

# El aprendizaje de aversión al sabor como paradigma de investigación: Concepto y procedimientos experimentales

M. Lourdes de la Torre / A. Agüero / M.<sup>a</sup> Dolores Escarabajal

## 1. Introducción: Selección de la dieta alimenticia

La supervivencia de los seres vivos depende fundamentalmente del mantenimiento de la homeostasis. Para ello, los organismos han de realizar un esfuerzo continuo que les permita mantener su balance energético dentro de los límites predeterminados genéticamente. Los sistemas fisiológicos han evolucionado de forma excelente para realizar estas tareas, sin embargo, los seres vivos se enfrentan a cambios ambientales (cambios en las fuentes alimenticias, amenaza de los predadores, etc.) que con frecuencia tienen que ser minimizados mediante ajustes conductuales. El *aprendizaje* es el principal mediador en estos ajustes y, por tanto, es un proceso de gran importancia para la supervivencia (1). Durante el curso de la evolución han surgido formas especializadas de aprendizaje. En estas formas especializadas de apren-

**E**l Aprendizaje Aversivo Gustativo (AAG) es un rechazo aprendido a estímulos gustativos u olfativos como resultado de la asociación de éstos con síntomas de malestar gastrointestinal, siendo así fundamental para la selección de la dieta. Originalmente descrito en ratas, este tipo de aprendizaje ha recibido especial atención por parte de psicólogos experimentales y psicobiólogos debido a que difiere de forma esencial de los modelos más tradicionales de conductas aprendidas: es un aprendizaje duradero, de rápida adquisición y que se adquiere a pesar de largas demoras entre estímulos. El AAG se ha utilizado y se sigue utilizando con éxito como un paradigma de aprendizaje y memoria altamente significativo desde el punto de vista biológico.

dizaje se encuadra la *selección de alimentos* para la dieta diaria permitiendo a los seres vivos elegir aquellos alimentos que son capaces de proporcionar un aporte suficiente de energía así como ciertas cantidades indispensables de vitaminas, minerales y aminoácidos esen-

ciales. Algunos animales se especializan en un solo tipo de comida; en ellos la selección de la dieta viene dada de forma innata. Sin embargo, hay otros animales cuya dieta se compone de alimentos de diferente naturaleza y que, por tanto, deben recurrir al aprendizaje para seleccionar adecuadamente dichos alimentos. La capacidad de aprender qué sustancias son más apropiadas les da a estas especies una gran flexibilidad, ya que así pueden cambiar sus hábitos alimenticios si desaparecen de su entorno los elementos de su dieta habitual, resultando importante el nuevo aprendizaje de ingerir o evitar nuevos alimentos.

Palabras clave: Condicionamiento aversivo gustativo, aprendizaje, memoria.

Fecha de recepción: Abril 2004.

Seminario Médico

Año 2004. Volumen 56, N.º 2. Págs. 53-64

### ¿Cómo aprende el animal a identificar el alimento apropiado?

Al parecer, las ratas y otras especies omnívoras poseen la capacidad de asociar propiedades de la comida, como su sabor o su olor, con estados viscerales (por ejemplo, malestar gástrico). Aunque estas asociaciones han sido descritas en ocasiones como *reacciones condicionadas clásicas*, hacen la función de *reacciones instrumentales* elicidadas por la desviación del equilibrio en el estado interno del organismo. El condicionamiento clásico sólo puede ser aplicado a aquellas situaciones en las que la contingencia entre el estímulo condicionado -EC- (estímulo olfativo, visual o somatosensorial) y el estímulo incondicionado -EI- (saciedad o malestar gástrico) no puede ser cambiada por el sujeto. Esto es cierto en la fase de asociación EC-EI pero una vez que el EC ha adquirido las propiedades apetitivas o aversivas, el animal actúa ante éste mediante reacciones instrumentales (que constituirían la respuesta condicionada -RC-) incrementando o decreciendo la exposición al EI y asegurando su estado interno. La selección y la ingestión de comida puede devolver la normalidad al estado interno, o puede incluso aumentar el desequilibrio; el cambio en el estado interno es la respuesta incondicionada -RI- que puede asumir las propiedades de refuerzo (saciedad) o de castigo (envenenamiento) (2).

De cualquier modo, no podemos describir y explicar el complejo proceso de selección de la dieta sin salir del marco reduccionista de estos dos modelos clásicos del aprendizaje, condicionamiento clásico y condicionamiento instrumental. Estos modelos asumen que todo el comportamiento puede ser explicado en términos de reforzamiento de la respuesta, moldeamiento y encadenamiento, y que, tanto respuestas como estímulos incondicionados y reforzadores, pueden ser descritos en términos físicos sin recurrir a su significado psicológico o biológico (3). Concretamente, dentro del paradigma del condicionamiento clásico,

se pensaba que este tipo de aprendizaje dependía sólo de la contigüidad temporal (de que el EC precediera al EI con un intervalo mínimo crítico) y que la intensidad de dicho aprendizaje dependía únicamente del número de emparejamientos EC-EI.

Uno de los principales desafíos para las asunciones de los modelos clásicos del aprendizaje fue el descubrimiento del *Aprendizaje Aversivo Gustativo (AAG)*, gracias a los estudios pioneros de García y Koelling (4) y García, Kimmeldorf, y Koelling (5). Este aprendizaje es un tipo particular de condicionamiento en el que no se cumplen los parámetros temporales ni las reglas de asociación propias del condicionamiento clásico. Casi 50 años de investigación desde que el fenómeno se diera a conocer por García, han demostrado de manera convincente que el AAG es una forma altamente especializada de aprendizaje.

