

# Respuestas de elección durante el contraste negativo sucesivo consumatorio en ratas

Choice responses during consummatory successive negative contrast in rats

FLORENCIA LÓPEZ SEAL\*, SANTIAGO PELLEGRINI Y ALBA E. MUSTACA\*\*

## Abstract

In rats, a change from a preferred solution (e.g. 32% sucrose) to a less preferred (e.g. 4%) produces an abrupt decrement in consumption below the levels of an unshifted group that always had access to the less preferred solution. This phenomenon -known as consummatory successive negative contrast effect- occurs with simultaneous changes in ambient or gustative cues and with multiple response options, with the reinforcer located in several different places. In the present experiment a group of rats was trained during the pre-shift phase with an almond flavored preferred solution (i.e. 32%A) and another group with a less preferred flavored solution (i.e. 4%A). Post-shift phase took place in a newly different context where all animals could choose between 4% and 4%A. Results showed a negative contrast effect in the downshifted animals and a preference for the familiar flavored solution in both groups.

*Keyword:* context, negative contrast, choice, flavor, rats.

## Resumen

En ratas, el cambio de una solución preferida (agua azucarada al 32%) por otra menos preferida (agua azucarada al 4%) produce una caída del consumo por debajo de un grupo control no devaluado, el cual siempre recibe acceso a la solución de valor bajo. Este fenómeno denominado *contraste negativo sucesivo consumatorio* ocurre incluso cuando la devaluación coincide con cambios en las claves ambientales o gustativas y cuando hay múltiples opciones de respuesta (con el reforzador de valor bajo disponible en varios lugares). En este artículo se presenta un experimento donde un grupo de ratas se entrenó en la fase pre-cambio con una solución preferida con sabor a almendra (32%A) y otro con una menos preferida (4%A). La fase post-cambio se realizó en un contexto distinto y novedoso, donde todos los animales pudieron elegir entre consumir 4% o 4%A. Se observó un efecto de contraste negativo en los animales que experimentaron la devaluación y una preferencia por la solución con el sabor a almendra utilizado durante la fase pre-cambio en los sujetos de ambos grupos.

*Palabras clave:* contexto, contraste negativo, elección, sabor, ratas.

\* Enviar correspondencia a: Florencia López Seal, Laboratorio de Psicología Experimental y Aplicada- IDIM, Combatientes de Malvinas 3150, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, 1428, Argentina. Correo electrónico: flopezseal@gmail.com.

\*\* Laboratorio de Psicología Experimental y Aplicada (PSEA), Instituto de Investigaciones Médicas – CONICET-Facultad de Psicología- Universidad de Buenos Aires, Argentina.

## Introducción

Los refuerzos tienen un valor absoluto y un valor relativo que depende de la historia de reforzamiento de cada sujeto. Existen varios modelos animales para estudiar los fenómenos de relatividad de los valores de refuerzo, uno de los cuales es el *contraste sucesivo negativo consumatorio* (CNSc, Flaherty, 1996). El CNSc consiste en la presentación sucesiva de dos reforzadores: uno de alto valor seguido de otro de bajo valor. En un procedimiento típico con ratas se dan cinco minutos diarios de acceso a una solución de agua azucarada al 32% (fase pre-cambio), durante varios días, y en los siguientes se cambia la solución por otra al 4% (fase post-cambio). En la fase post-cambio se observa una disminución abrupta del consumo o tiempo de permanencia en el bebedero (i.e., efecto de CNSc). Este decrecimiento no se explica simplemente por una adecuación gradual al nuevo valor de refuerzo, ya que los niveles de respuesta caen por debajo de lo observado en animales controles que siempre experimentan la solución al 4%.

La diferencia entre los grupos es transitoria, a los 2-4 ensayos (días) los animales del grupo experimental equiparan su consumo al de los del grupo control. Diversos experimentos sugieren que la devaluación de reforzadores apetitivos es una situación aversiva, por ello se lo considera un modelo animal de ansiedad y de frustración (Amsel, 1992; Gray, 1987).

