

Tradiciones alimenticias: difusión de estrategias alimenticias novedosas en grupos animales

Feeding traditions: Diffusion of novel feeding behaviors in animal groups

Javier Nieto, Rosalva Cabrera, Jorge Guerra y
Astrid Posadas-Andrews*

Departamento de Análisis Experimental de la Conducta, Facultad de Psicología;
ENEP-Iztacala; Departamento de Farmacología, Facultad de Medicina, UNAM; y
Department of Psychology, University of Toronto, Canadá

RESUMEN

El propósito de este trabajo fue revisar selectivamente la evidencia experimental sobre el aprendizaje de nuevas estrategias de alimentación mediado socialmente en grupos de animales. Esta evidencia se discute en relación con tres tradiciones de investigación en Psicología y Biología. Primero, los estudios de campo que describen la sorprendente diversidad de casos en los que la incorporación de nuevas estrategias para la búsqueda y obtención de alimento en una población animal parece ser el resultado de mediación social. Segundo, estudios de laboratorio que han intentado identificar los mecanismos que favorecen el aprendizaje mediado socialmente, así como sus semejanzas o diferencias con otros mecanismos de aprendizaje individual. Tercero, modelos cuantitativos para describir las tasas de difusión de innovaciones culturales y conductuales, así como las condiciones ecológicas que hacen probable la difusión de innovaciones en diversas especies animales. Se argumenta la necesidad de mayor interacción entre estas tres tradiciones que se han desarrollado independientemente, para tener mejor y más completo entendimiento de la evolución cultural.

DESCRIPTORES: Aprendizaje social evolución cultural transmisión social tradiciones alimenticias ingestión.

ABSTRACT

The aim of this paper was to selectively review the literature on socially-mediated learning of novel feeding behaviors. This evidence is discussed in relation to three dominant traditions in Psychology and Biology. First, field studies describing the astonishing diversity of cases of behaviors that appear to have diffused in a local population by social learning. Second, laboratory studies aiming to identify mechanisms that allow social learning to occur; and also their possible similarities with individual learning mechanisms. Third, quantitative models that wish to describe rates of diffusion of behavioral innovations, as well as ecological conditions that make more likely the evolution of social learn-

ing in different species. It is argued that more interaction among these often independent research traditions is needed to see a more profound understanding of the spread of social learning of foraging strategies in particular, and cultural evolution in general.

DESCRIPTORS: Social learning cultural evolution social transmission feeding traditions feeding.

1. Introducción

En los últimos años se ha acumulado considerable evidencia que muestra la habilidad de algunos animales para adquirir nuevos patrones de comportamiento mediante la interacción social con otros individuos de la misma especie. Quizá el aspecto más interesante de este fenómeno es que las innovaciones pueden difundirse rápidamente en sectores de una población, hasta establecerse como tradiciones o culturas características de esos grupos. Entre los ejemplos más conocidos se encuentran el desarrollo de dialectos en el canto de aves (e.g., Marler y Tamura, 1964), el uso de artefactos para obtener alimento por algunas especies de aves y mamíferos (e.g., Beck, 1974; McGrew, Tutil y Baldwin, 1979), y la existencia de preferencias dietarias semejantes en una misma población (e.g., Galef, 1976; Mainardi, 1981).

El análisis del origen y difusión de tradiciones en animales ha atraído la atención tanto de los investigadores interesados en comprender la naturaleza de los procesos que permiten la difusión de patrones conductuales y preferencias entre animales (e.g., Miller y Dollard, 1941; Thorpe, 1963, así como de aquellos más interesados en la contribución de lo que se ha dado en llamar 'evolución cultural' en el proceso de selección natural (e.g., Bonner, 1980; Lumsden y Wilson, 1981). Según estos últimos, la evolución 'genética' y la evolución 'cultural' son procesos que están íntimamente ligados. La evolución cultural puede contribuir al éxito reproductivo de individuos afectando selectivamente la reproducción y mortalidad. Es decir, el éxito reproductivo de un individuo depende, entre otros factores, de sus habilidades conductuales para sobrevivir hasta alcanzar la madurez sexual, y de sus habilidades conductuales para obtener una pareja y procrear. Obviamente, estas habilidades conductuales pueden desarrollarse mediante la experiencia individual, pero su adquisición también puede ser mediada socialmente. De esta manera el ambiente social y cultural afectan la adaptación relativa de los individuos y como consecuencia la dotación genética de una población; ésta a su vez afecta al ambiente social y cultural (véase a Bonner, 1980; Lumsden y Wilson, 1981; y Pulliam, 1983).

El propósito de este trabajo es revisar selectivamente la literatura relacionada con los mecanismos que permiten la difusión de tradiciones alimenticias en animales. Primero describiremos ejemplos que ilustran la aparición 'espontánea' de algunas innovaciones alimenticias en ambientes naturales, señalando las explicaciones más importantes que se han ofrecido para dar cuenta de su difusión en una población determinada; luego revisaremos selectivamente experimentos que han analizado la transmisión de preferencias y aversiones alimenticias en animales; por último, mencionaremos algunas de las teorías

mas importantes que se han ofrecido para explicar las condiciones en que es mas probable que innovaciones ocurran y se propaguen.

Quizá porque el estudio de estos fenómenos es compartido por diversas disciplinas, diferentes términos y metáforas se usan para describir lo que parecen ser fenómenos semejantes. Palabras como imitación, aprendizaje observacional, aprendizaje social, imitación ciega, transmisión de conductas y preferencias son algunas de ellas (véase la excelente revisión de esta literatura hecha por Davis, 1973). En este trabajo empleamos el término 'difusión conductual' para describir el aumento en el número de individuos de un mismo grupo o población que muestran el mismo patrón conductual. Suponemos simplemente que la difusión conductual puede ocurrir a través de procesos de mediación social que permiten la modificación del comportamiento de un individuo por otro; las características de este proceso pueden variar entre casos, por ejemplo, la mediación social puede simplemente exponer a un individuo a algunos atributos físicos de una situación, mientras que en otras situaciones la mediación social puede exponer a un individuo a una relación entre eventos en el medio.

1. Tradiciones naturales

Es común suponer que la mera existencia de diferentes estrategias en la búsqueda de alimento en grupos de una misma especie que habitan en medios diferentes, debe ser causada por aprendizaje mediado socialmente. La evidencia directa de que efectivamente esas tradiciones son resultado de mediación social es muy escasa, y es posible por tanto argumentar que esos patrones de respuesta característicos en poblaciones locales son resultado de restricciones específicas a cada habitat. Por ejemplo, el hecho de que grupos de roedores que habitan en diferentes áreas geográficas posean dietas diferentes puede ser simplemente resultado de la disponibilidad diferencial de alimentos apropiados en los distintos medios, y no la consecuencia de la difusión social de preferencias alimenticias.

Uno de los casos conocidos y detallados del origen y difusión de una innovación conductual fue reportado por Fisher y Hinde (1949) y Hinde y Fisher (1951). Estos autores reportaron que un ornitólogo observó en 1921 un patrón conductual novedoso para la obtención de alimento: un pájaro rompía las tapas de papel parafinado que sellaban las botellas de leche que cada mañana eran dejadas en las puertas de las casas inglesas en esa época, la consecuencia ostensible de esta conducta era ingerir la crema que flotaba en el cuello de la botella. Hinde y Fisher enviaron cuestionarios a un buen número de ornitólogos con el propósito de rastrear la difusión de esta innovación. Aparentemente esta conducta había ocurrido independientemente en tres poblaciones distintas en el sur de Inglaterra, y para 1950 se había extendido a los pájaros que habitaban en todos los suburbios de Londres.