### **2. Un caso de conducta alimenticia aprendida de especial relevancia biológica: el aprendizaje aversivo gustativo (AAG)**

El AAG es un aprendizaje asociativo de especial relevancia biológica en el que ciertas cualidades de un alimento (principalmente el sabor) se asocian con determinadas consecuencias viscerales negativas (malestar gástrico, náusea, vómitos, etc.) como resultado de una primera experiencia en la que la ingesta de dicho alimento fue seguida de efectos adversos de origen gástrico (4, 5). El aprendizaje aversivo gustativo, por tanto, contribuye de forma decisiva a la selección de una dieta saludable, no sólo impidiendo la ingestión de sustancias potencialmente letales sino también la de aquellas asociadas a efectos negativos moderados.

Existen remarcables paralelismos entre las distintas especies, incluso entre especies de vertebrados y de invertebrados, en lo que al aprendizaje aversivo gustativo se refiere (6). Ejemplos de dichos paralelismos son los que presentamos a continuación.

Cuando ciertos insectos, tales como los insectos de las *asclepias*<sup>1</sup> y las mariposas monarca, comen sobre *asclepias* tóxicas, éstos incorporan el veneno emético de dichas plantas, de manera que ellos mismos se vuelven tóxicos. Se ha observado que, cuando una mantis depredadora comienza a ingerir uno de estos insectos tóxicos, ésta, para de comer el insecto, vomita, y rápidamente aprende a rechazar esta presa a simple vista, de manera que rechazará insectos no tóxicos con el mismo aspecto. Un rechazo bastante similar se observa en los grajos azules del Este (6, 7). Cuando uno de ellos come una mariposa monarca tóxica, éste se pone enfermo y vomita. Después, el pájaro aprende a distinguir mariposas tóxicas de las seguras mediante el sabor cuando capturan su presa en el pico y, puesto que las mariposas monarca usan cierta coloración para advertir a sus posibles predadores, también mediante la apariencia visual.

El aprendizaje mejor documentado sobre selección alimenticia en invertebrados es el de la babosa de jardín que aprende a asociar determinados sabores y olores de vegetales y venenos (8, 9).

Existen cada vez más pruebas de que se da aprendizaje de aversión al sabor en los humanos, y la mayor parte han sido suministradas por los resultados de encuestas (10, 11). Muchas personas señalan haber adquirido al menos una aversión a la comida a lo largo de su vida, además, bajo unas circunstancias que son comparables a las circunstancias que, según se ha demostrado, facilitan el aprendizaje de la aversión en animales. Un aspecto interesante de los resultados obtenidos en este tipo de encuestas es que, en una elevada proporción de casos, los sujetos estaban seguros de que su enfermedad no estaba causada por la comida que habían tomado. Estos hallazgos indican que el aprendizaje de aversión a la comida en las personas puede ser independiente de los procesos de pensamiento racionales,

y puede ir contra de las conclusiones de una persona sobre las causas de su enfermedad (11, 12, 13).

Una forma común de tratamiento del cáncer es la quimioterapia, que implica tomar grandes dosis de drogas que debilitan al paciente. Los procedimientos de la quimioterapia causan, con frecuencia, náuseas como efecto secundario. Esto aumenta la posibilidad de que los procedimientos de quimioterapia condicionen aversiones a la comida ingerida antes de una sesión terapéutica, aún en el caso de que el paciente se dé cuenta de que su enfermedad no está causada por la comida (11-15). La falta de apetito o anorexia puede reflejar aversiones aprendidas a comidas ingeridas antes de las sesiones de terapia (15, 16).

Aunque se ha identificado la existencia de AAG en toda la escala filogenética desde invertebrados hasta humanos, la rata se ha convertido en el sujeto experimental más empleado para el estudio de dicho aprendizaje en el laboratorio, dada su alimentación omnívora, el hecho de carecer de capacidad emética, así como una serie de razones prácticas y éticas.

### 3. Características distintivas del AAG

Como hemos comentado anteriormente, la identificación de los peculiares parámetros de adquisición del AAG puso en tela de juicio el valor de los principios generales del aprendizaje, lo que convirtió este tipo de condicionamiento en un tema de tremendo interés para los investigadores de los procesos de aprendizaje. Tres son las características del AAG que lo hacen especialmente diferente de otros tipos de aprendizajes asociativos: su adquisición en un único ensayo, la larga demora que soporta entre EC y EI y la especificidad clave-consecuencia.

La primera característica consiste en la posibilidad de desarrollar una intensa aversión en un *único ensayo* de adquisición. El

<sup>1</sup> Las *asclepias* son un género de plantas al que pertenece, por ejemplo, la mata de la seda.

aprendizaje en un solo ensayo se observa también en el condicionamiento del miedo y, rara vez, en el condicionamiento de parpadeo y en el salivar (13).

La característica de *larga demora* hace del AAG un aprendizaje distinto a cualquier otro tipo de condicionamiento clásico en cuanto a los aspectos temporales de la adquisición. En otro tipo de aprendizajes, los estímulos que se condicionan deben aparecer superpuestos temporalmente o muy próximos entre sí (1-2 sg.) para que se establezca la asociación. Sin embargo, en el AAG la asociación se lleva a cabo con un retraso, entre la ingestión y los efectos nocivos, de minutos e incluso horas (5). Se ha demostrado que la adquisición del AAG puede incluso debilitarse cuando se presentan EC y EI de forma solapada.