El CNSc ocurre aún cuando se modifica el contexto entre las fases pre-cambio y post-cambio (Flaherty y Avdzej, 1976; Mustaca y Martínez, datos no publicados), y ello no afecta la intensidad del efecto de CNSc, aunque sí la conducta consumatoria (Flaherty, Hrabinski y Grigson, 1990). Cambios en los estímulos contextuales -como la presentación de un tono durante la fase post-cambio- producen un contraste menos duradero (Lombardi y Flaherty, 1978). Además, Daniel, Wood, Pellegrini, Norris y Papini (2008) mostraron que los sujetos procesan claves contextuales cuando se les permite diariamente 90 segundos de exploración antes de presentar las soluciones.

En este estudio se observó un CNSc muy débil pero estadísticamente significativo cuando después

de una fase en la que los sujetos recibieron alternadamente una solución 16% en un contexto y una 2% en otro, en el contexto de la solución 16% se presentó el 2%. Por otro lado, cuando se agrega un sabor novedoso a la solución devaluada, que se puede considerar un contexto gustativo diferente, el contraste observado en las respuestas de consumo es mayor (Flaherty, et al, 1990), posiblemente debido a la suma entre el contraste y al comportamiento neofóbico de las ratas. La neofobia es la tendencia de los animales a consumir cantidades pequeñas de alimentos novedosos para el animal. De estos resultados se desprende que el CNSc está más influido por la comparación del valor del reforzador presente con el del reforzador previo que por los estímulos sensoriales y ambientales presentes en el momento de su disminución.

Dada la importancia de la comparación entre los valores de los reforzadores, es interesante estudiar qué sucede cuando los animales se encuentran con más de una opción de valor bajo, por ejemplo, al agregar más bebederos en la fase post-cambio y evaluar los comportamientos de consumo y exploración de cada uno de ellos. En abejorros se encontró que si durante la fase de post-cambio se presenta el reforzador de valor bajo en una flor con un color novedoso (distinto al de la fase de pre-cambio) y en otra el color familiar (igual al de la fase de pre-cambio), tanto los sujetos del grupo experimental como los del grupo control prefieren la flor con el color familiar. Sin embargo, los animales que experimentan la devaluación exploran más la flor novedosa en comparación con los animales del grupo control, medida en términos de la cantidad de veces que visitaron cada flor (Wiegmann, Wiegmann y Waldron, 2004).

La exploración duró una o dos sesiones y no se observó cuando la opción novedosa requirió más esfuerzo que la familiar para obtener la solución (Waldron, Wiegmann y Wiegmann, 2005). En ambos casos ocurrió el efecto contraste negativo. De modo similar, los estorninos disminuyen el consumo total cuando se les presenta el reforzador de menor valor en varios comederos, uno familiar y dos novedosos, y exploran más, teniendo en cuenta la cantidad de veces que cambian de una fuente de alimento a otra (Freidin, Cuello y Kacelnik,

2009). Sin embargo, al comparar la proporción de alimento consumida en cada comedero, se observa que tanto el grupo control como el experimental consumen más del comedero familiar y no se diferencian entre sí.

En ratas también ocurre el CNSc cuando se presentan múltiples opciones de acceso al reforzador devaluado, pero los datos de la exploración de los bebederos son contradictorios. Algunos estudios encontraron que los grupos no se diferencian en la exploración de los bebederos nuevos (Flaherty, Troncoso y Deschu, 1979) o muestran una tendencia en los animales que experimentaron la devaluación a ir menos a los bebederos novedosos (Flaherty, Blitzer y Collier, 1978). En cambio, Flaherty, Powell y Hamilton (1979) y Pecoraro, Timberlake y Tinsley (1999) hallaron que los animales del grupo experimental exploran más los bebederos novedosos que los del grupo control. La conducta exploratoria se midió como la proporción de lamidas realizadas en el bebedero familiar sobre el total realizadas (Flaherty y cols., 1978; Flaherty, Powell y Hamilton, 1979; Flaherty, Troncoso y Deschu, 1979), iniciación de consumo en una fuente diferente a la inmediata anterior (Flaherty y cols., 1978), iniciación de consumo en cualquier bebedero (sin importar de cual había consumido antes, Flaherty, Troncoso y Deschu, 1979) e iniciación de consumo en cualquier bebedero (si se trataba del que acababa de consumir debía alejarse una determinada distancia antes de que se compute una nueva iniciación, Pecoraro y cols., 1999). Es posible que los datos contradictorios en la respuesta exploratoria de las ratas se deban a diferencias en los procedimientos usados para medir dicha respuesta.