Otros reportes han indicado que grupos de chimpancés que habitan en

Africa occidental rompen nueces golpeándolas con ramas o piedras para poder comérselas, mientras que otros grupos que habitan en otra área las golpean contra los troncos de árboles. También se ha reportado que algunos grupos de chimpancés acostumbran 'pescar' termitas: introducen artefactos a las termiteras, esperan que las termitas se suban a esos artefactos y luego los retiran cuidadosamente para comérselas. Un grupo de chimpancés emplea hojas de pasto que insertan en el hoyo de entrada de la termitera, mientras que otro grupo emplea ramas delgadas de árboles que insertan en las paredes de la termitera (Bonner, 1980; van Lawick-Goodall, 1973). Otro ejemplo mejor documentado ocurrió con macacos en la isla Koshima en Japón (Kawai, 1963, 1965). Estos monos se alimentaban con papas que los investigadores dejaban periódicamente en las playas que rodean la isla. Los macacos se aproximaban a las papas, les quitaban la arena frotándolas con las manos, y luego se las comían. En 1953, una hembra de aproximadamente 1.5 años de edad llamada Imo tomó una papa y la lavó en un arroyo cercano antes de comérsela. Diez años después, casi todos los monos más jóvenes o de la misma edad de Imo habían adquirido la costumbre de lavar las papas, pero no así los macacos de mayor edad. Además de mostrar la lentitud con que esta innovación invadió a la población juvenil, este estudio señala que una innovación pequeña puede producir una cascada de consecuencias: los macacos juveniles empezaron a explorar las playas, e incorporaron a su dieta algas y crustáceos, y aprendieron a separar el arroz de la arena por el método de flotación.

Otro caso que ocurre naturalmente, y que ha recibido alguna atención experimental es el de los pájaros comedores de ostras (*Haematopus ostralegus*). Esta especie de pájaros está formada por dos poblaciones que difieren en sus estrategias para comer las ostras. El grupo de los 'perforadores' fija las ostras en hendiduras rocosas y las picotean hasta perforar la concha. El otro grupo de pájaros (apuñaladores) acostumbra sorprender a las ostras en el agua antes de que cierren sus conchas. Para evaluar si estos dos estilos conductuales estaban determinados genética o ambientalmente, Norton-Griffiths (1967) intercambió polluelos entre estas dos poblaciones. Los polluelos apuñaladores cuyos padres adoptivos eran perforadores adquirieron este estilo de comer ostras, mientras que los polluelos perforadores cuyos padres adoptivos eran apuñaladores también adquirieron este estilo. Sin embargo, ya que los cazadores de ostras habitan en diferentes áreas, los apuñaladores cerca del agua y los perforadores arriba en las rocas, es posible que los polluelos no imiten la conducta de sus padres sino simplemente los sigan a las áreas de alimentación, y desarrollen por ellos mismos la manera óptima de abrir las conchas en cada habitat (cf., Meire y Ervynck, 1986).

Se han descrito muchos otros casos de aprendizaje social en estudios de campo que incluyen insectos, peces, aves, mamíferos, terrestres y marinos (véase a Galef, 1985; Lefebvre y Palameta, 1987; Mainardi 1981). Muchos de esos reportes no son más que descripciones de patrones de comportamiento compartidos por poblaciones locales, que requieren análisis experimental

para elucidar si su difusión obedece al aprendizaje individual de la estrategia de búsqueda alimenticia, o si ocurre como resultado de la mediación social. En la siguiente sección revisaremos algunos de los procesos que se han propuesto para dar cuenta del establecimiento de tradiciones en animales.

2. Tradiciones alimenticias y mediación social

El origen del interés en la evolución conductual y cultural puede trazarse a la publicación de la obra de Darwin, quien postulaba que el proceso de evolución mediante la selección natural no se aplica exclusivamente a las características anatómicas sino al comportamiento por igual. Romanes (1885) en su libro *Mental Evolution in Animals* emprendió la tarea de demostrar la evolución de facultades mentales como la inteligencia, memoria e imitación entre otras. Romanes describió varios ejemplos que mostraban la "innovación e imitación propositiva" en animales. En estos ejemplos los animales eran capaces de inventar soluciones novedosas, o copiarlas, dependiendo del resultado previsible de esa invención. El interés en estos ejemplos es puramente histórico, ya que Romanes se basó casi exclusivamente en reportes anecdóticos de segunda o tercera mano.

El primer intento serio por incorporar al aprendizaje mediado socialmente a una teoría general del aprendizaje ocurrió algún tiempo después del advenimiento del conductismo. En 1941 Miller y Dollard publicaron *Social Learning and Imitation* donde argumentaban que la mayoría de las formas de aprendizaje mediadas socialmente podrían reducirse a los principios del aprendizaje individual. Básicamente, Miller y Dollard proponían que el aprendizaje social, observacional y la imitación consisten en el establecimiento de control sobre la conducta de un individuo (observador) por la conducta de otro (modelo o demostrador). Es decir, la conducta del demostrador puede controlar el comportamiento del observador dependiendo de las consecuencias de dicha conducta. Este aprendizaje puede ocurrir por la exposición a los elementos de la contingencia, o en el caso de la imitación, Miller y Dollard exigían además la existencia de correspondencia formal y funcional entre la conducta del modelo y el observador.

Más recientemente se han propuesto varios modelos matemáticos de difusión cultural al nivel de poblaciones (Boyd y Richerson, 1985; Cavalli-Sforza y Feldman, 1981; Fagen, 1981; Lumsden y Wilson, 1981; Mundinger, 1980; Pulliam, 1983). El propósito de estos modelos es describir la velocidad de difusión de conductas en diversas condiciones, y también predecir las características ambientales que favorecen la difusión social de patrones conductuales novedosos. Esta también se ha discutido en el contexto de la teoría de juegos (Maynard-Smith, 1982), en particular los casos en que la adquisición de la estrategia evolucionaria estable (EEE) (aquella estrategia que no puede ser desplazada o invadida por otra estrategia alternativa en una población) depende de la frecuencia de ocurrencia de esa conducta en una pobla-

ción dada. A pesar del rigor matemático de estos modelos, sus predicciones y suposiciones no han sido satisfactoriamente evaluadas hasta ahora.

La mayoría de los resultados experimentales recientes se han discutido dentro del contexto de alguna de estas tres alternativas. Tomemos el caso de la apertura de botellas descrito por Fisher y Hinde (1949). Una posibilidad es que un pájaro haya descubierto como abrir las botellas. Es posible que un pájaro hubiera descubierto una botella con la tapa rota y se hubiera alimentado de la crema, en ocasiones posteriores podría haber aprendido a perforar las tapas mediante un proceso semejante al moldeamiento (Skinner, 1969), los otros pájaros podrían simplemente haber copiado esta conducta. Alternativamente, este escenario hipotético pudo haberse repetido con los otros pájaros de la parvada, sin la contribución de imitación. Sherry y Galef (1984) evaluaron estas dos alternativas en un experimento donde les ofrecían alimento a pájaros, relacionados cercanamente a los descritos por Hinde y Fisher (1951), en los recipientes de plástico que se usan para dar una porción de crema en los restaurantes. Durante la fase inicial o de entrenamiento, la cubierta de papel estaba íntegra para un grupo de pájaros, para otro grupo estaba rota, y el último grupo simplemente veía a un demostrador abrir los recipientes. La prueba consistió en darles a todos los pájaros recipientes cerrados, y ver cuantos los abrían. Los resultados de Sherry y Galef mostraron que estos pájaros pueden aprender a perforar las tapas si han sido expuestos a demostradores o solamente a las tapas rotas en la fase de entrenamiento. Una implicación de estos resultados es que no es posible atribuir la difusión de la apertura de botellas en Inglaterra a imitación únicamente. Es probable que como Hinde y Fisher (1951) sugirieron, la difusión de esta conducta se haya debido a potenciación local.

Más recientemente Lefebvre (1986) realizó un estudio conceptualmente semejante al de Sherry y Galef (1984). En este estudio se le ofreció a una parvada de palomas que habitan en los parques de Montreal cajas con granos, estas cajas estaban selladas con papel en uno de sus lados. Una paloma consiguió romper el sello de papel en una de las cajas y comerse el grano. En un mes todas las palomas de la parvada podían abrir las cajas por ellas mismas. Palameta y Lefebvre (1985) han mostrado en el laboratorio que las palomas que son expuestas a un demostrador que ha sido entrenado a abrir el sello, aprenden significativamente más rápido esta tarea que palomas que solo veían al demostrador comer el grano o romper el sello. Giraldeau y Lefebvre (1986) han mostrado además, que no todas las palomas en una parvada aprenden a abrir las cajas de grano, algunas de ellas esperan hasta que el grano este disponible y tratan de comerlo. Esta forma de parasitismo ha sido llamada por Barnard y Sibly (1981) "scrounging". Giraldeau y Lefebvre (1987) han mostrado experimentalmente que las palomas que parasitan del trabajo de palomas demostradoras son luego incapaces de aprender la nueva conducta.