Según el modelo propuesto por Bures et al. (2), la presentación del EC induce la formación de una Memoria a Corto Plazo gustativa (MCPg), y es este trazo mnésico, y no la activación de la vía sensorial del EC, el que se asocia con el EI visceral. El débil AAG que se obtiene cuando presentamos EC y EI de forma solapada sugiere que las asociaciones críticas no están formadas por interacción directa de los circuitos activados del EC y el EI sino que requiere la mediación de la MCPg. Bures et al. (2) consideran probable que el trazo de MCPg proporcione una *ventana de tiempo*, que determine la eficiencia de la asociación EC-EI demorada: la asociabilidad es baja durante los primeros minutos de la presentación del EC, cuando la actividad de la MCPg se está empezando a construir, es máxima de los 10 a los 60 minutos, entonces es cuando comienza a decrecer, a medida que la MCPg va decayendo hasta desaparecer después de 8-12 horas. El intervalo de 10-60 minutos corresponde a las circunstancias más comunes de AAG y produce, por tanto el AAG de máxima fuerza.

Algunos autores atribuyeron la característica de larga demora a la existencia de una contigüidad temporal indirecta entre la señal gustativa y los síntomas viscerales del

envenenamiento, proporcionada por la generalización del sabor original a otros sabores que puedan estar presentes durante la demora EC-EI, bien debido a post-efectos sensoriales de sabores prolongados, o bien, a la regurgitación de lo ingerido. Sin embargo, la evidencia experimental acumulada descarta este tipo de explicaciones basadas en la hipótesis de contigüidad temporal indirecta (6).

El aprendizaje aversivo gustativo despertó mucha atención cuando se descubrió por primera vez que se podía dar aprendizaje en un solo ensayo y con demoras largas entre EC y EI. En una reflexión posterior, sin embargo, comprendemos que lo sorprendente sería que el aprendizaje de aversión al sabor no tuviera esas características. Con frecuencia, las materias tóxicas de la comida no producen efectos perjudiciales hasta que ésta se ha digerido, ha sido absorbida por la sangre y distribuida a los distintos tejidos del cuerpo. Este proceso lleva su tiempo. Por tanto, si los animales no fueran capaces de asociar el sabor de las comidas inapropiadas con sus efectos dañinos retardados, no serían capaces de aprender a evitar materias alimenticias tóxicas (13).

Por último, cabe mencionar que la larga demora EC-EI que caracteriza al AAG ha permitido incrementar el rango de productos químicos que pueden ser empleados como agentes inductores de aversión ya que el efecto retardado de muchas drogas no impide su uso en el paradigma aversivo-gustativo.

La *especificidad clave-consecuencia*, se refiere a la existencia de una predisposición a establecer asociaciones específicas entre estímulos de determinadas modalidades sensoriales (17). Esta característica nos lleva a la consideración de ciertos aspectos etológicos del AAG, concretamente, nos conduce al concepto de preparación biológica, acuñado por Seligman en 1970. Según Seligman (18), la evolución de las especies puede haber preparado más o menos a un organismo para asociar un estímulo condi-

cionado determinado con un estímulo incondicionado particular, o una respuesta dada con una consecuencia.

El aprendizaje de selección alimenticia pertenece a la categoría de comportamiento preparado, pues se forma a partir de la asociación entre una clase específica de claves (sabor, olor, o vista del alimento) y las consecuencias viscerales de su ingestión detectadas por los sistemas interoceptivos, y no entre aquellas y otro tipo de señales exteroceptivas como podrían ser las elicitadas, por ejemplo, por una descarga eléctrica (5). Asimismo, los efectos incondicionados viscerales se asociarán preferentemente con estímulos gustativos o gusto-olfativos, frente a estímulos de otras modalidades exteroceptivas, tales como estímulos auditivos o táctiles, a no ser que el animal en concreto utilice estas claves para la selección de la dieta.

En realidad, parece ser que la organización del cerebro de los vertebrados revela dos sistemas defensivos especializados que han evolucionado como consecuencia de las demandas impuestas por la selección natural inherente a la cadena alimenticia. Para proteger su piel del ataque de los predadores, los vertebrados asocian selectivamente estímulos exteroceptivos con ofensas periféricas. Para proteger su intestino de comidas tóxicas, el animal asocia selectivamente un sabor con malestar intestinal demorado. Las vías olfativas (también las visuales), aunque no pertenecen a ninguno de los dos sistemas, tienen acceso a ambos (6).

#### 4. El AAG como paradigma de investigación: metodología y términos empleados

Los modelos animales permiten la investigación de aspectos que son difíciles de estudiar en humanos y, además, permiten que dicha investigación se lleve a cabo bajo circunstancias simplistas, mejor controladas, y menos costosas; siempre y cuando el aspecto a estudiar sea comparable en el modelo animal y en el comportamiento humano, en sus características más relevantes.

Por ejemplo, las similitudes entre ratas y humanos en el modo en que aprenden a rechazar alimentos peligrosos hacen de la rata un modelo animal válido, que se emplea de forma extendida para la investigación del AAG (1). Aspectos de esta similitud son: la larga demora característica del AAG, su adquisición en un solo ensayo, su fortalecimiento a medida que se acumulan los emparejamientos EC-EI, la facilidad con que se condiciona una aversión a un sabor nuevo, etc. (19).

Para facilitar la evaluación cuantitativa del comportamiento de ingesta de la rata en el laboratorio, la dieta se presenta usualmente en forma de líquido cuya consumición puede ser fácilmente registrada y medida. En el experimento AAG estándar, las ratas son adaptadas a un programa de privación de agua variable (23 h. 22 min., 23 h. 45 min., 23 h. 53 min., 24 h., etc.) y entrenadas a beber su ración diaria de agua durante varios minutos (según el programa de privación establecido) en una caja equipada con una o varias pipetas. Durante la fase experimental (fase de adquisición o aprendizaje) los animales son expuestos a un sabor y, posteriormente, a un agente aversivo. Independientemente de la naturaleza del agente aversivo (químico, vestibular, etc.) de su vía de administración (intraperitoneal, intragástrica, etc.), las consecuencias relevantes para la inducción de AAG parecen estar relacionadas con el malestar gastrointestinal que inducen. Para producir AAG se emplea un único ensayo y un intervalo largo EC-EI (unos minutos o, incluso, horas), a no ser que se quieran estudiar asociaciones simultáneas o asociaciones sin demora, en tal caso se suprime el intervalo EC-EI y se añaden ensayos repetidos (20-22).

