C-S) tuvieron acceso a una botella de sacarina y la otra mitad (C-A) a una botella de ácido. Transcurrido dicho período se

registraron los consumos de todas las botellas. Durante el segundo intervalo, se retiraron las barreras de todas las jaulas de forma que las parejas mantuvieron contacto físico durante una hora. Transcurrido este período temporal, las ratas fueron devueltas a sus jaulas hábitat. El día 7 se llevó a cabo la fase post-test. Todas las ratas, separadas por la barrera, tuvieron libre acceso a una botella de sacarina y a otra de ácido durante 30 minutos.

Resultados

El día 5 las cantidades de sacarina consumidas por los grupos E-S, NE-A, C-S y C-A fueron 4,1, 3,4, 4,2 y 3,7, respectivamente. Estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas ($p>0,05$). Las cantidades de ácido cítrico consumidas por los grupos E-S, NE-A, C-S y C-A fueron 4,0, 4,2, 3,8 y 4,1, respectivamente. Estas diferencias tampoco fueron estadísticamente significativas ($p>0,05$).

El día 6, los sujetos de los grupos (E-S y C-S) tuvieron acceso a una botella de sacarina y los sujetos de los grupos (NE-A y C-A) a una botella de ácido. La cantidad media de disolución consumida durante la fase de condicionamiento fue de 11,8, 14,8, 4,2 y 3,4 g en los grupos E-S, C-S, NE-A y C-A, respectivamente. Las diferencias entre los grupos resultaron estadísticamente significativas [$F(3,36)=32,9, p<0,01$]. Las comparaciones post-hoc entre pares de grupos aplicando la prueba Newman-Keuls mostraron que los animales que habían tenido acceso a una botella de ácido (NE-A y C-A) consumieron significativamente menor cantidad de dicha disolución que los sujetos de los grupos que habían tenido acceso a una botella de sacarina (E-S y C-S) [$p <0,01$]. Por otro lado, los sujetos del grupo C-S también consumieron mayor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo E-S.

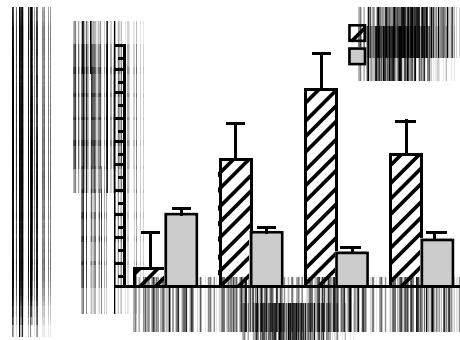


Figura 2. Cantidad media de líquido consumido por los diferentes grupos en la prueba de aversión en el experimento 2

La figura 2 muestra la cantidad media de sacarina y ácido consumida por los diferentes grupos en la prueba de elección (el post-test del día 7). Como se puede apreciar en dicha figura, los diferentes grupos consumieron significativamente distintas cantidades de la disolución de sacarina [$F(3,36)=40,4, p<0,01$] y de la disolución de ácido [$F(3,36)=4,1, p<0,01$]. En relación al consumo de sacarina, la prueba Newman-Keuls mostró que los sujetos del grupo E-S consumieron significativamente menor cantidad de sacarina que los sujetos del resto de los grupos ($p<0,01$). Por otro lado, los resultados también pusieron de manifiesto que los sujetos de los grupos NE-A y C-A consumieron significativamente menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo C-S. En relación al consumo de ácido, la prueba Newman Keuls indicó que los sujetos del grupo E-S consumieron mayor cantidad de dicha disolución que los sujetos del grupo C-S ($p<0,05$).

Finalmente, se realizaron comparaciones intragrupo entre las ingestas de sacarina y ácido que presentaron las ratas en el pre-test y el post-test. Dichas comparaciones reflejaron los siguientes resultados: (1) Las ratas envenenadas (E-S) consumieron significativamente menor cantidad de sacarina en el post-test que en el pre-test [$t(9)= 6,7,$

$p<0,01$]. Por otra parte, ingirieron mayor cantidad de ácido en el post-test que en el pre-test [$t(9)=4$, $p<0,01$]. En tercer lugar, el consumo de ácido en el post-test fue mayor que el de sacarina en el pre-test [$t(9)=2,2$, $p<0,05$]. Por último, ingirieron menor cantidad de sacarina en el post-test que de ácido en el pre-test [$t(9)=3,2$, $p<0,01$].