En resumen, esta evidencia muestra algunos de los problemas metodológicos y de interpretación que son comunes en los estudios de campo. Así

mismo los estudios de Lefebvre, Palameta y Giraldeau han demostrado convincentemente que la difusión de estrategias conductuales ocurren en grupos de palomas, y han señalado algunos de los factores que influyen en su difusión.

II. Difusión de preferencias

En la sección anterior se señaló que existe considerable incertidumbre sobre si los casos de tradiciones descritos en los estudios de campo son resultado de imitación, o de algún otro proceso de mediación social. En esta sección revisaremos algunos estudios de laboratorio que se han realizado para evaluar la difusión de preferencias entre ratas ya que es uno de los casos mejor analizados hasta el momento.

1. Difusión de preferencias de adultos a crías

Varios reportes han evaluado la influencia de la dieta materna sobre el desarrollo de preferencias en ratas lactantes. En particular, varios de estos estudios se han abocado a evaluar si el inicio de un periodo de ingestión y la elección de alimentos en ratas lactantes están determinados por la conducta materna (véanse las revisiones de Galef, 1976, 1985). Otros estudios han evaluado la influencia de la leche materna, de indicios olfativos provenientes de feromonas y residuos fecales.

Galef (1971) y Galef y Clark (1971a) han mostrado que la conducta materna determina el lugar, momento y tipo de alimento que las crías eligen. En estos experimentos las madres podían comer de dos recipientes que contenían el mismo alimento; un grupo de crías podía acompañar a la madre en estos periodos de ingestión, mientras que un segundo grupo de crías no tuvo esta oportunidad. La preferencia de las crías por los recipientes fue medida durante el periodo de lactancia y destete. Dos resultados son importantes de mencionar. Primero, las crías del primer grupo comieron al mismo tiempo y del mismo recipiente que la madre, mientras que las crías del segundo grupo no mostraron preferencia por ninguno de los recipientes. Segundo, las crías del primer grupo empezaron a ingerir alimento sólido antes que las otras crías. Otros experimentos de este estudio mostraron que esta diferencia se elimina si las crías no pueden ver o seguir a sus madres. Por consiguiente, Galef y Clark (1971a) sugirieron que las crías aprenden mediante interacción con la madre que lugares visitar y cuales son los alimentos seguros para ingerir.

León (1975) ha demostrado que las ratas lactantes prefieren las áreas en las que una rata recién parida ha defecado, y sugirió que esta atracción es elicitada por alguna feromona presente en esos residuos. Además, Galef y Heiber (1976) observaron que las ratas defecan en el área donde se alimentan, y que las crías suelen explorar esas áreas con gran frecuencia aún cuando los residuos provengan de ratas nulíparas.

Finalmente, Galef y colaboradores (Galef y Henderson, 1972; Galef y Sherry, 1973) han realizado varios estudios para evaluar el papel de la leche materna en el establecimiento de preferencias en ratas lactantes. Su procedimiento emplea grupos de ratas en cuya dieta se incluye un sabor distintivo (ajo, por ejemplo) durante la gestación y la lactancia. Inmediatamente después del destete, que por lo regular ocurre al 21avo día, las crías son expuestas a una prueba de preferencia entre alimentos con sabor a ajo y otro novedoso. Estos estudios han mostrado consistentemente que las crías prefieren alimentos semejantes a los que la madre ingirió durante la gestación y la lactancia (véase también a Capretta y Rawls, 1974). Los diversos grupos control que se han incluido en estos estudios apoyan la suposición de que la leche materna probablemente adquiere el sabor (o alguna otra característica) de la dieta materna, las crías son por consiguiente expuestas a esas características mediante la leche materna.

2. Difusión de preferencias entre adultos

Aunque la mayoría de los estudios ha analizado la interacción madre-cría como el determinante más importante de las preferencias en una colonia de ratas, algunos otros estudios recientes han evaluado la contribución de la interacción adulto-adulto. Posadas-Andrews y Roper (1983) alojaron colectivamente a grupos de ratas alimentándolas con una dieta estandar por varios días, luego en la fase experimental fueron privadas de alimento. Durante esta fase se seleccionó arbitrariamente en cada grupo a un demostrador, en el grupo experimental el demostrador era llevado diariamente de la caja comunal a otra caja donde se le daba alimento con un sabor distintivo (nuez, por ejemplo), y luego era regresado con su grupo. Durante la fase de prueba se midió la preferencia de las ratas observadoras por alimento con sabor a nuez y otro sabor novedoso. Posadas-Andrews y Roper mostraron que los observadores prefirieron el mismo sabor que el demostrador había ingerido, a pesar de que ellos nunca habían tenido acceso a ese alimento. Los grupos controles indicaron que este efecto no era debido a una preferencia inicial por la nuez, sino que era producido por la interacción entre el demostrador y los observadores al regresar el primero a la caja comunal.

Dos experimentos posteriores evaluaron si la interacción entre las ratas era necesaria para que ocurriera la transmisión de preferencia, y si los observadores detectaban olores o algún otro indicio más complejo del demostrador. La naturaleza social del fenómeno fue evaluada exponiendo a un grupo al olor del alimento impregnado en un pedazo de algodón, mientras que la contribución del olor se intentó alterar bañando al demostrador después de haber ingerido el alimento, pero antes de regresarlo con su grupo. En ambas condiciones los observadores prefirieron el alimento con el olor preexpuesto. Los resultados de Strupp y Levitsky (1984), y Galef (1983) han confirmado estos resultados (véase también a Wyrwicka, 1978), y mostrado que si los ob-

servadores son hechos anósmicos durante el periodo de exposición la difusión de preferencia se suprime.

Un aspecto importante de estos resultados es que muestran que al menos entre ratas adultas, la preferencia por un alimento puede desarrollarse con o sin mediación social. Posadas-Andrews y Roper (1983) han sugerido que el demostrador puede acarrear residuos del alimento que ha ingerido en su aliento o piel, por lo que durante la prueba los observadores prefieren el alimento que les es familiar. Es decir, el mecanismo que permite el desarrollo de preferencias alimenticias es la atenuación de la neofobia (Domjam, 1977).

III. Difusión de aversiones

En la sección anterior se identificaron algunas de las condiciones que permiten el establecimiento de preferencias en un grupo. En esta sección revisaremos la evidencia sobre la existencia de procesos semejantes en el establecimiento de aversiones alimenticias.

Un fenómeno que ha llamado la atención es el escaso éxito que las técnicas de envenenamiento tienen en la eliminación de ratas. Von Steininger (1950) reportó que el uso de cebos envenenados elimina solamente a un porcentaje reducido de la población, porque después de cierto tiempo las ratas sobrevivientes dejan de comer el cebo envenenado. Es probable que los individuos que hayan sobrevivido a la ingestión (de dosis subletales) del veneno, rehusen ingerirlo cada vez que lo encuentren. Es decir, cada individuo rehusa comer el cebo porque ha aprendido mediante su experiencia individual (con el cebo y el envenenamiento) que dicho alimento es tóxico (García, en prensa). Sin embargo, este proceso de aprendizaje individual solamente daría cuenta de la aversión de aquellos individuos que han sobrevivido al primer envenenamiento, pero no de la reducción mantenida en el consumo del cebo en poblaciones que aumentan con la incorporación de nuevos individuos. Es probable entonces, que existan procesos adicionales al aprendizaje individual que difundan rápidamente las aversiones por alimentos tóxicos. Debe mencionarse que existen reportes de campo que indican que algunas aves evitan ingerir insectos tóxicos (e. g. Cook, Brower y Alcock, 1969 Swynnerton, 1942); o de babunes que evitan ingerir alimentos "tóxicos" (Jouventin, Pasteur y Cambefort, 1976) a través de la mediación social de otros individuos del grupo.