Durante la fase de prueba el animal es expuesto de nuevo al estímulo gustativo. La respuesta a dicho estímulo ha sido medida tradicionalmente comparando la ingesta del estímulo gustativo con la ingesta de su disolvente, agua destilada (ingesta relativa) (23).

### La respuesta condicionada (RC)

Para obtener esta medida se pueden utilizar dos tipos de técnicas principalmente: técnicas de una sola botella o de varias botellas (2). En los *procedimientos de una sola botella*, se ofrece a la rata sedienta solamente el estímulo gustativo que ha sido asociado previamente con el agente aversivo. La cantidad de fluido consumido es comparado con la ingesta asintótica de agua de los días anteriores, o con la cantidad del mismo fluido ingerida por un grupo control al que no se le ha administrado el agente aversivo. Cuando el estímulo gustativo utilizado resulta desagradable o aversivo para el animal, se obtendrá una reducción relativa en la ingesta que representa la magnitud del AAG adquirido.

La principal limitación de los procedimientos de una sola botella es el conflicto inherente entre la motivación (la rata probablemente estará sedienta debido al programa de privación) y la aversión, que determina el volumen absoluto de fluido consumido. El animal, sediento y sin otra alternativa de ingesta, puede ingerir parte del fluido a pesar de la existencia de un AAG de poca magnitud. Sin embargo, en el caso de las aversiones condicionadas de gran fuerza, la ingesta de fluido puede declinar hasta cero y las diferencias en sus intensidades pueden ser oscurecidas por el efecto suelo. En este caso es necesario distinguir los AAG de distintas intensidades mediante su resistencia a la extinción.

Algunas de estas dificultades son eliminadas con las *técnicas de dos o más botellas*, también llamadas *de elección*, con las que se da al animal la oportunidad de escoger entre un estímulo familiar (agua) y el estímulo asociado al tóxico, o entre agua y otros varios estímulos. Suelen emplearse solo durante la fase de prueba, mientras que durante la fase de adquisición ambas botellas suelen contener el EC o agua. Existe la posibilidad de que las ratas comiencen la prueba bebiendo de una de las botellas, al azar, y sigan bebiendo de ésta continuamente sin probar el contenido de la otra

botella. Una forma de evitar este problema consiste en poner a disposición de los animales varias pipetas pequeñas, en lugar de dos grandes, igualmente accesibles que contengan el agua y el EC alternativamente. Dichos animales tendrán que beber de varias pipetas para conseguir saciar su sed. Este método puede revelar AAG más débiles que las técnicas de un solo estímulo pero falla a la hora de discriminar entre las distintas intensidades de aversiones fuertes, las de un solo estímulo, sin embargo, son más adecuadas para ello (2).

Ahora bien, *¿la reducción de la ingesta significa siempre que el EC ha sido evaluado como desagradable o no apetitoso? ¿Podría deberse esta disminución en la ingesta a otros estados centrales, como por ejemplo, miedo?* El test de reactividad gustativa (24) es una herramienta útil para intentar responder a estas cuestiones. Este test consiste en la grabación en video de la actividad lingual, masticatoria y facial durante el contacto oral con un estímulo gustativo. El contacto con dicho estímulo puede ser llevado a cabo tanto por ingesta normal, como por administración oral directa a través de cánulas. Se pueden diferenciar ocho respuestas de reactividad gustativa estereotipadas, que tienden a agruparse en dos patrones de respuesta:

–Respuestas de ingesta: movimientos rítmicos de la boca, extensiones de la lengua, lengüetadas en las patas anteriores.

–Respuestas de aversión: bostezos y expulsión del fluido, fricciones de la barbilla contra el suelo o contra las paredes, temblores de la cabeza, expulsión del fluido utilizando las patas anteriores, movimientos rápidos horizontales de los miembros anteriores con objeto de eliminar el fluido de la piel, goteo pasivo del fluido desde la boca.

A diferencia de las pruebas de ingesta, el test de reactividad gustativa mide la aversión mediante la cuantificación de las ocurrencias de las respuestas aversivas. Estas respuestas son llamadas aversivas porque cumplen los criterios establecidos por el

etólogo W. Craig para el comportamiento aversivo; es decir, la producción de cada respuesta facilita la expulsión del estímulo gustativo de la cavidad oral (23).

Después de la asociación entre el EC y el EI, hay un cambio dramático en el patrón de respuestas de reactividad gustativa elicitadas por el estímulo emparejado, diferente del resultante de la asociación de un EC gustativo con un *shock*. Así, la técnica de reactividad gustativa puede ser usada para distinguir entre los efectos de variables fisiológicas distintas, como el *valor hedónico* del EC<sup>2</sup> y el miedo, que no pueden ser distinguidas con otras medidas como la ingesta (23). No obstante, este tipo de prueba es usada normalmente para estimar la intensidad de AAGs bien establecidos.

Muy relacionado con la prueba de reactividad gustativa está el *análisis de las respuestas de animal en contacto con la boquilla del bebedero*, que puede contener estímulos, agradables, neutros o desagradables. Este tipo de conducta suele ser registrada con los llamados *drinkómetros*, que controlan el contacto de la lengua con la boquilla mediante detección fotoeléctrica (23). Cuando el agua del bebedero es reemplazada por un líquido aversivo, la rata que ha desarrollado un fuerte AAG necesita solo una lametada para reconocer el estímulo aversivo y dejar de beber. Esto significa que la activación de los receptores sensoriales gustativos, la conducción a través de las vías nerviosas gustativas, el análisis de la señal aferente, su comparación con la información almacenada en la memoria, y la decisión de continuar bebiendo o parar de beber debe ser completada en unos 170 milisegundos (2).