(2) Las ratas no envenenadas (NE-A) consumieron mayor cantidad de sacarina en el post-test que en el pre-test [$t(9)=7,4$, $p<0,05$]. A su vez, ingirieron cantidades similares de ácido en ambas pruebas. En tercer lugar, también consumieron cantidades similares de sacarina en el pre-test y de ácido en el post-test. Por último, la ingesta de sacarina en el post-test fue mayor que la de ácido en el pre-test [$t(9)=4,8$, $p<0,01$].

(3) Las ratas del grupo control (C-S) consumieron mayor cantidad de sacarina en el post-test que en el pre-test [$t(9)=11,2$, $p<0,01$], mientras que el consumo de ácido fue similar en ambas pruebas. A su vez, consumieron cantidades similares de sacarina en el pre-test y de ácido en el post-test. Finalmente, ingirieron mayor cantidad de sacarina en el post-test que de ácido en el pre-test [$t(9)=11$, $p<0,01$].

(4) Por último, las ratas del grupo control (C-A) consumieron mayor cantidad de sacarina en el post-test que en el pre-test [$t(9)=7,1$, $p<0,01$]. No obstante, la cantidad de ácido ingerida fue similar en ambas pruebas. A su vez, consumieron cantidades similares de sacarina en el pre-test y de ácido en el post-test. Finalmente, la ingesta de sacarina en el post-test fue mayor que la de ácido en el pre-test [$t(9)=6,1$, $p<0,01$].

Discusión

Por un lado, en la prueba pre-test realizada el día 5, se observó que todos los grupos de ratas consumían cantidades reducidas pero similares de sacarina y ácido. El hecho de que los sujetos de todos los grupos consu-

mieran cantidades reducidas de ambas soluciones sugiere que mostraron neofobia o aversión incondicionada ante las mismas.

En el primer período de una hora del día en el que se llevó a cabo el condicionamiento (día 6), se observó que los grupos de ratas que habían tenido acceso a una disolución de sacarina consumieron mayor cantidad de líquido que las ratas que tuvieron acceso a una botella de ácido. Esto podría indicar que la neofobia inicial mostrada hacia dichas disoluciones había desaparecido en el caso de los sujetos que habían tenido acceso a la disolución de sacarina, no desapareciendo la aversión incondicionada mostrada ante la disolución de ácido. En el segundo período de una hora, tras el tratamiento, las ratas del grupo C-S consumieron significativamente mayor cantidad de líquido que el resto de los grupos. Estos resultados pudieron ser debidos, en primer lugar, a que las ratas de los grupos E-S estaban bajo los efectos del malestar gastrointestinal provocado por el tóxico y, en segundo lugar, a que las ratas de los grupos NE-A y C-A mostraron una clara aversión incondicionada ante la disolución de ácido ya que, como se ha señalado anteriormente, los sujetos de los grupos C-S y E-S habían consumido significativamente menor cantidad de ácido que de sacarina antes del tratamiento.

Los resultados obtenidos el día 7, en el post-test, ponen de manifiesto que el tratamiento de aversión gustativa es efectivo, ya que las ratas envenenadas consumieron significativamente menor cantidad de sacarina que el resto de los grupos. Por otro lado, el hecho de que los grupos de ratas que habían tenido acceso a la disolución de ácido el día del condicionamiento (NE-A y C-A) consumieran cantidades de sacarina netamente más pequeñas que el grupo control que había tenido acceso a la disolución de sacarina (C-S) nos lleva a suponer, en primer lugar, que la preexposición a la sacarina redujo la neofobia a la misma en los sujetos del gru-

po C-S y que los sujetos de los grupos NE-A y C-A mostraron aversión incondicionada al ácido. En segundo lugar, los resultados obtenidos por las ratas del grupo NE-A podrían inducir a pensar que se manifestó el ECE, ya que éstas consumieron menor cantidad de ácido que de sacarina. Esta conclusión sería adecuada en caso de que las ratas del grupo control hubieran consumido cantidades similares de ambas disoluciones y tales datos permitirían inferir que las ratas no envenenadas relacionaron la disolución de ácido con las claves emitidas por sus compañeras envenenadas. Sin embargo, las ratas del grupo C-A tuvieron un comportamiento similar a las ratas del grupo NE-A, a saber, también consumieron menor cantidad de ácido que de sacarina.