1. Difusión de aversiones de adultos a crías

La adquisición de aversiones alimenticias en crías mediante la interacción con la madre no ha recibido gran atención experimental; sin embargo, la evidencia sobre la mediación social de preferencias sugiere que este fenómeno podría existir.

Galef y Clark (1971b) realizaron una serie de experimentos cuyo procedimiento general consistió en permitir acceso a alimento por tres horas diarias durante un largo periodo a dos ratas machos y cuatro hembras que vivían en una caja comunal. Cada tipo de alimento tenía un sabor distintivo y fueron presentados en dos comederos. Además, uno de los alimentos estaba envenenado subletalmente con cloruro de litio (LiCl). Después de algunos días las ratas dejaron de ingerir ese alimento y el LiCl fue retirado. Las crías que posteriormente nacieron en la colonia recibieron pruebas de preferencia por estos dos alimentos durante los 40 días siguientes a su primera ingestión de alimento sólido. Después de ese periodo las crías fueron alojadas individualmente para medir sus preferencias durante otros tres días. Galef y Clark (1971b) mostraron que las crías ingirieron exclusivamente el alimento que sus padres ingerían, y que solo ocasionalmente se aproximaban al recipiente con el alimento que había sido envenenado.

Estos resultados podrían interpretarse como una demostración de que las aversiones alimenticias se transmiten de adultos a crías, pero el diseño de este experimento permite una interpretación alternativa: es probable que las crías en este estudio hayan simplemente seguido a los adultos hasta el comedero con el alimento preferido y que posteriormente empezaran a comer este tipo de alimento, mas que haber evitado comer el alimento que había sido envenenado. La evidencia revisada en la sección II.1 demuestra la importancia de este factor en la determinación de las preferencias en ratas lactantes.

En nuestro laboratorio hemos realizado experimentos con el propósito de evaluar mas directamente el papel de la interacción madre-cría en el desarrollo de aversiones alimenticias en las crías. Nuestro principal objetivo fué determinar si la intoxicación de una madre después de que hubiera ingerido un alimento con sabor distintivo produce aversión por ese alimento en sus crías.

Empleamos 8 ratas hembras que fueron alojadas individualmente con sus crías. Se formaron cuatro grupos (2 hembras y sus crías por cada grupo) que recibieron tratamientos distintos durante la primera fase del experimento. Antes del inicio de esta fase todas las madres fueron alimentadas con purina y agua. Durante esta fase el alimento de las madres del grupo nuez-litio fue substituido por germen de trigo con sabor a nuez durante el decimoctavo día postparto, durante el decimonoveno las madres de este grupo fueron inyectadas intraperitonealmente con una dosis de 0.15 M de LiCl con el propósito de establecer aversión por la nuez. Las madres del grupo nuez-salina recibieron el mismo tratamiento que las del grupo anterior, excepto que fueron inyectadas con una dosis de solución salina al 0.9% . Las madres del grupo no sabor-litio no recibieron cambio de dieta y durante el decimonoveno día recibieron la inyección de LiCl. Finalmente, las madres del grupo "nuez-crias litio" recibieron el mismo tratamiento que el grupo nuez-litio durante el decimo octavo día, pero durante el décimo noveno día las crías recibieron la inyección de LiCl en vez de las madres.

Durante el vigésimo día post parto se retiró el alimento de las jaulas de

todas las madres en preparación de la prueba de preferencia durante el siguiente día. Durante esta prueba las madres y las crías podían elegir individualmente entre comer germen de trigo con sabor a nuez o vainilla. Esta prueba duró 30 min. para las madres y 15 min. para las crías. Todas las crías fueron expuestas a una segunda prueba de preferencia entre nuez y vainilla cuya duración fue de 24 horas.

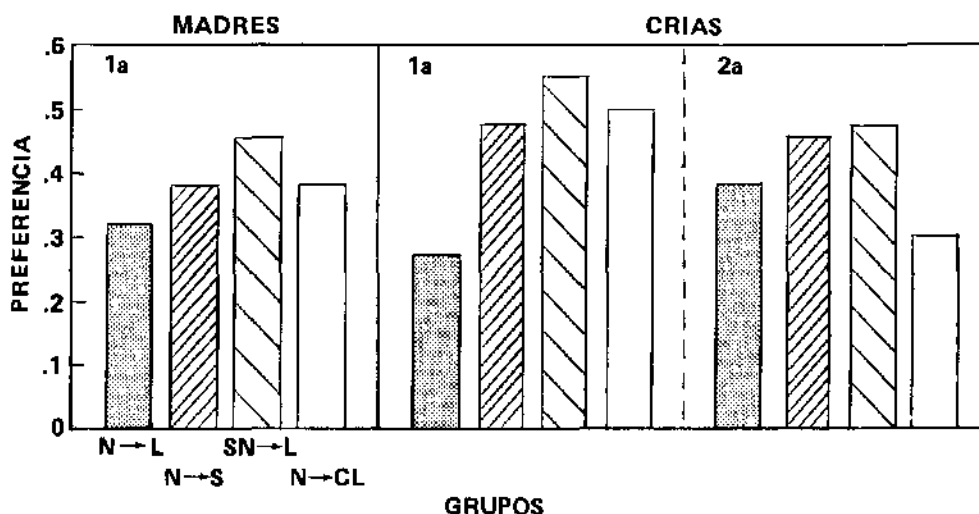


Figura 1. Índices de preferencia promedio de las madres durante su única prueba, y de las crías durante las dos pruebas a las que fueron expuestas. N-L, N-S, SN-L y N-CL representan a los grupos nuez-litio, nuez-salina, sin sabor-litio, y nuez-crias litio respectivamente.

La figura 1 muestra el índice de preferencia promedio por nuez de las crías de los cuatro grupos, así como el de las madres durante la primera prueba. El índice de preferencia se obtuvo para cada sujeto dividiendo la cantidad de nuez ingerida entre la cantidad total consumida en cada prueba. Este índice muestra indiferencia cuando el valor es de 0.5, y mayor aversión por nuez mientras mas cercano a 0.0 es su valor.

El índice de preferencia de las madres fue siempre menor de 0.5, aunque la aversión fue mayor en las madres del grupo nuez-litio, lo cual indica el establecimiento de aversión por la nuez en este grupo. Las preferencias promedio por nuez de las crías durante la primera prueba fueron 0.23, 0.47, 0.56 y 0.50 para los grupos nuez-litio, nuez-salina, sin sabor-litio, y nuez-crias litio respectivamente. La diferencia entre estas medias indica que solo las crías del grupo nuez-litio mostraron aversión por el alimento que sus madres habían ingerido. Durante la segunda prueba las preferencias promedio fueron 0.39, 0.45, 0.47, y 0.30 para los mismos grupos. Nuevamente el grupo nuez-litio difirió de los grupos nuez-salina y sin sabor litio, pero no respecto del grupo nuez-crias litio. Gemberling (1984) ha reportado resulta-

dos semejantes, y Posadas-Andrews y Vázquez (nota 2) han observado que la intoxicación con plomo de una madre produce aversión en la madre y que la aversión se difunde a las crías.

Estos resultados indican que las crías de una madre que ha ingerido un alimento con sabor distintivo y luego ha sido intoxicada pueden adquirir aversión por ese alimento. Además, los resultados del grupo nuez-crias-litio durante la segunda prueba sugieren que las crías posiblemente detectan el sabor de la nuez en la leche materna, por lo que su subsecuente intoxicación sirvió para establecer aversión por ese sabor. La interpretación de los resultados del grupo nuez-litio es quizá más complicada. Es posible que las crías de ese grupo además de detectar el sabor a nuez en la leche materna hayan sido afectadas por metabolitos del LiCl activos en la leche materna. Además, es posible que las crías hayan ingerido residuos activos del LiCl mediante las heces y orina materna. Esta evidencia por lo tanto demuestra que una aversión alimenticia puede transmitirse de madres a sus crías. Aunque suponemos que este fenómeno ocurre por la exposición a los sabores e intoxicación mediante la leche materna y/o residuos en el nido, resta por evaluar experimentalmente su contribución así como la posible participación de otros factores.