#### El estímulo condicionado (EC)

El término «sabor» con frecuencia se refiere a la compleja sensación conocida como *percepción del sabor*, que incluye la información sensorial procedente de los sistemas olfativos, gustativos y del trigémino. Más

estrictamente definido, el sabor se refiere a las sensaciones procedentes de la estimulación de los receptores gustativos. Además de producir sensaciones gustativas, la estimulación química de los receptores gustativos proporciona un *input* crítico para varias respuestas somáticas y viscerales relacionadas con la ingestión o el rechazo de alimentos, es decir, ayuda a regular la interacción entre el comportamiento de ingesta y el estado interno del organismo.

Los receptores gustativos responden a una gran variedad de compuestos químicos dando lugar a un número limitado de sensaciones: salinidad, dulzura, acidez, amargor. Así, tradicionalmente se han aceptado cuatro cualidades principales o *sabores básicos*: dulce, amargo, agrio y salado, aunque existe un considerable debate sobre si se debería incluir algún otro sabor básico, como por ejemplo el umami, un sabor que las ratas confunden con el dulce. Al parecer, animales y humanos responden a estas categorías de estímulos gustativos de manera similar, conductual y neurofisiológicamente (23).

El uso que Hyman y Frank (25) hicieron de compuestos gustativos como estímulos condicionados en el paradigma AAG demuestra que los sabores que forman un compuesto son discernibles para el animal según su respuesta condicionada a los componentes individuales así como a la mezcla en sí. Por ejemplo, cuando un compuesto formado por un ácido y azúcar fue usado como EC<sup>+</sup> (EC asociado con un EI aversivo) en un paradigma de AAG la consumición del compuesto así como del ácido y del azúcar fue reducida. Este dato puede indicar que el gusto puede funcionar como un sentido analítico en animales, como lo es en humanos.

Cabe mencionar que las cualidades percibidas de muchos estímulos gustativos cambian en función de la *intensidad* de la sensación gustativa que provocan y dicha intensidad estaría determinada fundamen-

<sup>2</sup> El EC puede ser evaluado como agradable o desagradable, este sería su valor hedónico.

talmente por la concentración del EC gustativo (23, 26).

Cada una de las categorías gustativas tiene asociado un valor hedónico, es decir, pueden resultar agradables o desagradables. El *valor hedónico* es una respuesta basada en factores genéticos, fisiológicos y experimentales, así como en las características del estímulo (cualidad e intensidad). En función de este valor hedónico las respuestas conductuales ante los estímulos gustativos serán bien de aceptación (apetitivas) o bien de rechazo (aversivas). Los sujetos se aproximarán a los sabores agradables, como las soluciones salinas y las dulces, mientras que evitarán los sabores desagradables, como las soluciones de quinina (que resultan amargas) o extracto de limón (27). Cabe mencionar que aquellos EC a los que previamente han sido expuestos los animales parecen inhibir la adquisición de AAG a ese estímulo. En los experimentos de AAG se suelen emplear estímulos gustativos novedosos, ante los cuales los animales muestran una gran cautela. Los animales examinan la situación extensamente, estiran el cuello y la cabeza, olfatean; beben pequeñas proporciones del estímulo novedoso después de cierto tiempo sin haberlo ingerido. Este fenómeno se conoce con el nombre de *neofobia* (2, 28, 29). Según Bures et al. (2), el sabor (y otros atributos sensoriales) son almacenados en la MCPg hasta que las consecuencias viscerales de la ingestión permitan evaluar la experiencia como beneficiosa o perjudicial. En próximos encuentros con el mismo estímulo el comportamiento neofóbico irá desapareciendo, este hecho se denomina *atenuación de la neofobia*.

Las aversiones condicionadas a estímulos novedosos son adquiridas con mayor facilidad, y resultarían bastante resistentes a la extinción en el caso de que el estímulo novedoso fuera evaluado como desagradable, bien por la categoría gustativa a la que pertenece, o bien por su concentración.

#### *El estímulo incondicionado (EI)*

Varios autores (6, 23), consideran que existen ciertas dificultades a la hora de definir el estímulo incondicionado en el paradigma AAG. Términos como toxina, náusea, y emesis han sido desafiados en distintos contextos semánticos. Por ejemplo, no es adecuado identificar el EI con el término «toxina», porque no todas las toxinas inducen AAG (30, 31), ni todos los agentes que lo inducen son de naturaleza tóxica; tampoco es adecuado el término «náusea» pues las ratas son incapaces de vomitar (32), aunque se pueden observar todos los signos conductuales de emesis<sup>3</sup> en una rata envenenada. De hecho, la ingesta no es expulsada debido a las limitaciones anatómicas y fisiológicas del sistema gástrico superior de la rata. De cualquier modo, se ha demostrado en numerosos experimentos que la náusea y el vómito no son esenciales para que se produzca AAG (23).

A pesar de la dificultad que supone describir el EI en el paradigma AAG con un solo término, se puede concluir que el malestar gastrointestinal establece la ocasión para que el AAG tenga lugar.

El cloruro de litio (CLi) es el agente más ampliamente utilizado en los estudios de AAG (26, 33, 34). Ashe y Nahman (35) examinaron un extenso rango de dosis isotónicas de CLi administradas intraperitoneal (i.p.), intragástrica (i.g.) e intravenosamente (i.v.). Se encontró una relación directa entre la dosis empleada y la supresión de la ingesta, independientemente del modo de aplicación. Otros agentes químicos capaces de inducir AAG son el cloruro sódico hipertónico (ClNa) (20, 21, 36), metilnitrato escopolamina (MINE) (37), sulfato de cobre (38), morfina (39), etc.