En resumen, en ese conjunto de experimentos todos los animales tuvieron una preferencia por el bebedero familiar, los grupos devaluados mostraron contraste negativo y la exploración de los bebederos novedosos fue diferente según los experimentos, especies y la medida que se evaluó. La clave que determinaba la familiaridad de la fuente de reforzador fue un estímulo puntual (abejorros: flores de distintos colores, Wiegmann y cols., 2004; y ratas: un cuadrado blanco, Flaherty y cols., 1978; Flaherty, Powell y Hamilton, 1979; Flaherty, Tron-

coso y Deschu, 1979) o la posición en el espacio (estorninos, Freidin y cols., 2009; y ratas, Pecoraro y cols., 1999). Estos resultados indican que el efecto de contraste negativo se limita a consumir menos de la solución devaluada y en algunos casos a aumentar la respuesta exploratoria, pero no a evitar consumir de la fuente de alimentación familiar asociada a un reforzador preferido, como se puede hipotetizar en función de la aversividad generada por la devaluación. La explicación más parsimoniosa de la elección de las señales familiares es que los animales adquieren un condicionamiento apetitivo a esas claves durante en la fase pre-cambio. Es decir, se asocian los estímulos puntuales o espaciales (estímulos condicionados, ECs) con el alimento (estímulo incondicionado, EI).

El objetivo central de este trabajo fue averiguar si los resultados hallados en los trabajos previos se extienden cuando se usan otra clase de estímulos condicionados. Para ello se evaluó en el CNSc el papel de una clave gustativa asociada con la solución azucarada utilizada durante la fase pre-cambio y se estudiaron las respuestas de elección y exploración de soluciones con diferentes sabores.

En la fase pre-cambio los animales se expusieron a 32% o 4% de solución azucarada con sabor a almendra (32A, grupo experimental y 4A, grupo control). En la fase post-cambio se utilizó una prueba de elección en la cual todos los animales se expusieron a dos soluciones al 4%, una con sabor a almendra y otra sin sabor (4% vs. 4%A), y se midió el consumo en cada bebedero. En estudios preliminares realizados en nuestro laboratorio se mostró que los animales discriminan el sabor a almendra y lo consumen.

Para minimizar la posibilidad de que las respuestas de los sujetos se debieran al condicionamiento de otras claves contextuales (no gustativas), la fase post-cambio se realizó en un contexto diferente y luego de un intervalo de 48hs desde la finalización de la fase pre-cambio. Se eligió un intervalo más largo que el de entrenamiento (24 hs.) porque esto disminuye la intensidad del contraste (Gordon, Flaherty y Riley, 1973), y una supresión muy drástica de la respuesta impediría detectar diferencias en el consumo de las soluciones en el grupo 32A.

Teniendo en cuenta los trabajos presentados anteriormente, se espera que los animales del grupo experimental presenten un efecto de CNSc a pesar del cambio de contexto entre las fases. Respecto de las preferencias de las soluciones, si predomina un condicionamiento apetitivo adquirido en la fase de pre-cambio, los animales de ambos grupos preferirán la solución familiar. Sin embargo, puede ocurrir que los animales experimentales adquieran una aversión al sabor familiar y consuman menos de la solución novedosa.