Por último, las comparaciones intragrupo entre las ingestas de sacarina y ácido en el pre-test y el post-test refuerzan las impresiones anteriores. En otras palabras, las ratas envenenadas manifestaron aversión condicionada a la sacarina, desapareciendo la aversión incondicionada al ácido. Las ratas de los restantes grupos mostraron aversión incondicionada al ácido, desapareciendo la neofobia a la sacarina.

Estos datos nos llevan a realizar dos reflexiones: en primer lugar cabría suponer que no se ha manifestado el ECE, ya que no se observan diferencias entre los sujetos de los grupos NE-A y C-A. En segundo lugar, consideramos que quizá haya tenido lugar dicho efecto, pero es posible que no se haya detectado debido a que los resultados son fruto del efecto techo originado por la aversión incondicionada provocada por la disolución de ácido. Además de este hecho, consideramos que el fracaso en la observación del ECE pudo ser debido a otros tres factores. Por un lado, podría ocurrir que la realización del experimento en un contexto novedoso hubiera jugado un papel importante en la ausencia de manifestación del ECE. Hasta la fecha, todos los experimentos han

sido realizados en jaulas hábitat situadas en el estabulario animal. En caso de confirmarse este resultado, permitiría afirmar que el ECE sólo tiene lugar en contextos muy conocidos (jaulas hábitat situadas en el estabulario), y que no se manifiesta en contextos nuevos o desconocidos para las ratas. Por otro lado, cabría la posibilidad de que las ratas no envenenadas no manifestaran el ECE debido a la imposibilidad de consumir las heces de sus compañeras envenenadas y, por ende, de asociar las cualidades gustativas de la disolución con el consumo de tales heces. Finalmente, pudo ocurrir que las ratas no envenenadas no mostrasen aversión gustativa al emplear cajas de doble compartimento e impedir el contacto físico entre las ratas, reduciendo el grado de familiaridad entre las mismas. Bond (1984) señala que la familiaridad entre las ratas es imprescindible para que las ratas no envenenadas muestren aversión gustativa tras interactuar con compañeras envenenadas. Por lo tanto, se podría plantear que el contacto visual entre ratas (al menos durante 4 días) no es condición suficiente para que se manifieste el ECE. En este sentido, la ausencia de contacto físico entre las ratas podría ser una de las causas más probables de que no se manifestara dicho efecto.

Experimento 3

Retomando la discusión del experimento anterior, el hecho de que no se observara el ECE en dicho experimento podría deberse a varios factores. Uno de ellos hace referencia al factor contexto. En este sentido, hasta el momento hemos obtenido el ECE en jaulas hábitat (experimento 1) pero no en cajas experimentales (experimento 2). Este dato sugiere que tal vez el ECE sólo se manifiesta en contextos específicos. Un segundo factor que pudo obstaculizar la exteriorización del ECE hace referencia a la imposibilidad de que las ratas no envenenadas ingieran las

heces de sus compañeras envenenadas. El tercer factor hace referencia al elemento que Bond (1984) considera necesario para que se pueda manifestar dicho efecto, a saber, a un suficiente grado de familiaridad entre las ratas, familiaridad que se operacionaliza como un período mínimo de contacto físico entre las parejas. Dado que en el experimento anterior las parejas de rata no mantuvieron contacto físico entre ellas (aunque sí visual), este hecho pudo impedir que las ratas no envenenadas se familiarizasen suficientemente con sus compañeras envenenadas y, por lo tanto, que se exteriorizase el ECE. Con el fin de tratar de descartar posibles hipótesis alternativas, decidimos realizar un nuevo experimento en las cajas experimentales, pero empleando un procedimiento muy similar al utilizado en el experimento 1.

Método

Sujetos

Se emplearon 36 ratas wistar macho, sin experiencia experimental previa, cuyo peso medio al principio del experimento fue de 317,5 g, variando entre 277 y 440 g. Las condiciones de alojamiento, aclimatación y mantenimiento fueron las mismas que en el experimento 1. Los sujetos fueron distribuidos en tres grupos de 12 miembros cada uno: envenenadas (E), no envenenadas (NE) y control (C).

Aparatos

Se emplearon las cajas experimentales utilizadas en el experimento 2.