Existen otro tipo de agentes inductores de AAG de naturaleza no química que han sido utilizados también en numerosas investigaciones. Dichos agentes son, radiación (4, 5) y rotación corporal (22, 40).

<sup>3</sup> Espalda y abdomen arqueados, cabeza agachada, movimientos de la boca, y extensiones de la boca.



La magnitud de las aversiones gustativas condicionadas varía en función del agente aversivo empleado. Ciertos agentes tienen efectos gastrointestinales más duraderos y potentes llegando a inducir aversiones de gran magnitud en un único ensayo; es el caso del CILi en las dosis habitualmente empleadas en el laboratorio. Otros, sin embargo, ejercen efectos aversivos de menor magnitud y, por tanto, AAG más débiles, incluso cuando se aplican a dosis elevadas y ensayos repetidos, como es el caso de la rotación corporal.

##### 5. Ensombrecimiento y Potenciación del olor por el sabor: dos fenómenos opuestos observados bajo el paradigma de AAG.

Los procesos asociativos que tienen lugar en el AAG son similares al condicionamiento clásico en algunos aspectos, sin embargo, el AAG tiene ciertas peculiaridades (especificidad clave-consecuencia, adquisición en un único ensayo y larga demora) que lo diferencian de los modelos clásicos del aprendizaje, como ya se ha comentado en apartados anteriores. Existen además otras diferencias entre ambos paradigmas de aprendizaje que merecen ser destacadas. En este sentido, cabe señalar que en el condicionamiento clásico, cuando estímulos potentes y débiles son combinados formando un EC compuesto, el componente con mayor potencia ensombrece o bloquea el condicionamiento del componente más débil. El ensombrecimiento se predice en la mayor parte de los modelos clásicos de condicionamiento en los que se utilizan compuestos, ya que desde estos modelos se propone que dos estímulos compuestos compiten uno con otro para ganar fuerza asociativa (41).

Una importante excepción ha surgido de los estudios realizados bajo el paradigma de AAG. Las aversiones condicionadas a olores son generalmente mucho más débiles que las aversiones condicionadas a sabores (42-47). De hecho, para que se produzca una aversión condicionada al olor no debe

existir dilación EC-EI y se deben incluir más de un ensayo de condicionamiento (42). Algunos investigadores (43, 44, 48-52), han mostrado que el condicionamiento de olores puede ser facilitado, en lugar de ensombrecido, cuando estos estímulos son presentados formando un «compuesto» con un sabor durante el condicionamiento. Es decir, cuando los sujetos experimentales (ratas) reciben un olor en «compuesto» con un sabor, previamente a la administración de un producto aversivo (CILi, por ejemplo), el condicionamiento de aversión al olor es facilitado por la presencia del sabor, de manera que cuando probamos el olor de forma independiente éste es fuertemente evitado y rechazado. El sabor no compete con el condicionamiento del olor sino que lo facilita. Por tanto, se podría afirmar que el condicionamiento del olor es «potenciado» por la presencia del sabor. Por otra parte, aunque muchos autores han hallado potenciación (43, 44, 48-52), otros (41, 53), sin embargo, no han logrado obtener tal fenómeno en sus estudios. Bouton y Whiting (41), intentaron incluir en su estudio todo un rango de condiciones que se suponían favorecedoras del fenómeno de potenciación, puesto que habían sido utilizadas en otros estudios publicados en los que se obtuvo tal fenómeno. Concretamente, llevaron a cabo seis experimentos en los que ratas recibían un olor (extracto de almendra) y un sabor 1 (cloruro sódico) de forma independiente, o en compuesto con otro sabor 2 (sacarina) previamente a la administración de CILi. Finalmente, se evaluaban las aversiones al extracto de almendra y al cloruro sódico, de forma independiente. En ninguno de los experimentos se encontró potenciación del olor por el sabor, sino que con frecuencia el sabor 2 atenuaba el condicionamiento de las aversiones al olor y al sabor 1.

Los datos obtenidos tanto a favor como en contra de la potenciación suponen un claro desconocimiento de los factores que son necesarios y suficientes para que dicho fenómeno ocurra en el contexto del apren-

dizaje aversivo a estímulos compuestos olor-sabor.

#### 6. Conclusión

Como se desprende de los resultados experimentales expuestos a lo largo de este trabajo el AAG determina las posibilidades de supervivencia de determinadas especies, por ejemplo, los roedores, por lo que se constituye en uno de los medios con los que el animal se enfrenta y se relaciona con su entorno vital.

Por otra parte, esa relevancia se manifiesta también en una serie de características distintivas que posee frente a los modelos de aprendizaje clásico e instrumental:

—la capacidad de provocar una intensa aversión en un único ensayo.

—la posibilidad de demorar la continuidad en la presentación de estímulos.

—el componente de especificidad relacionada con la predisposición de unos estímulos, frente a otros, para ser condicionados con este procedimiento de aprendizaje.

Señalar además que en relación con los sujetos humanos la importancia del AAG se pone de manifiesto en situaciones muy diversas. Por ejemplo, y como ya se comentó

anteriormente, en pacientes tratados con quimioterapia. Pero también lo observamos en otras situaciones en las que el alimento en sí mismo no es dañino ni perjudicial, y sí lo es, en cambio, el contexto que rodea la toma del alimento. Un ejemplo de esto puede ser el estrés, ya sea personal, profesional, etc. Situaciones en las que la persona sabe racionalmente que la comida no ha sido la causante de su malestar y, pese a todo, la evita, de forma irracional, en situaciones futuras.