### **Método**

#### **Sujetos**

Se utilizaron como sujetos 20 ratas Wistar machos adultas, provenientes de la colonia del Instituto de Investigaciones Médicas. Los animales pesaban en promedio 450 g (con un rango de 370 a 550 g). Una semana antes del comienzo del experimento, los animales fueron individualizados en jaulas colgantes y se les redujo la cantidad de alimento disponible para que alcanzaran el 85% de su peso ad-libitum. Tuvieron acceso a agua sin restricción durante todo el experimento. La colonia se mantuvo en un ciclo de 12 hs. de luz y 12 hs. de oscuridad (luz a las 7 a.m.), con temperatura constante a 23°C.

#### **Aparatos**

Para la fase pre-cambio se utilizaron cuatro cajas de condicionamiento (MED Associates, VT), ubicadas dentro de cubículos diseñados para atenuar el sonido y proveer aislamiento visual. Cada caja medía 24,1 cm de largo, 29,2 cm de ancho, y 21 cm de alto. El piso estaba hecho de varillas de 0,4 cm de diámetro separadas por 1,1 cm. En la pared lateral había un agujero cuadrado de 5 cm de lado y 3,5 cm de profundidad, con un orificio por el cual se insertó un bebedero de vidrio desde el lado externo de la caja. Cuando un animal introducía la cabeza en el agujero interrumpía el haz que conectaba dos celdas fotoeléctricas; por este medio una computadora registró el tiempo en el área de bebedero (tiempo de bebedero, TB) en unidades de 0,01 s. Esta medida se correlaciona con el consumo de los

animales (Mustaca, Freidin y Papini, 2002) y será usada como variable dependiente.

Para la fase post-cambio se usaron cinco jaulas de 25 cm de largo, 28 cm de ancho y 22 cm de alto. Las paredes laterales y del fondo eran de acero, mientras que el piso, el techo y la pared frontal eran de varillas de acero. Las jaulas estaban apoyadas sobre bandejas cubiertas de viruta de madera. A través de las varillas del frente se insertaron bebederos de vidrio similares a los utilizados para el entrenamiento, unidos a botellas de vidrio graduadas. Estas jaulas ofrecían aislamiento visual pero no auditivo.

Las soluciones se prepararon diariamente, determinando por peso en volumen la cantidad de azúcar comercial necesaria para cada concentración. La esencia artificial de almendras (Fleibor, Argentina) se agregó en el agua con una relación de 2% v/v. La solución 4% se realizó adicionando agua a 20 g de azúcar, hasta completar 500 ml de solución. Para la solución 4%A se reemplazaron 10 ml de agua con 10 ml de esencia de almendra. De modo similar, para la solución 32%A se mezclaron 160 g de azúcar con 10 ml de esencia y la cantidad necesaria de agua para completar 500 ml de solución.

#### **Procedimiento**

Los animales se asignaron al azar a dos grupos ( $n = 10$  por grupo): grupo 32A y grupo 4A. El número indica la concentración de azúcar en la solución que recibieron durante la fase pre-cambio y la letra A señala la presencia de esencia de almendra en la misma.

Pre exposición. Para reducir el efecto de neofobia a una solución novedosa y facilitar el inicio del consumo en la fase de entrenamiento, el día previo al inicio del entrenamiento, todos los sujetos recibieron en sus jaulas hogar, durante 30 min, la solución que iban a consumir en la fase de entrenamiento.

#### **Fase pre-cambio**

Consistió en nueve sesiones de entrenamiento (una por día). Los grupos 32A y 4A recibieron las soluciones 32%A y 4%A, respectivamente. Cada sesión comenzaba al colocar al animal en la caja

de condicionamiento iluminada, con el bebedero accesible. A partir de la primera interrupción del haz de las celdas fotoeléctricas se computaban 5 min. Al finalizar este periodo, la luz se apagaba y los sujetos eran devueltos a sus jaulas hogar. Las cajas se repasaban con un trapo húmedo después del entrenamiento de cada animal para homogeneizar los olores y se limpiaban con agua caliente al finalizar el día para retirar los restos de azúcar. Los animales se entrenaron en tandas de cuatro y el orden de las mismas se contrabalanceó a lo largo de las sesiones. Luego de no menos de 20 minutos de finalizado el entrenamiento de todos los sujetos, se les alimentaba con la porción de alimento balanceado para ratas suficiente para mantener su peso constante. La variable dependiente fue el TB.