Procedimiento

El experimento fue realizado en las mismas cajas experimentales en las que se llevó a cabo el experimento 2, siguiendo el

procedimiento descrito en el experimento 1 pero permitiendo el contacto físico entre las parejas, mediante la eliminación de la barra de metacrilato que separaba los compartimentos. Sin embargo, hay que señalar que durante el pre-test del día 5, en el primer período del día 6 y en la prueba del día 7 las barreras de metacrilato permanecieron colocadas, separando a las parejas con el fin de obtener los datos de los consumos individuales de cada sujeto.

Resultados

La cantidad media de agua consumida individualmente el día 5 fue de 12,5, 11,3 y 11,9 g en los grupos E, NE y C, respectivamente, no siendo dichos consumos significativamente diferentes entre sí ($p>0,05$).

El día 6, la cantidad media de sacarina consumida durante las dos primeras horas del primer período fue de 4,7 y 6,2 g en las parejas de los grupos E-NE y C, respectivamente. Estos consumos no fueron significativamente diferentes entre sí ($p>0,05$). Durante el segundo período de dos horas, la cantidad media de sacarina consumida fue de 8,2 y 6,8 g en las parejas de los grupos E-NE y C, respectivamente. La diferencia entre tales consumos tampoco resultó estadísticamente significativa ($p>0,05$).

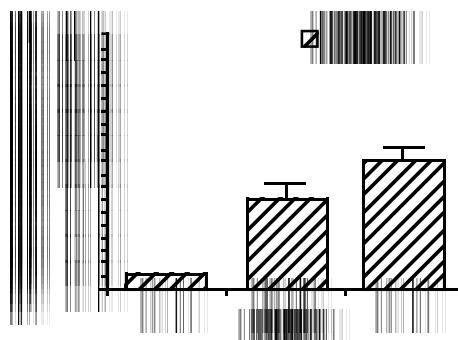


Figura 3. Cantidad media de sacarina consumida por los diferentes grupos en la prueba de aversión en el experimento 3

La figura 3 muestra la cantidad media de sacarina consumida por los diferentes grupos en la prueba de aversión a la sacarina (día 7). Como se puede apreciar en dicha figura, tanto los sujetos que fueron envenenados (E) como los que fueron expuestos a una compañera envenenada (NE) manifestaron aversión a la sacarina con respecto a los sujetos del grupo control (C). Las diferencias entre las cantidades medias de sacarina ingeridas por los diferentes grupos fueron estadísticamente significativas [$F(2,33)=22$, $p<0,05$]. Por un lado, los sujetos del grupo E consumieron menor cantidad de sacarina que los sujetos de los grupos NE y C, y por otro lado, los sujetos del grupo NE también consumieron menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo C ($p<0,05$).

Finalmente, se realizaron comparaciones intragrupo entre los consumos de agua del día 5 y de sacarina del día 7. Tales consumos fueron significativamente diferentes en los grupos E y NE [$t(11)=16,9$, $p<0,01$] y [$t(11)=3,2$, $p<0,01$], respectivamente. Los sujetos de los grupos mencionados consumieron menor cantidad de sacarina el día 7 que de agua el día 5. Sin embargo, los sujetos del grupo control consumieron cantidades similares de ambas soluciones.

Discusión

Los resultados de este experimento indican, en primer lugar, que el condicionamiento aversivo a la sacarina tuvo éxito, ya que los sujetos que fueron inyectados con LiCl tras el consumo de sacarina mostraron un mayor grado de aversión que el resto de los animales. Este dato también fue obtenido en los experimentos 1 y 2, aunque el tratamiento se desarrolló en contextos diferentes. En segundo lugar, cabe destacar que las ratas no envenenadas ingerieron menor cantidad de sacarina que los sujetos del grupo control. Así, los sujetos que interactuaron con una compañera envenenada durante el

acceso a la sacarina, mostraron aversión a ésta en una prueba posterior en relación a los sujetos del grupo C, que no recibieron tratamiento de envenenamiento, ni fueron expuestos a una compañera envenenada. Todo ello permite concluir que el efecto del compañero envenenado también se manifiesta en cajas experimentales novedosas distintas a las cajas hábitat.