2.- Difusión de aversiones alimenticias entre adultos

La literatura sobre la difusión de aversiones alimenticias entre ratas adultas es contradictoria. Posadas-Andrews y Nieto (nota 1) intentaron demostrar la difusión de aversiones alimenticias utilizando una modificación del procedimiento de Posadas-Andrews y Roper (1983). Se emplearon ratas machos que se alojaron en grupos de cinco, permitiéndoseles convivir por lo menos una semana antes del experimento. En cada grupo se eligió un demostrador que era expuesto a alimento con sabor a nuez durante 15 min. en ausencia de los observadores, y luego era regresado con el grupo. El tratamiento que el demostrador recibió antes de regresar a la jaula comunal varió entre grupos. El demostrador del grupo nuez-litio recibió una inyección de 0.15 M de LiCl; el demostrador del grupo nuez-salina recibió una inyección de solución salina al 0.9%, y el demostrador del grupo nuez no recibió ningún tipo de inyección. Dos días después de esta exposición única de los demostradores a la nuez e inyección, todas las ratas fueron privadas por 22 h de alimento para exponerlas a una prueba de preferencia entre nuez y vainilla durante 30 min.

La figura 2A muestra que la aversión establecida en el demostrador del grupo nuez-litio no se extendió a los observadores de ese grupo, sino que más bien estos prefirieron la nuez. Esta preferencia por la nuez fue de hecho semejante en todos los grupos. Estos resultados contrastan marcadamente con los de Lavin, Freise y Coombs (1980) quienes reportaron que ratas observadoras son capaces de evitar beber agua con sabor a quinina previamente in-

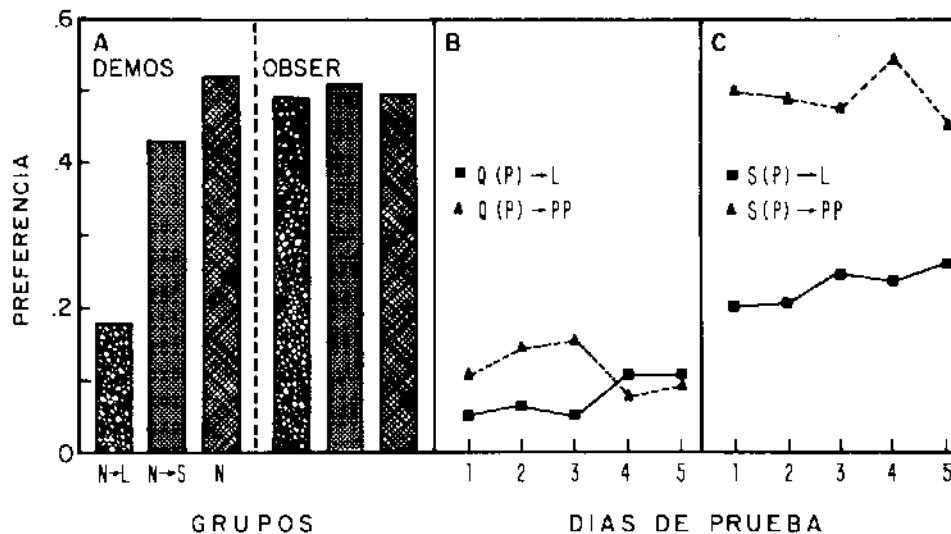


Figura 2. Se muestran los índices de preferencia promedio en tres experimentos diferentes con ratas adultas. La fig. 2A muestra los promedios de demostraciones y observadores en los grupos nuez-litio (N-L), nuez-salina (N-S), y nuez (N). La fig. 2B muestra los promedios de dos grupos de Experimento 1 de Lavin et al., 1980. Las ratas del grupo Q(P)- L bebieron quinina y fueron inyectadas con LiCl, las ratas del grupo Q(P)- PP bebieron quinina e interactuaron con un visitante intoxicado. La fig. 2C muestra los promedios de nuestra replicación del experimento de Lavin et al., 1980. Nótese que se empleó sacarina (S) en vez de quinina.

gerida en presencia del demostrador intoxicado. Este fenómeno ha sido llamado "El efecto del compañero envenenado" (Coombs, Revusky y Lett, 1980; Lavin et al., 1980; Stierhoff y Lavin, 1982; Bond, 1984).

Dado que las diferencias entre estos resultados podrían haberse producido por las diferencias entre los procedimientos empleados en estos estudios, decidimos replicar el procedimiento del experimento 1 de Lavin et al (1980). En ese experimento todas las ratas tuvieron acceso a agua en compañía de una rata visitante durante tres días por 30 min. Todas las ratas fueron alojadas individualmente excepto por esos 30 min; después de esos tres días las ratas tuvieron acceso libre al agua por 24 h para luego ser expuestas al siguiente procedimiento. Las ratas del grupo Q(P)- Li sirvieron como visitantes de las ratas del grupo Q(P)- PP, y cada pareja tuvo acceso a agua con quinina al 0.02% por 2 h. Pasado ese tiempo se les retiró el agua y cada visitante fue inyectado con LiCl y luego fueron regresados con su pareja por otras 2 h. Las pruebas de preferencia duraron 10 días. Durante los días nones todas las ratas tuvieron acceso individualmente a agua por 15 min, y durante los días pares a agua con quinina.

En nuestra replicación utilizamos este procedimiento aunque sustituimos la quinina por sacarina, ya que consideramos mas conveniente tener una línea base de preferencia elevada sobre la que la existencia de aversión fuera evaluada, en vez de utilizar la quinina cuyo sabor amargo no es preferido por

as ratas. La figura 2B muestra los resultados de estos dos grupos del experimento 1 de Lavin et al (1980), y la figura 2C muestra los resultados obtenidos en esta replicación. Dos puntos deben considerarse. Primero, dado que Lavin et al (1980) usaron quinina, sus resultados deben ser interpretados como extinción de la aversión. Como se puede observar, la magnitud de la aversión así como la resistencia a la extinción del grupo Q(P)- PP es semejante al del grupo Q(P)- Li. Segundo, otros grupos controles que no hemos descrito sugieren que esta semejanza es el resultado de que la aversión de los visitantes del grupo Q(P)- Li fue de hecho transmitida socialmente a los miembros del grupo Q(P)- PP.

La figura 2C por el contrario muestra que solamente el grupo equivalente a Q(P)- Li, cuyos miembros ingirieron sacarina y luego fueron inyectados con LiCl, mostró aversión por la sacarina. El grupo equivalente al Q(P)- PP, cuyos miembros solamente bebieron sacarina y luego estuvieron con el visitante envenenado, mostró preferencia por la sacarina durante todos los días de prueba.

Claramente los resultados de esta replicación son sorprendentes ya que más recientemente Bond (1984) ha replicado los resultados de Lavin et al (1980) mientras que Galef, Wigmore y Kennett (1983) y García (comunicación personal, 1986) no pudieron replicarlos. Por consiguiente decidimos en vez de intentar replicar nuevamente ese estudio, variar las condiciones del procedimiento que empleamos inicialmente para aumentar las probabilidades de que este efecto ocurriera. Supusimos que la difusión social de una aversión probablemente dependería de al menos dos factores. Primero, si el establecimiento de la aversión en un observador depende de que perciba alguna de las características del alimento ingerido por el demostrador, y de la estimulación aversiva generada por la presencia del demostrador enfermo, el uso de un fármaco que produjera signos más intensos de enfermedad en el demostrador debería facilitar el establecimiento de aversión en el observador. Por consiguiente decidimos emplear sulfato de perezona que es una sustancia que Efraín Campos del Depto. de Farmacología de la Fac. de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México ha purificado de la raíz de la *Perezia Acurtia* L. Esta sustancia al ser inyectada genera síntomas muy intensos de enfermedad gástrica, y su administración después de la ingestión de sacarina genera aversión en la rata; además, esta aversión puede ser bloqueada mediante el pretratamiento con ácido acetil salicílico (aspirina) o morfina (Posadas-Andrews, Campos y Nieto, nota 3). Segundo, es probable que la difusión social de una aversión sea función del número de demostradores que son intoxicados en relación con el número de observadores. Esto podría ocurrir porque un mayor número de demostradores enfermos son más fácilmente detectables en un grupo.