### Fase post-cambio

Luego de un intervalo de 48 horas desde el último día de entrenamiento, se realizó la prueba de preferencia. Los animales se colocaron en jaulas individuales equipadas con dos bebederos, uno que contenía la solución 4%A y otro que contenía al 4%. La prueba duró 15 minutos y la posición de las soluciones (derecha-izquierda) se contrabalanceó entre los sujetos. Se midió el consumo de las soluciones en cada bebedero por unidades de 0.5 ml.

### Análisis estadístico

Los resultados se evaluaron con análisis de varianza de un factor o mixto (intra e intersujeto), según fuese necesario, y se estableció un nivel de significación  $\alpha < 0.05$ . Los resultados significativos se presentan con el correspondiente tamaño del efecto en la forma de eta cuadrado ( $h^2$ ). El tamaño del efecto se puede considerar pequeño cuando es menor a 0.06; moderado cuando va entre 0.06 y 0.14; grande cuando es mayor a 0.14 (Cohen, 1973).

### Resultados

La Figura 1 (izquierda) muestra el TB de la fase pre-cambio en función de las sesiones. Se observa que los animales de ambos grupos incrementaron gradualmente el TB y que el grupo 32A tendió a consumir más que el grupo 4A. Un ANOVA mixto realizado sobre estos datos indicó un efecto significativo del factor Sesión,  $F(8,144) = 14.91$ ,  $p < .0001$ ,  $h^2 = 0.44$ , y un efecto marginalmente significativo del factor grupos,  $F(1,18) = 4.07$ ,  $p < 0.058$ . La interacción grupos x Ensayo no fue significativa,  $F < 1.06$ .

La Figura 1 (derecha) muestra el consumo de cada solución y el total ingerido en la prueba de preferencia en función de los grupos. Se observa

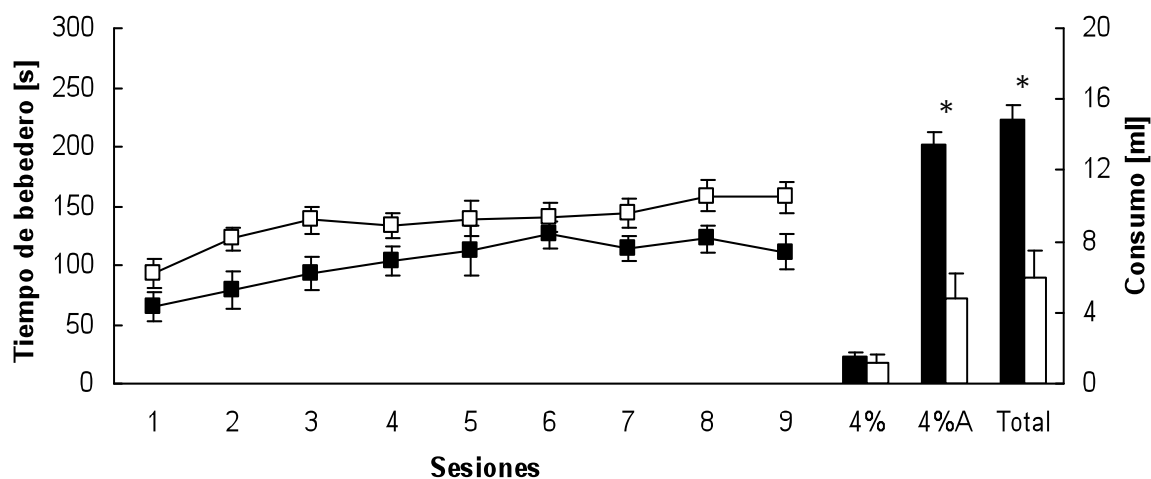


Figura 1. Tiempo de bebedero (en segundos) en la fase pre-cambio (izquierda) y consumo de las soluciones en la fase post-cambio (derecha) en función de los grupos. \*:  $p < 0.05$ .