La aversión condicionada a la sacarina manifestada por las ratas envenenadas y por las ratas expuestas a una compañera envenenada, se vio corroborada tras realizar las comparaciones intragrupo. Así, los sujetos de los grupos que recibieron los tratamientos anteriormente mencionados, consumieron cantidades menores de sacarina el día 7 que de agua el día 5. Este resultado refuerza la hipótesis de que el tratamiento es responsable de que los sujetos de dichos grupos muestren aversión condicionada a la sacarina, incluso si el experimento es realizado en un contexto novedoso. Por el contrario, los sujetos del grupo control no mostraron aversión incondicionada a la sacarina, ya que los consumos de ambas disoluciones fueron similares.

Una de las diferencias de este experimento con respecto al experimento 1 reside en el contexto donde tiene lugar el tratamiento. Sin embargo, en ambos experimentos se observa el ECE. Este dato confirma que el factor contexto no es determinante en la expresión del ECE, oponiéndose a los resultados que inicialmente parecían sugerir que sí lo era (experimento 2). Por tanto, cabe afirmar que el ECE tiene lugar tanto en las jaulas hábitat como en las cajas experimentales novedosas. Otra de las diferencias que debemos destacar es que en esta ocasión, las ratas no envenenadas han mostrado aversión a la sacarina a pesar de que se les ha impedido el consumo de las heces de sus compañeras envenenadas. Este resultado es contradictorio con la hipótesis que sugiere que dicho efecto tiene lugar a través de un

mecanismo asociativo, a saber, mediante la asociación que se produce entre las cualidades sápidas y/u olfativas de la disolución y el consumo de las heces depositadas por las compañeras envenenadas.

Finalmente, la diferencia más significativa en relación al experimento 2 radica en el grado de familiaridad entre las ratas, lo que pone de manifiesto que dicho factor es necesario e influye de forma determinante en la exteriorización del ECE. A nuestro juicio, este hecho permite operacionalizar de forma más precisa la familiaridad, definiendo dicho concepto como el contacto físico mínimo que deben mantener las parejas de ratas envenenadas y no envenenadas para que se produzca el ECE. En concreto, en el presente experimento 4 sesiones de contacto físico previo antes del condicionamiento han sido suficientes para que se manifieste tal efecto.

Discusión General

Los resultados obtenidos en estos tres experimentos parecen indicar, en primer lugar, que cuando una rata consume una sustancia novedosa y posteriormente es envenenada, dicha sustancia se condiciona aversivamente y de forma fiable, independientemente del contexto. Este hecho constituye un fenómeno muy conocido y extensamente contrastado en los estudios de aversiones gustativas empleando diferentes sujetos experimentales, disoluciones y tóxicos. El rápido condicionamiento aversivo de las claves gustativas, especialmente en las ratas, parece estar estrechamente relacionado con la historia evolutiva y la necesidad de adaptación a su entorno ecológico. Siguiendo la misma lógica adaptativa, gran número de aves diurnas han desarrollado unos hábitos alimentarios muy diferentes, basados en claves visuales, las cuales se relacionan rápidamente con consecuencias aversivas (véase Barker et al., 1977; véase Johnson y Piętrewicz, 1985; véase Milgram et al., 1977).

En segundo lugar, cabe concluir que tras analizar los resultados del experimento 2 surgen dudas respecto a la importancia que juega el contexto en la observación del ECE. Tal y como se ha señalado anteriormente, los estudios relacionados con el ECE han sido realizados habitualmente en las jaulas hábitat de los animales y esto nos llevó a pensar que quizás dicho efecto fuera específico de ese contexto y que no se exteriorizase en contextos novedosos para las ratas. Sin embargo, en el tercer experimento se constata que las ratas no envenenadas también desarrollan aversiones gustativas en contextos novedosos y diferentes. De hecho, las ratas no envenenadas muestran aversión gustativa a la sacarina tanto en las jaulas hábitat (experimento 1) como en las cajas experimentales (experimento 3). Por lo tanto, cabe concluir que dicho fenómeno se manifiesta independientemente del contexto donde se desarrollen los experimentos.