Finalmente indicar que en relación con la metodología utilizada en la investigación de este paradigma, los procedimientos utilizados son los de una sola botella, la técnica de dos o más botellas —que intenta superar algunas de las limitaciones del método anterior— y el test de reactividad gustativa que contempla aspectos más etológicos del AAG. ◀

---

M.<sup>a</sup> Lourdes de la Torre Vacas, *Becaria FPD e I. del PAI, Área de Psicobiología, Universidad de Jaén. Ángeles Agüero Zapata, Profesora Titular de la Universidad de Jaén, Área de Psicobiología. M.<sup>a</sup> Dolores Escarabajal Arrieta, Profesora Titular de la Universidad de Jaén, Área de Psicobiología.*

---

---

#### Referencias bibliográficas

1. DOMJAN, M.: *The principles of learning and behavior*.: Brooks/Cole Publishing Company, 1998.
2. BURES, J.; BERMÚDEZ-RATTONI, F.; YAMAMOTO, T.: editores: *Conditioned taste aversion. Memory of a special kind*. Oxford: Oxford University Press; 1998.
3. COLLIER, G. H.: «Introduction: conditioned taste aversion- function and mechanism». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443: págs. 152-157.
4. GARCÍA, J.; KIMMELDORF, D. J.; KOELLING, U. A.: «Conditioned taste aversion to saccharin resulting from exposure to gamma radiation». *Science* 1955, 4: págs. 123-124.
5. GARCÍA, J.; KOELLING, R. A.: «Relation of cue consequence in avoidance behavior». *Psychon Sci* 1966, 4: págs. 123-124.
6. GARCÍA, J.; LASITER, P. S.; BERMÚDEZ-RATTONI, F.; et al.: «A general theory of aversion Learning». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci., 1985, 443: págs. 8-21.
7. BROWER, L. P.; FINK L. S.: «A natural toxic defense system: Cardenolides in butterflies versus birds». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical*

- applications of conditioned food aversions. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1985, 443: págs. 171-188.
8. SAHLEY, C.; MARTÍN, K. A.; GELPERIN, A.: «An analysis of associative learning in a terrestrial mollusc: I. Higher-order conditioning, blocking, and a transient US-pre-exposure effect». *J Comp Physiol-A*, 1990, 167(3): págs. 339-45.
  9. SAHLEY, C.; RUDY, J. W.; GELPERIN, A.: «Analysis of associative learning in a terrestrial mollusc *Limax maximus*. II. Appetitive learning». *J Comp Physiol-A*, 1981, 144: págs. 1-8.
  10. GARB, J. L.; STUNKARD, A. J.: «Taste aversions in man». *Am J Psych* 1974, 131: págs. 1204-1207.
  11. LOCUE, A. W.: «Conditioned food aversion learning in humans». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci., 1985, 443: págs. 316-29.
  12. BERNSTEIN, I.L.: «Learned taste aversions in children receiving chemotherapy». *Science* 1978; 200: págs. 1302-1303.
  13. DOMJAN, M.; BURKHARD, B.: *Principios de aprendizaje y conducta*. Madrid: Debate, 1993.
  14. GARCIA, J.; HANKING, W.G.; RUSINIAK, K. W.: «Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat». *Science* 1974, 185: págs. 824-831.
  15. BERNSTEIN, I.L.: «Learned food aversions in the progression of cancer and its treatment. En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci., 1985, 443: págs. 365-380.
  16. BERNSTEIN, I. L.; SIGMUND, R. A.: «Tumor anorexia: A learned food aversion?» *Science* 1980, 209: págs. 416-418.
  17. DOMJAN, M.: «Cue-consequence specificity and long-delay learning revisited». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci., 1985, 443: págs. 54-65.
  18. SELIGMAN, M. E. P.: «On the generality of the laws of learning». *Psychol Rev* 1980, 77: págs. 406-418.
  19. SMITH, J. C.: «Introduction: application of conditioned food aversion methodology». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443: págs. 308-315.
  20. ARNEDEO, M.; GALLO, M.; AGÜERO, A. et al.: «Effects of medullary afferent vagal axotomy and area postrema lesions on short-term and long-term NaCl-induced taste aversion learning». *Physiol Behav*, 1990, 47: págs. 1067-1074.
  21. ARNEDEO, M.; GALLO, M.; AGÜERO, A. et al.: «Medullary afferent vagal axotomy disrupts NaCl-induced-short-term taste aversion learning». *Behav Neural Biol* 1993, 59: págs. 69-75.
  22. GALLO, M.; ARNEDEO, M.; AGÜERO, A. et al.: «Participation of the area postrema in learned aversions induced by body rotation». *Behav. Brain Res.*, 1991, 42: págs.13- 23.
  23. GRILL, H. J.: «Introduction: Physiological mechanisms in conditioned taste aversions». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443: págs. 67-87.
  24. GRILL, H. J.; NORGREN, R.: «The taste reactivity test. I. Mimetic responses to gustatory stimuli in neurologically normal rats». *Brain Res*, 1978, 143: págs. 281-297.
  25. HYMAN, A.M.; FRANK, M.E.: «Effects of binary taste stimuli on the neural activity of the hamster chorda tympani». *J Gen Physiol*, 1980, 76(2): págs. 125-42.
  26. ACÜERO, A.; GALLO, M.; ARNEDEO, M. et al.: «Effects of lesions of the medial parabrachial nucleus (PBNm): taste discrimination and lithium chloride-induced aversion learning after delayed and contiguous interstimulus intervals». *Psychobiol* 1996, 24: págs. 265-280.
  27. SPECTOR, A. C.; BRESLIN, P.; GRILL, H. J.: «Taste Reactivity as a dependent measure of the rapid formation of Conditioned Taste Aversion: A tool for the neural analysis of taste-visceral associations». *Behav Neurosci* 1988, 102: págs. 942-952.
  28. MITCHELL, D.: «Phobic responses to novelty». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443.
  29. REILLY, S.: «The parabrachial nucleus and conditioned taste aversion». *Brain Res Bull* 1999, 48(3): págs. 239-254.
  30. RILEY, A. L.: «Conditioned taste aversions: A behavioral index of drug toxicity». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., editores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443.
  31. NACHMAN, M.; HARTLEY, P. L.: «Role of illness in producing learned taste aversions in rats: comparison of several rodenticides». *J Com Physiol Psychol*, 1975, 89: págs. 1010-1018.
  32. GAMZÚ, E.: «A pharmacological perspective of drug used in establishing conditioned food aversions». En BRAVEMAN, M.S.; BRONSTEIN, P., edi-