que tanto los animales del grupo 4A como los del grupo 32A no se diferenciaron en el consumo de la solución 4%, de la cual casi no consumieron. En cambio, los animales del grupo 32A consumieron menos que los del grupo 4A de la solución 4%A y menos en total de ambas soluciones, mostrando un efecto de contraste negativo. Los análisis estadísticos confirman estas observaciones. Un ANOVA de un factor realizado sobre el total consumido indica un efecto de grupo  $F(1,18) = 29.05, p < .001, h^2 = 0.62$ .

Para evaluar diferencias en el consumo de cada solución, un ANOVA de medidas repetidas con Solución como medida intrasujetos (4%A vs. 4%) y grupo como medida intersujeto (32A vs. 4A) reveló efectos significativos de grupo,  $F(1,18) = 29.06, p < .001, h^2 = 0.62$ , de solución,  $F(1,18) = 73.04, p < .001, h^2 = 0.65$ , y de la interacción grupo x solución,  $F(1,18) = 21.34, p < .001, h^2 = 0.19$ . Para analizar la fuente de la interacción se realizó un análisis del consumo para cada solución por separado, lo que arrojó un efecto de grupo,  $F(1,18) = 29.15, p < .001, h^2 = 0.62$ , en la solución 4%A, pero no en el de la solución 4%,  $F < 2$ .

### Discusión

Este trabajo, a diferencia de los anteriores, estudia el CSNc cuando la fase post-cambio se realiza en un contexto espacial diferente y a los animales se les da a elegir entre la solución devaluada con un sabor igual o diferente al de la fase pre-cambio. Por ello, la clave que determina la familiaridad del estímulo es gustativa. Además se midió TB en la fase pre-cambio y consumo en la fase post-cambio.

En general, los resultados hallados en este diseño apoyan los datos obtenidos en las investigaciones previas relacionadas en la introducción. En primer lugar, el CNSc ocurre aún cuando se cambia el contexto de entrenamiento en el momento de la devaluación, ya que el grupo 32A consumió menos en total de ambas soluciones. Esto sugiere que el efecto de contraste es trans-situacional y depende de las comparaciones entre los reforzadores recibidos en el pasado y los que se obtienen en el presente.

Respecto de la elección de los sabores agregados a la solución devaluada, si bien los animales

del grupo experimental consumieron menos de la solución familiar que el grupo control, reflejando el efecto de contraste negativo, ambos grupos prefirieron la solución familiar. La devaluación de la solución no incrementó el consumo de la solución novedosa, lo cual es consistente con otros experimentos con ratas (Flaherty, Troncoso y Deschu, 1979). Tanto los animales del grupo 4A como 32A consumieron escasa cantidad de la solución al 4% y no se diferenciaron entre sí. Por lo que se puede inferir indirectamente que no hubo un aumento de la conducta exploratoria en los sujetos del grupo experimental. Estos resultados no concuerdan con lo hallado en estorninos, abejorros y algunos trabajos con ratas donde encontraron mayor exploración en los animales del grupo experimental. Una explicación posible es que el sabor nuevo produzca neofobia en ambos grupos. Sin embargo, esta conclusión hay que tomarla con precaución, porque pudo ocurrir que los animales se acercaran con más frecuencia al bebedero 4%, pero que no consumiera. En síntesis, estos datos apoyan la teoría de que la causa principal del CNSc es la comparación entre la memoria del reforzador esperado y el obtenido, con escasa participación del ambiente externo. La preferencia por consumir la solución con el sabor familiar sobre el novedoso, tanto en los sujetos del grupo experimental como en los del grupo control, puede explicarse -al igual que en los experimentos mencionados en la introducción- por un condicionamiento apetitivo adquirido en la fase pre-cambio, por el cual se asocia el sabor almendra (EC) con la solución azucarada (EI), en conjunto con un posible efecto de neofobia a la solución novedosa (sin sabor almendra).