En tercer lugar, las ratas no envenenadas que son expuestas a una compañera envenenada tras consumir la disolución novedosa, no siempre manifiestan aversión a dicha disolución en una prueba de aversión posterior. Bond (1984) ha observado que la familiaridad es imprescindible para que las ratas no envenenadas muestren aversión gustativa tras interactuar con compañeras envenenadas. Si entendemos la familiaridad como un determinado nivel de contacto físico entre las ratas, este hecho parece corroborarse en nuestro estudio, ya que en las situaciones en las que se produce dicho contacto se manifiesta el ECE (experimentos 1 y 3). Empero, no se observa el ECE en aquellas situaciones en las que las ratas no mantienen contacto físico entre ellas (experimento 2). De ahí que se pueda afirmar que el contacto físico entre las ratas es un factor social determinante en la exteriorización del ECE. Por otro lado, cabe descartar que el contacto visual sea una condición suficiente para

que se manifieste dicho fenómeno, ya que cuando los animales mantienen contacto visual pero no mantienen contacto físico entre ellos, las ratas no envenenadas no manifiestan aversión a la sacarina (experimento 2). Se podría considerar la posibilidad de que la falta de contacto físico entre las ratas interfiera en la capacidad de las ratas no envenenadas para asociar las cualidades sápidas y olfativas de la disolución con las consecuencias (secreciones olfativas) que el tóxico provoca en sus compañeras envenenadas. Por otra parte, también podría ocurrir que las ratas envenenadas emitiesen secreciones olfativas distintas en función del grado de contacto físico con sus compañeras, y que estas secreciones atenuaran el ECE (Bond, 1984). Sin embargo, tal cuestión todavía no está resuelta, por ello consideramos que se debería profundizar en el estudio de la misma.

En realidad, todavía no se conoce el mecanismo a través del cual las ratas no envenenadas manifiestan el ECE. Los resultados de las investigaciones relacionadas con dicho efecto podrían ser interpretados en función de tres mecanismos explicativos, aunque algunos parecen estar más asentados y tener mayor número de adeptos que otros. Por un lado, si tras la exposición prolongada a una rata envenenada, la compañera no envenenada consumiese menor cantidad de cualquier sustancia novedosa que las ratas del grupo control (no envenenadas ni expuestas a compañeras envenenadas), cabría interpretar dicho efecto en función de un proceso de sensibilización. No obstante, parece descartarse dicha explicación porque las ratas no envenenadas no muestran aversión gustativa cuando no se les presenta disolución alguna en la sesión de condicionamiento. En otras palabras, si en dicha situación experimental las ratas no envenenadas hubieran consumido menor cantidad de cualquier disolución novedosa que las ratas del grupo control, se podría suponer que estaban sensibilizadas a las secreciones olfati-

vas emitidas por sus compañeras envenenadas. En definitiva, la exposición a ratas envenenadas debiera provocar un proceso incremental de rechazo hacia el consumo de cualquier sustancia, lo que no parece ocurrir en diversos estudios (Bond, 1984; Lavin et al., 1980).

Por otro lado, cabría pensar que las ratas no envenenadas aprenden a evitar parcialmente la sustancia novedosa al observar, durante la interacción social con sus congéneres, que éstos rechazan dicha sustancia tras ser intoxicados. Asimismo, también cabría la posibilidad de que la conducta de las ratas demostradoras (envenenadas) ejerciese influencia sobre el estado motivacional y comportamental de las ratas observadoras (no envenenadas), sin que estas últimas conocieran las consecuencias de la actividad realizada por sus compañeras, siendo su conducta modificada por un mecanismo de facilitación social (véase Zentall y Galef, 1988).

No obstante, hasta el momento, las hipótesis expuestas no han sido empíricamente contrastadas, aunque tampoco deben descartarse hasta obtener evidencias que las desestimen. Para finalizar, consideramos que otra de las posibles explicaciones se podría plantear en términos asociativos, partiendo de argumentos similares a los esgrimidos en el caso de la aversión condicionada al sabor (ACS). Una posible interpretación acerca de los mecanismos que subyacen al ECE señala que las ratas no envenenadas establecen una relación causal entre el consumo de la sustancia novedosa y el consumo inadvertido de la orina y heces de la compañera envenenada. Inicialmente, los resultados obtenidos en el experimento 2 podrían llevarnos a pensar que las ratas no envenenadas no manifiestan el ECE porque no tienen acceso a la ingesta de las heces de sus compañeras envenenadas. Sin embargo, en el experimento 3 del presente estudio el ECE ha sido observado en cajas experimentales con suelo de rejilla metálica, el cual impide que las

ratas no envenenadas puedan consumir las heces de sus compañeras envenenadas. Este resultado es contradictorio con la hipótesis que defiende que las ratas no envenenadas manifiestan el ECE al asociar las cualidades gustativas y/o olfativas de una sustancia con la ingesta de las heces de la compañera envenenada.