Por consiguiente, en el primer estudio se usaron 40 ratas adultas que fueron alojadas en jaulas con 5 ratas cada una. Se formaron 4 grupos (2 demostradores y 8 observadores por grupo) que fueron privados de alimento por 24 h y sometidos al siguiente procedimiento. Los demostradores del

grupo nuez-perez fueron llevados a jaulas donde recibieron individualmente acceso a germen de trigo con sabor a nuez por 30 min, e inmediatamente después fueron inyectados con una dosis de 10mg/kg de perezona para luego ser regresados a sus respectivas jaulas comunales por 24 hs. Los demostradores del grupo nuez-aceite recibieron el mismo tratamiento que el grupo anterior excepto que los demostradores fueron inyectados con aceite de maíz. Los otros dos grupos se agregaron para determinar si los observadores percibían el sabor-olor del alimento ingerido por los demostradores. Por consiguiente, los observadores del grupo nuez-obs.perez fueron inyectados con perezona después de 30 min de interacción con los demostradores que habían ingerido el germen con sabor a nuez. Los observadores del grupo nuez-obs. aceite fueron inyectados con aceite después de 30 min. de interacción con los demostradores que habían comido germen con sabor a nuez.

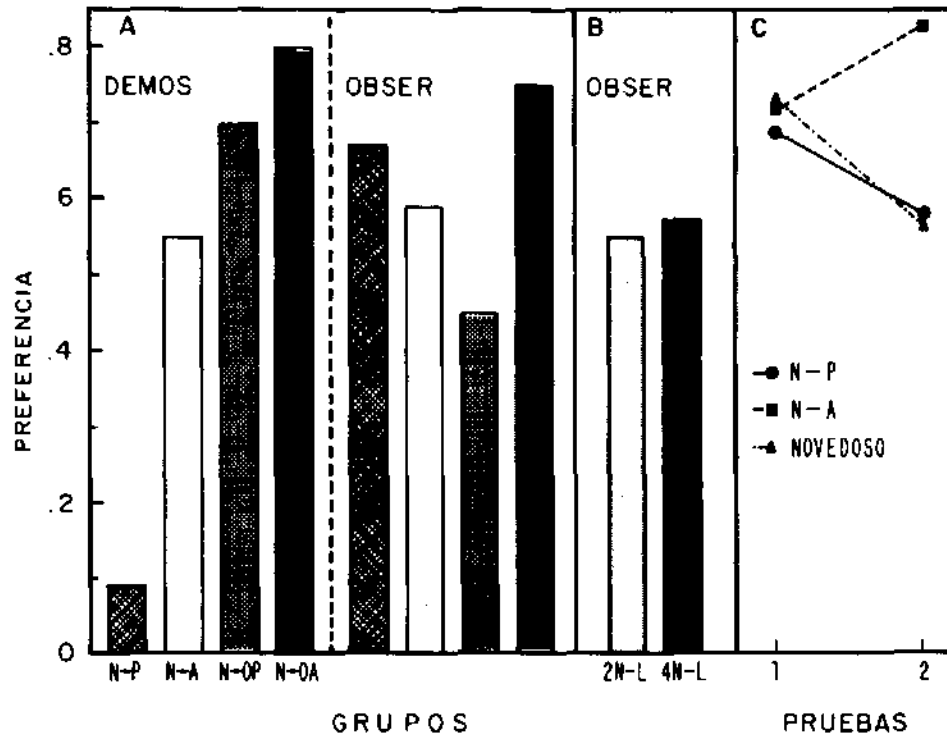


Figura 3. Indices promedio de preferencia de observadores y demostradores adultos en tres experimentos diferentes. La fig. 3A muestra los resultados de los grupos nuez-perez (N-P), nuez-aceite (N-A), nuez-observadores perez (N-OP), y nuez-observadores aceite (N-OA). La fig. 3B muestra los resultados de dos grupos de observadores que fueron expuestos a 2 y 4 demostradores que ingirieron nuez y recibieron perezona (grupos 2N-P y 4N-P respectivamente). La fig. 3C muestra la adquisición de aversión a nuez por los observadores de los grupos cuyos demostradores recibieron nuez y perezona (N-P), nuez y aceite (N-A) o no tratamiento (novedoso).

Los resultados de la prueba de preferencia entre nuez y vainilla, cuya duración fue de 30 min y que se realizó 48 hs después se muestra en la figura 3A. Como se puede observar los observadores de todos los grupos mostraron preferencia por la nuez, excepto por los del grupo nuez-obs.perez que fueron inyectados con perezona después de la interacción con los demostradores. Por consiguiente, estos resultados simplemente muestran que la ausencia de difusión de aversión por la nuez en el grupo nuez-perez no puede ser atribuida a que los observadores de ese grupo no hubieran percibido los rastros del alimento que los demostradores habían ingerido.

En el segundo experimento decidimos variar el número de demostradores que ingerían nuez y que eran inyectados con perezona antes de regresar con los observadores. Este experimento fue una variación del anterior en tanto que se utilizó el procedimiento empleado con el grupo nuez-perez, excepto que para el grupo 2, dos demostradores tuvieron acceso a la nuez y fueron inyectados con perezona antes de ser regresados con los tres observadores restantes; en el grupo 4, existieron cuatro demostradores y un solo observador. La figura 3B muestra que durante la prueba de preferencia los observadores de estos dos grupos prefirieron la nuez a pesar de que varios de sus compañeros de jaula habían sido enfermos después de ingerir nuez.

Los experimentos anteriores sugieren que si bien los observadores que han sido expuestos a demostradores que han comido nuez y han sido intoxicados, son capaces de detectar el sabor de la nuez (figura 3A), pero parecen ser incapaces de asociarlo con los signos de enfermedad. Es posible que este efecto ocurra porque la aversividad de los signos de enfermedad sea tan pequeña que a pesar de producir condicionamiento este no se refleje en las pruebas de preferencia, o que efectivamente los observadores sean incapaces de aprender la asociación nuez-intoxicación. Por consiguiente, decidimos evaluar estas dos alternativas utilizando una modificación del procedimiento empleado para estudiar casos de aprendizaje silente (Dickinson, 1980). La suposición básica de este tipo de diseño es que el pareamiento de dos estímulos inicialmente neutros (o que no generan comportamiento por otras razones), facilita proactivamente el aprendizaje de una nueva asociación que use uno de los estímulos antes preexpuestos. Este razonamiento aplicado a nuestro problema predeciría que aquellos demostradores que hubieran sido expuestos a un demostrador que ha ingerido nuez y ha sido intoxicado aprenderían más rápidamente la asociación nuez-perezona, que los demostradores que no hubieran tenido esa experiencia.

Empleamos tres grupos de ratas (2 demostradores y 8 observadores por grupo). Un grupo de observadores fue expuesto durante 24 h al demostrador que había tenido acceso por 30 min a germen con sabor a nuez y luego había sido inyectado con perezona (grupo nuez-perez). Un segundo grupo de observadores (grupo nuez-aceite) recibió el mismo tratamiento que el grupo anterior, excepto que el demostrador fue inyectado con aceite en vez de perezona. Finalmente, un tercer grupo de observadores (grupo novedoso) fue expuesto a un demostrador que había sido expuesto a una jaula vacía durante 30 min y no había sido inyectado.

Al siguiente día, todos los demostradores que habían sido privados de alimento por 22 h, recibieron individualmente acceso a germen con sabor a nuez por 30 min e inmediatamente después fueron inyectados con perezona. Al siguiente día todos los demostradores que fueron nuevamente privados de alimento por 22 h recibieron individualmente una prueba de preferencia entre germen con sabor a nuez o vainilla durante 30 min. Después de un día de descanso esta secuencia se repitió una vez más.