### Agradecimientos

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y UBACYT-UBA. Se agradecen los comentarios de un revisor anónimo que colaboró en mejorar el manuscrito.

## Referencias

- Amsel, A. (1992). *Frustration Theory*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cohen, J. (1973). "Eta-squared and Partial Eta-squared in Communication Science", *Human Communication Research*, 28, 473-490.
- Daniel, A. M.; Wood, M.; Pellegrini, S.; Norris, J. N. y Papini, M. R. (2008). "Can Contextual Cues Control Consummatory Successive Negative Contrast?". *Learning and Motivation*, 39, 146-162.
- Flaherty, C. F. (1996). *Incentive Relativity*. New York: Cambridge University Press.
- Flaherty, C. F. y Avdzej, A. (1976). "Transituational Negative Contrast". *Animal Learning and Behaviour*, 4, 49-52.
- Flaherty, C. P.; Blitzer, R. y Collier, G. H. (1978). "Open-field Behaviors Elicited by Reward Reduction". *American Journal of Psychology*, 91, 429-443.
- Flaherty, C. F.; Hrabinsky, K. y Grigson, P. S. (1990). "Effect of Taste Context and Ambient Context Changes on Successive Negative Contrast". *Animal Learning and Behavior*, 18, 271-276.
- Flaherty, C. F.; Powell, G. y Hamilton, L. W. (1979). "Septal Lesion, Sex, and Incentive Shift Effects on Open Field Behaviour of Rats". *Physiology and Behavior*, 22, 903-909.
- Flaherty, C. F.; Troncoso, B. y Deschu, N. (1979). "Open Field Behaviours Correlated with Reward Availability and Reward Shift in Three Rat Strains". *American Journal of Psychology*, 92, 385-400.
- Freidin, E.; Cuello, M. I. y Kacelnik, A. (2009). "Successive Negative Contrast in a Bird: Starlings' Behaviour after Unpredictable Negative Changes in Food Quality". *Animal Behaviour*, 77, 857-865.
- Gray, J. A. (1987). *The Psychology of Fear and Stress*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gordon, W. C.; Flaherty, C. F. y Riley, E. P. (1973). "Negative Contrast as a Function of the Interval between Pre shift and Post shift Training". *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1, 25-27.
- Lombardi, B. R. y Flaherty, C. F. (1978). "Apparent Disinhibition of Successive but not of Simultaneous Negative Contrast". *Animal Learning and Behavior*, 6, 30-42.
- Mustaca, A.; Freidin, E. y Papini, M. (2002). Extinction of consummatory behavior in Rats. *International Journal of Comparative Psychology*, 3, 1-10.
- Mustaca, A. E. y Martínez, C. (2005). Efectos de los cambios de contexto durante un contraste sucesivo negativo consumatorio en ratas. Datos no publicados.
- Pecoraro, N. C.; Timberlake, W. D. y Tinsley, M. (1999). Incentive Downshift Evokes Search Repertoires in Rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 153-167.
- Waldron, F. A.; Wiegmann, D. A. y Wiegmann, D. D. (2005). Negative Incentive Contrast Induces Economic Choice Behaviour by Bumble Bees. *International Journal of Comparative Psychology*, 18, 358-371.
- Wiegmann, D. A.; Wiegmann, D. D. y Waldron, F. A. (2004). Effects of a Reward Downshift on the Consummatory Behaviour and Flower Choices of Bumblebee Foragers. *Physiology and Behaviour*, 79, 561-566.

**Fecha de recepción: 26 de octubre de 2009**  
**Fecha de aceptación: 19 de abril de 2010**