Otros estudios sugieren que las ratas no envenenadas asocian las cualidades sápidas y/u olfativas de la disolución ingerida con claves derivadas de la enfermedad (secreciones olfativas) emitidas por sus compañeras envenenadas, lo que les induce a evitar dicha sustancia en una prueba de aversión posterior (Bond, 1984; Lavin y col, 1980). De acuerdo con estos argumentos, Stierhoff y Lavin (1982) han encontrado que sólo aquellas ratas no envenenadas que tienen un sistema olfativo intacto manifiestan el ECE. Esta interpretación podría verse reforzada por los resultados que hemos obtenido en el experimento 3, que indican que el contacto físico entre las ratas es esencial para la expresión del ECE. A nuestro juicio, el contac-

to físico podría facilitar la capacidad que presentan las ratas no envenenadas para asociar las cualidades gustativas de la sustancia con las claves olfativas derivadas de la intoxicación de las compañeras envenenadas.

Con todo, todavía se desconoce con exactitud qué es lo que hace que la rata envenenada sea aversiva para su compañera no envenenada y cómo se produce dicha transferencia de información. En consecuencia, los próximos estudios deberían examinar los mecanismos por los cuales se desarrolla la aversión gustativa entre congéneres.

Agradecimientos

Esta investigación ha sido cofinanciada por el Gobierno Vasco (GV 227.231-0032/94) y la Universidad del País Vasco (UPV 227.231-EA143/94). Una versión preliminar de este trabajo fue presentada en el VIII Congreso de la Sociedad Española de Psicología Comparada celebrado en Málaga en Septiembre de 1996. Los autores agradecen a D. Antonio Maldonado las sugerencias y comentarios realizados.

Referencias

- Aguado, L. (1983). *Lecturas sobre aprendizaje animal*. Madrid: Debate.
- Alonso, G. y Alzate, R. (1986). Aversión condicionada al sabor: Aspectos sociales en el efecto del compañero envenenado. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 41, 719-730.
- Barker, L.M., Best, M.R. y Domjan, M. (1977). *Learning Mechanisms in Food Selection*. Texas: Baylor University Press.
- Bond, N.W. (1982). Transferred odors aversions in adults rats. *Behavioral and Neural Biology*, 35, 417-421.
- Bond, N.W. (1984). The poisoned partner effect in rats: Some parametric considerations. *Animal Learning and Behavior*, 12, 89-96.
- Cabrera, R. y Nieto, J. (1993). Potenciación de preferencias alimenticias en crías mediante su interacción con la rata madre. *Psicológica*, 14, 151-160.
- Cabrera, R. y Nieto, J. (1994). Preferencias alimenticias en ratas lactantes: El papel de los residuos orgánicos. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 20 (1), 7-17.
- Capaldi, E. D. y Hunter, M.J. (1994). Taste and odor in conditioned flavor preference learning. *Animal Learning and Behavior*, 22 (4), 355-365.
- Capaldi, E.D., Owens, J. y Palmer, K.A. (1994). Effects of food deprivation on learning and expression of flavor preferences conditioned by saccharin or sucrose. *Animal Learning and Behavior*, 22 (2), 173-180.
- Capaldi, E.D. y Powley, T.L. (1990). En E.D. Capaldi y T.L. Powley (Eds), *Taste, experience, and feeding*. American Psychological Association. Washington, DC, US.