- tores: *Experimental assessments and clinical applications of conditioned food aversions*. Ann. New York Acad. Sci. 1985, 443.
33. AGÜERO, A.; ARNEDO, M.; GALLO, M. et al.: «Lesions of the lateral parabrachial nuclei disrupt aversion learning induced by electrical stimulation of the area postrema». *Brain Res Bull*, 1993a, 30: págs. 585-592.
  34. AGÜERO, A.; ARNEDO, M.; GALLO, M. et al.: «The functional relevance of the lateral parabrachial nucleus in lithium chloride-induced aversion learning». *Pharmacol Biochem Behav* 1993b, 45: págs. 973-978.
  35. ASHE, J. H.; NACHMAN, M.: «Neural mechanisms in taste aversion learning». *Progress in Psychobiol Physiol Psychol*, 1980, 9: págs. 233-262.
  36. AGÜERO, A.; GALLO, M.; ARNEDO, M. et al.: «The functional relevance of the medial parabrachial nucleus in intragastric sodium chloride-induced short-term (concurrent) aversion learning». *Neurobiol Learn Mem* 1997, 67: págs. 161-166.
  37. GALLO, M.; ARNEDO, M.; AGÜERO, A. et al.: «The functional relevance of the area postrema in drug-induced aversion learning». *Pharmacol Biochem Behav*, 1990, 35: págs. 543-551.
  38. COIL, J. D.; NORNGREN, R.: «Taste aversions conditioned with intravenous copper sulfate : attenuation by ablation of the area postrema». *Brain Res*, 1981, 212: págs. 425-433.
  39. GRIGSON, P. S.; LYUBOSLAVSKY, P.; TANASE, D.: «Bilateral lesions of the gustatory thalamus disrupt morphine- but not LiCl-induced intake suppression in rats: evidence against the conditioned taste aversion hypothesis». *Brain Res*, 2000, 858(2): págs. 327-37.
  40. BALLESTEROS, M. A.: *Papel asociativo del área parabraquial en el aprendizaje aversivo-gustativo* (Tesis Doctoral). España: Universidad de Granada, 2000.
  41. BOUTON, M. E.; WHITING, M. R.: «Simultaneous odor-taste y taste-taste compounds in poison-avoidance learning». *Learn Motiv* 1982, 13: págs. 472-494.
  42. GARCÍA, J.; BRETT, L. P.: «Conditioned responses to food odor and taste in rats and wild predators». En KARE, M. R.; MALLER, O., editores: *The Chemical Senses and Nutrition*, New York: Academic Press; 1977: págs. 277-290.
  43. PALMERINO, C. C.; RUSINIAK, K. W.; GARCÍA, J.: «Flavor-illness aversions: the peculiar roles of odor and taste in memory for poison». *Science* 1980, 208: págs. 753-755.
  44. RUSINIAK, K. W.; HANKINS, W. G.; GARCÍA, J. et al.: «Flavour-illness aversions: potentiation of odor by taste in rats». *Behav Neural Biol* 1979, 25: págs. 1-17;
  45. NACHMAN, M.; RAUSCHENBERGER, J.; ASHE, J. H.: «Stimulus characteristics in food aversion learning». En MILGRAM, N.W.; KRAMER, L.; ALLOWAY, T.M., editors: *Food aversion learning*, New York: Plenum Press; 1977: págs. 105-131.
  46. HANKINS, W. G.; GARCÍA, J.; RUSINIAK, K. W.: «Dissociation of odor and taste in baitshyness». *Behav Biol* 1973, 17: págs. 61-72.
  47. GARCÍA, J.; ERVIN, E.R.; KOELLING, R. A.: «Learning with prolonged delay of reinforcement». *Psychon Sci* 1966, 5: págs. 121-122.
  48. RUSINIAK, K. W.; PALMERINO, C. C.; RICE, A. G. et al.: «Flavor-illness aversion: Potentiation of odor by taste within toxin but not shock in rats». *J of Comp Physiol Psychol* 1982, 96: págs. 527-539.
  49. RUSINIAK, K. W.; PALMERINO, C. C.; GARCÍA, J.: «Potentiation of odor by taste in rats: Tests of some nonassociative factors». *J Comp Physiol Psychol* 1982, 96: págs. 775-780.
  50. DURLACH, P. J.; RESCORLA, R. A.: «Potentiation rather than overshadowing in flavour-aversion learning: An analysis in terms of within-compound associations». *J Exp Psychol Anim Behav Process* 1980, 6: págs. 175-187.
  51. BRYANT, P. A.; BOAKES, R. A.; MCGREGOR, I. S.: «Taste-potentiated odor aversion learning based on amphetamine». *Physiol Behav* 1993, 34: págs. 393-398.
  52. MILLER, J. S.; MCCOY, D. E.; KELLY, K. S. et al.: «A Within-event analysis of taste-potentiated odor and contextual aversions». *Anim Learn Behav* 1986, 14: págs.15-21.
  53. SCHNEIDER, K.; PINNOW, M.: «Olfactory and gustatory stimuli in food-aversion learning of rats». *J Gen Psychol* 1994, 121 (2): págs. 169-183.