La figura 3C muestra la adquisición de aversión a la nuez en los tres grupos de observadores. Estos datos son los índices de preferencia promedio obtenidos durante las dos pruebas de preferencia. Como se puede observar, durante la primera prueba las medias de los tres grupos fueron semejantes, pero durante la segunda los grupos nuez-perez y novedoso mostraron mayor aversión que el grupo nuez-aceite. La diferencia en la tasa de adquisición de aversión a la nuez entre los grupos nuez-perez y nuez-aceite puede ser atribuida a la diferencia en el tratamiento que los demostradores de estos grupos recibieron: básicamente, uno fue intoxicado mientras que el otro no. Por otra parte, la diferencia en la tasa de adquisición entre los grupos nuez-aceite y novedoso sugiere que la interacción con un demostrador que ha comido nuez y ha sido inyectado con aceite interfiere con el aprendizaje subsecuente de la asociación nuez-perez (véase la discusión de Mackintosh, 1974, sobre aprendizaje e inhibición latente). Por consiguiente, este experimento apoya la idea de que la ausencia de difusión de aversiones en nuestros estudios (cf., Galef et al, 1983) mas que resultar de restricciones asociativas, ocurre porque las propiedades aversivas de los signos de intoxicación no son capaces de generar aversión durante las pruebas de preferencia, sino que solo facilitan el condicionamiento aversivo subsecuente.

Resumiendo, la evidencia que apoya la difusión social de aversiones alimenticias en ratas adultas es limitada. Hemos reportado varios intentos infructuosos en la producción de ese efecto y existe al menos un reporte publicado con resultados semejantes (Galef et al, 1983). Uno de los problemas para interpretar resultados nulos es que no es posible predecir las condiciones que producirían resultados positivos, ya que los determinantes del efecto son múltiples. En todo caso, la difusión de aversiones alimenticias en ratas adultas parece ocurrir en condiciones muy restringidas, donde el impacto de los signos de enfermedad sobre los observadores es óptimo. Sin embargo, las diversas manipulaciones que hemos realizado sugieren que esta estrategia de evitación de alimentos debe ser relativamente poco importante para las ratas en su ambiente natural. Es posible que las ratas adultas sigan la estrategia de ingerir únicamente alimentos que les son familiares ya sea por mediación materna o de algún otro miembro adulto de la colonia, y que únicamente eviten activamente aquellos alimentos que en su experiencia individual han estado asociados con intoxicaciones subletales.

IV.- Modelos de difusión

En las secciones anteriores se discutieron con detalle algunos estudios de laboratorio que han identificado los diversos mecanismos que permiten la difusión de estrategias alimenticias novedosas, en esta sección mencionaremos algunas de las características de una población que pueden afectar la difusión conductual. La relevancia de este punto se fundamenta en el hecho de que la mayoría de animales se alimentan en grupos, y que el vivir en grupos puede proporcionar amplias oportunidades de aprendizaje mediado socialmente. Varias consecuencias importantes se derivan de esta noción. Primero, la competencia entre miembros del grupo es alta ya que normalmente las fuentes de alimentación son limitadas. Por consiguiente, aquellos individuos que pudieran aprender del comportamiento de otros individuos como obtener alimento podrían obtener mayores ventajas en la competencia. Estas condiciones hacen que el desarrollo de sistemas de productores y parásitos sea tan común en las poblaciones animales. La ubicuidad de este sistema ha sido demostrada en un gran número de especies animales gregarios como los carnívoros, aves, insectos, peces y primates (véase a Barnard, 1984; Giraldeau y Lefebvre, 1986; Lefebvre y Palameta, 1987). La vida gregaria parece determinar que siempre exista otro miembro al que se pueda copiar o del que se pueda sacar provecho.

Segundo, es probable que la utilidad del aprendizaje mediado socialmente sea mayor para grupos que se alimentan en ambientes variables, que requieren constantemente de estrategias novedosas y oportunistas de alimentación. Boyd y Richerson (1983, 1985) han capturado esta noción en un modelo que predice que ambientes geológicamente estables favorecen la evolución de estrategias determinadas genéticamente, mientras que los ambientes variables favorecen la evolución cultural. Sin embargo, cuando el ambiente es sumamente variable este modelo predice que la evolución seleccionará estrategias determinadas genéticamente porque las ventajas del aprendizaje individual sobre el aprendizaje mediado socialmente son mayores.

Un tercer factor de importancia es que la competencia entre miembros de un grupo se manifieste en oportunidades diferenciales de aprendizaje (Maynard-Smith, 1982; Giraldeau, 1984; Krebs, 1973). Diferentes individuos pueden especializarse en la obtención de diferentes alimentos, mientras que otros pueden asumir el papel de parásitos. Además, el estudio de Giraldeau y Lefebvre (1987) ha mostrado que la adopción de la estrategia parasitaria puede activamente interferir con la adquisición de la estrategia de producción en palomas. La semejanza entre este tipo de situación donde los individuos eligen entre dos estrategias (producción y parasitismo) y aquellas en que individuos eligen entre frecuencias de reforzamiento diferentes puede ser más que superficial: los individuos que se alimentan en grupo podrían estar eligiendo aquella actividad que optimice la cantidad de energía consumida, o algún otro parámetro de decisión (Stephens y Krebs, 1986). Sin embargo, una diferencia importante es que en el primer caso la mejor elección no de-

pende únicamente de las condiciones del medio (o programas de reforzamiento) sino también de las decisiones que los otros individuos del grupo hayan tomado. Una complicación adicional es que no es evidente que las reglas de aprendizaje aplicables a relaciones entre estímulos (por ejemplo Rescorla y Wagner, 1972), puedan emplearse apropiadamente en situaciones que demandan aprender a distribuir patrones de comportamiento ya existentes. La necesidad de generar reglas que describan apropiadamente la contribución de la experiencia reciente en situaciones de elección individuales y de grupo es evidente. Finalmente, varios factores adicionales contribuyen a la complejidad de este fenómeno: por ejemplo, la dimensión de dominancia-subordinación, el intercambio de individuos entre poblaciones y la longevidad de los individuos parecen ser, intuitivamente, factores potencialmente importantes.

En conclusión, el estudio de la difusión conductual o cultural ha sido conducido en disciplinas que en muchas ocasiones se han desarrollado independientemente. El interés de los psicólogos ha sido identificar los factores proximales que favorecen el aprendizaje mediado socialmente en situaciones de laboratorio estrictamente controladas, y que son en muchas ocasiones radicalmente diferentes de los problemas que esos individuos enfrentan en sus ambientes naturales. Por otro lado, la tradición de investigación biológica al enfatizar la contribución de factores distales (o funcionales) ha acumulado abundante información de campo y experimental que explica el porque el aprendizaje mediado socialmente debe ocurrir y cual es la solución óptima en cada caso. Una mayor interacción entre estas dos tradiciones conceptuales y de investigación aseguraría un mejor entendimiento del cómo y por qué el aprendizaje mediado socialmente es tan común en grupos animales y humanos.

REFERENCIAS

- Nota 1. Posadas-Andrews y Nieto, J. (1984) Social transmission of food aversions in adult rats. *XXXIII International Congress of Psychology*, september, pp. 112.
- Nota 2. Posadas-Andrews y Vasquez, A.M. (1985) La ingestión de un sabor novedoso antes de la intoxicación con plomo en las ratas madres produce aversión condicionada en sus crías. *Manuscrito inédito*.
- Nota 3. Posadas-Andrews, A., Campos, E. and Nieto, J. (1986) Establishment of conditioned taste aversion in the rat as result of perezona injections, and its blockage by aspirine and morphine. *En preparación*.
- Barnard, C. J. (1984). *Producers and Scroungers: Strategies of exploitation and parasitism*. New York: Champam and Hall.
- Barnard, C. J. y Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29, 543-550.
- Beck, B. B. (1974). Baboons, chimpanzees, and tools. *Journal of Human Evolution*, 3, 509-516.
- Bond, N. W. (1984) The poisoned partner effect in rats: Some parametric considerations. *Animal Learning and Behavior*, 12, 89-96.
- Bonner, J. T. (1980) *The evolution of culture in animals*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Boyd, R. y Richerson, P.J. (1983). The cultural transmission of acquired variation: Effects on genetic fitness. *Journal of Theoretical Biology*, 100, 657-656.