- Coombes, S.; Revusky, S.H. y Lett , B.T. (1980). Long-delay taste aversion learning in an unpoisoned rat: Exposure to a poisoned rat as the EI. *Learning and Motivation*, 11, 256-266.
- Galef, B.G. Jr. (1991). A contrarian view of the wisdom of the body as it relates to dietary self-selection. *Psychological Review*, 98, 2, 218-223.
- Galef, B.G. Jr. (1993). Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behavior*, 46, 257-265.
- Galef, B. G. Jr. y Allen, C. (1995). A new model system for studying behavioural traditions in animals. *Animal Behavior*, 50, 705-717.
- Galef, B.G. Jr., Attenborough, K.S. y Whiskin, E.E. (1990). Responses of observer rats (*Rattus norvegicus*) to complex, diet-related signals emitted by demonstrator rats. *Journal of Comparative Psychology*, 104 (1), 11-19.
- Galef, B.G. Jr. y Beck, M. (1990): Neurobiology of food and fluid intake. En E.M. Stricker (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, 329-349. New York: Plenum Press.
- Galef, B.G. Jr. y Buckley, L.L. (1996). Use of foraging trails by Norway rats. *Animal Behavior*, 51, 765-771.
- Galef, B.G. Jr. y Clark, M.M. (1971). Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of Comparative Psychology*, 75, 341-357.
- Galef, B.G. Jr. y Heiber, L. (1976). The role of residual olfactory cues in the determination of the feeding site selection and exploration patterns of domestic rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 727-739.
- Galef, B.G. Jr. y Henderson, P.W. (1972). Mother's milk: A determinant of the feeding preferences of weaning rat pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 78, 213-219.
- Galef, B.G. Jr., McQuoid, L.M. y Whiskin, E.E. (1990). Further evidence that Norway rats do not socially transmit learned aversions to toxic baits. *Animal Learning and Behavior*, 18 (2), 199-205.
- Galef, B.G. Jr. y Sherry, D.F. (1973). Mother's milk: A medium for the transmission of cues reflecting the flavor of mother's diet. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 83, 374-378.
- Galef, B.G. Jr., Wigmore, S.W. y Kennett, D.J. (1983). A failure to find socially mediated taste aversion learning in Norway rats. *Journal of Comparative Psychology*, 97, 358-363.
- Galef, B.G. Jr. y Wright, T.J. (1995). Groups of naive rats learn to select nutritionally adequate foods faster than do isolated naive rats. *Animal Behavior*, 49, 403-409.
- García, J. y Koelling, R.A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance behavior. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- García, J., Lasiter, P.S., Bermudez-Rattoni, F. y Deems, D.A. (1985): A general theory of aversion learning. En N.S. Braverman y P. Bronstein (Eds), *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Annals of the New York Academy of Science.
- Gemberling, G.A. (1984). Ingestion of a novel flavor before exposure to pups injected with CLLI produces a taste aversion in mother rats. *Journal of Comparative Psychology*, 98 (3), 285-301.
- Gerrish, C.J. y Alberts, J.R. (1995). Differential influence of adult and juvenile conspecifics on feeding by weanling rats: A size-related explanation. *Journal of Comparative Psychology*, 109, 61-67.
- Iraola, J.A. y Alonso, G. (1995). The influence of Flavored Solution Concentration on the Poisoned-Partner Effect. *Neurobiology of Learning and Memory*, 63, 149-154.
- Iraola, J.A. y Alonso, G. (1996). Efecto del compañero envenenado: Nuevos resultados sobre el papel social. *Psicológica*, 17, 337-351.
- Johnston, T.D. y Pietrewicz, A.T. (1985). *Issues in the ecological study of learning*. Hillsdale, New Jersey: LEA.
- Laland, K.N. y Plotkin, H.C. (1991). Excretory deposits surrounding food sites facilitate social learning of food preferences in Norway rats., *Animal Behavior*, 41, 997-1005.
- Laland, K.N. y Plotkin, H.C. (1993). Social transmission in Norway rats via excretory marking of food sites. *Animal Learning and Behavior*, 21, 35-41.
- Lavin, M.J.; Freise, B. y Coombes, S. (1980). Transferred flavor aversions in adult rats. *Behavioral and Neural Biology*, 28, 15-33.
- León, M. (1974). Maternal pheromone. *Physiology and behavior*, 13, 441-453.
- Milgram, N.W., Krames, L. y Alloway, T.M. (1977). En L.M. Barker, M-R. Best y M.

- Domjan (Eds.), *Food Aversion Learning*. New York: Baylor University Press.
- Revusky, S.; Coombes, S. y Pohl, R.W. (1982). US preexposure: Effects on flavor aversions produced by pairing a poisoned partner with ingestion. *Animal Learning and Behavior, 10*, 83-90.
- Stierhoff, K.A. y Lavin, M.J. (1982). The influence of rendering rats anosmic on the poi-
- soned-partner effect. *Behavioral and Neural Biology, 34*, 180-189.
- Zentall, T.R. y Galef B.G. Jr.(1988). En T.R. Zentall y B.G. Galef Jr. (Eds.), *Social Learning: Psychological and Biological perspective*. Hillsdale. New Jersey: LEA.

Aceptado el 18 de diciembre de 1997