- Boyd, R. y Richerson, P. J. (1985) *Culture and the Evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Capretta, P.J. y Rawls, L.H. III. (1974). Establishment of a flavor preference in rats: Importance of nursing and weaning experience. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86, 670-673.
- Cavalli-Sforza, L.L. y Feldman, M.W. (1981). *Cultural transmission and evolution: A quantitative approach*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Coombs, S.S., Revusky, S. y Lett, B.T. (1980). Long delay taste aversion learning in an unpoisoned rat: exposure to a poisoned partner as the US. *Learning and Motivation*, 11, 256-266.
- Cook, L.M., Brower, L.P. y Alcock, J. (1969). An attempt to verify mimetic advantage in a neotropical environment. *Evolution*, 23, 339-345.
- Davis, J.M. (1973). Imitation: A review and critique. En P.P.G. Bateson y P.H. Klopfer (eds): *Perspectives in Ethology*, volume 1. New York: Plenum Press, pp. 43-72.
- Dickinson, A. (1980). *Contemporary animal learning theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Domjam, M. (1977). Attenuation and enhancement of neophobia for edible substances. En L.M. Baker, M. Best y M. Domjam (eds): *Learning mechanisms in food selection*. Baylor, TX: Baylor University Press, pp. 77-100.
- Fagen, R.M. (1981). *Animal play behavior*. New York: Oxford University Press.
- Fisher, J. y Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42, 347-357.
- Galef, B. G. Jr. (1971) Social effects in the weanling of domestic rat pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 75, 358-362.
- Galef, B. G. Jr. (1976) Social transmission of acquired behavior: A discussion of tradition and social learning in vertebrates. *Advances in the study of behavior*, 6, 77-100.
- Galef, B. G. Jr. (1983). Utilization by norway rats (*R. norvegicus*) of multiple messages concerning distant foods. *Journal of Comparative Psychology*, 97, 364-371.
- Galef, B. G. Jr. (1985). Social learning in wild norway rats. En T. D. Johnston y A. T. Pietrewicz (eds): *Issues in the ecological study of learning*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, pp. 143-166.
- Galef, B. G. Jr. y Clark, M. M. (1971a). Parent-offspring interactions determine time and place of first ingestion of solid food by wild rat pups. *Psychonomic Science*, 25, 15-16.
- Galef, B. G. Jr. y Clark, M. M. (1972b) Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 75, 341-357.
- Galef, B. G. Jr. y Heiber, L. (1976) Role of residual olfactory cues in the determination of feeding site selection and exploration patterns of domestic rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 727-738.
- Galef, B. G. Jr. y Henderson, P. W. (1972). Mother's milk: A determinant of the feeding preference of weanling rat pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 78, 213-219.
- Galef, B. G. Jr. y Sherry, D. F. (1973) Mother's milk: A medium for transmission of cues reflecting the flavor of mother's diet. *Journal of Comparative and Physiological Psychological*, 83, 374-378.
- Galef, B. G. Jr., Wigmore, S. W. y Kenneth, D. J. (1983) A failure to find socially mediated taste aversion learning in norway rats (*R. norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97, 358-363.
- García, J. (en prensa) Unification of classical conditioning and taste aversion learning. *Animal Learning*
- Gemberling, G. A. (1984) Ingestion of a novel flavor before exposure to pups injected with lithium chloride produces a taste aversion in the mother rat (*r. norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 98, 285-301.
- Giraldeau, L. A. y Lefebvre, L. (1986) Exchangable producer and scrounger roles in a captive flock of feral pigeons: a case for the skill-pool effect. *Animal Behaviour*, 34, 797-803.
- Giraldeau, L. A. y Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behavior in pigeons. *Animal-Behavior*. (en prensa).
- Hinde, R. A. y Fisher, J. (1951). Further observation on the opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 44, 393-396.
- Jouventin, P., Pasteur, G. y Cambefort, J. P. (1976) Observational learning of baboons and avoidance of mimics. *Evolution*, 31, 214-218.
- Kawai, M. (1963). On newly acquired behaviours of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima island. *Primates*, 4, 113-114.
- Kawai, M. (1965). Newly acquired precultural behaviour of the natural troop of Japanese monkeys of Koshima islet. *Primates*, 6, 1-30.

- Krebs, J. R. (1973). Social learning and the adaptive significance of mixed-species flocks of chickadees. *Canadian Journal of Zoology*, 51, 1275-1288.
- Lavin, M. J., Freise, B. y Coombs, S. (1980). Transferred flavor aversions in adult rats. *Behavioral and Neural Biology*, 28, 15-33.
- Lefebvre, L. (1986). Cultural diffusion of a novel food-finding behavior in urban pigeons: an experimental field test. *Ethology*, 71, 295-304.
- Lefebvre, L. y Palameta, B. (1987). Mechanisms, ecology, and population diffusion of socially-learned food-finding behavior in feral pigeons. En P. R. Zentall y B. G. Galef, Jr. (eds): *Social learning: A psychological approach*. En prensa.
- Leon, M. (1975). Dietary control of maternal pheromone in the lactating rat. *Physiology and Behavior*, 14, 311-319.
- Lumsden, L. J. y Wilson, E. O. (1981) *Genes, mind and culture: The coevolutionary process*. Cambridge, Ma.: Harvard University Press
- Mackintosh, N. J. (1974). *The psychology of animal learning*. London: Academic Press.
- Mainardi, D. (1981). Tradition and social transmission of behavior in animals. En G. W. Barlow y J. Silverberg (eds): *Sociobiology: Beyond nature/nurture?* Boulder, Co: Westview Press, pp. 227-251.
- Marler, P. y Tamura, M. (1964) Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science*, 141, 1483-1496.
- Maynard-Smith, J. (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Meire, P. M. y Eryvynck, A. (1986) Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussel (*Mytilus edulis*)? *Animal Behaviour*, 34, 1427-1435.
- Miller, N. E. y Dollard, J. (1941). *Social learning and imitation*. New York: McGraw-Hill.
- McGrew, W. C., Tutin, C. F. G. y Baldwin, P. J. (1979). Chimpanzees, tools and termites: Cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania and Rio Muni. *Man*, 13, 185-214.
- Mundinger, P. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethology and Sociobiology*, 1, 183-223.
- Norton-Griffiths, M. (1967). Some ecological aspects of the feeding behaviour of the oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the edible mussel *Mytilus edulis*. *Ibis*, 109, 412-424.
- Palameta, B. y Lefebvre, L. (1985). The social transmission of a food-finding technique in pigeons: what is learned? *Animal Behaviour*, 33, 892-896.
- Posadas-Andrews, A. y Roper, T. J. (1983). Social transmission of food preferences in adult rats. *Animal Behaviour*, 31, 265-271.
- Pulliam, H. R. (1983). On the theory of gene-culture coevolution in a variable environment. En R. L. Møllgren (ed): *Animal cognition and behavior*. Amsterdam: North-Holland, pp. 427-443.
- Romanes, G. J. (1885) *Mental evolution in animals*. London: Kegan Paul, French.
- Rescorla, R. A. y Wagner, A. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A. H. Black y W. F. Prokasy (eds): *Classical conditioning, current theory and research*. New York: Appleton Century.
- Sherry, D. F. y Galef, B. G. Jr. (1984). Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour*, 32, 937-938.
- Skinner, B. F. (1969). *Contingencies of reinforcement: A Theoretical Analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, Inc.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton, NJ.: Princeton University Press.
- Stierhoff, K. A. y Lavin, J. J. (1982). The influence of rendering rats anosmic on the poisoned-partner effect. *Behavioral and Neural Biology*, 34, 180-189.
- Strupp, B. J. y Levitsky, D. A. (1984). Social transmission of food preferences in adult hooded rats (*R. norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 98, 257-266.
- Swynnerton, C. F. M. (1942). Observations and experiments in Africa by the late CFM Swynnerton on wild birds eating butterflies and the preference shown. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 154, 10-46.
- Thorpe, W. H. (1963). *Learning and instinct in animals*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- van Lawick-Goodall, J. (1973). Cultural elements in a chimpanzee community. En E. Menzel (ed): *Pre-cultural primate behavior*. Basel: Karger, pp. 144-184.
- von Steining, F. (1950). Beiträge zur soziologie und sonstigen biologische der wanderratte. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 7, 356-379.
- Wyrwicka, W. (1978) Imitation of mother's inappropriate food preference in weanling kittens. *Pavlovian Journal of Biological Sciences*, 13, 55-72.