

EFFECTOS DEL CONTRASTE SUCESIVO NEGATIVO CONSUMATORIO EN RATAS HIPERTENSAS: ¿UNA CUESTIÓN DE MEMORIA O DE EMOCIÓN?

Mariana Ventoséela, Alba Elisabeth Mustaca¹
Universidad de Buenos Aires, Argentina

ABSTRACT

It was found that when comparing spontaneously hypertensive rats with normotensive Wistar-Kyoto (WKY) rats, the former appeared to be more emotional, reactive, hyperactive and showed a poorer performance when doing learning tasks. On the other hand, when rats were given a 32% sucrose solution, five sessions a day, during 10 days and then it was unexpectedly shifted to a 4% saccharose solution, their intake was significantly lesser compared with the one of the animals which had always been given a 4% sucrose solution. This frustration effect is referred to known as consecutive successive negative contrast (CSNC). This phenomenon is related to analogous emotional stress reactions against aggressive stimuli. In this article it is shown that hypertensive rats exhibit a longer and more intense CSNC effect than the WKYs rats. These results are similar to other studies that show high emotionality in rats in comparison with others. On the other hand, it also supports the emotional theories of frustration.

Key words: *hypertension, frustration, contrast effects, rats.*

1 Laboratorio de Psicología Experimental y Aplicada (PSEA) IIM "A. Lanari".

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Agradecimientos

Este trabajo fue parcialmente financiado por CONICET y por UBACYT. Agradecemos a Carlos Pirola y su equipo de investigación la generosa entrega de todos los animales que se usaron en este trabajo. Un recuerdo especial para Charles Flaherty, recientemente fallecido, quien fue y sigue siendo un inspirador de la mayoría de las investigaciones realizadas por el laboratorio PSEA.

Dirección: Alba Elisabeth Mustaca IIM "A. Lanari"-PSEA Ctes. de Malvinas 3150 1428 Buenos Aires Argentina. E-mail: mustaca@psi.uba.ar

RESUMEN

Se encontró que las ratas espontáneamente hipertensas (SHRs) son más emocionales, reactivas e hiperactivas y tienen un rendimiento más pobre en algunas tareas de aprendizaje comparadas con controles genéticamente similares pero normotensas, Wistar-Kyoto (WKYs). Por otra parte, cuando los animales tienen acceso a una solución azucarada 32% en sesiones de 5 minutos durante 10 días, y luego se les presenta sorpresivamente una al 4%, su consumo es significativamente menor que el de animales que siempre recibieron el 4%, produciendo un efecto de frustración llamado contraste negativo sucesivo consumatorio (CNSc). Este fenómeno está relacionado con reacciones emocionales de estrés análogos a la presentación de estímulos aversivos. En este trabajo se muestra que las ratas hipertensas exhiben un efecto de CNSc más intenso y prolongado que las ratas WKYs. Estos resultados son acordes a otros trabajos que muestran una alta emocionalidad de las ratas SHRs en comparación con otras. Por otra parte apoya las teorías emocionales de la frustración.

Palabras clave: hipertensión, frustración, efectos de contraste, ratas.

En algunos experimentos se hallaron diferencias comportamentales, fisiológicas y neurales entre las ratas espontáneamente hipertensas (SHRs), sus controles genéticamente similares pero normotensas Wistar-Kyoto (WKYs) y otras cepas como las Wistar o Sprague-Dawley (SD). En esta introducción nos centraremos sólo en los estudios que indican que las ratas SHRs tienden a exhibir menor rendimiento en tareas de aprendizaje y memoria y mayor emocionalidad y conducta motriz que las WKYs.

El rendimiento y la memoria de las ratas SHRs tiende a ser menor que las de las controles. Por ejemplo, en un programa discriminativo de razón fija, Loupe, Schoreeder y Tessel (1995) hallaron un aprendizaje más lento en las SHRs comparadas con sus controles. Nakamura, Caldas, Fiorini,

Chagas y Vásquez (1996) evaluaron en ratas SHR y Wistar su adquisición en el laberinto radial de 8 brazos en el que incorporaron dos intervalos de demora (5 segundos y una hora) entre el cuarto y quinto brazo de elección, para evaluar mejor la memoria de trabajo y de largo término. Las SHRs tuvieron más errores, aunque no significativos, en las sesiones de adquisición y en los intervalos de 5 seg., pero muy significativos en las pruebas con un intervalo de retardo de una hora. Estos resultados sugieren que las ratas SHR tienen alterada la memoria de largo término.

Wyss, Chambless, Kadish y Groen (2000) evaluaron el aprendizaje espacial en un laberinto de agua en ratas SD, SHR y WKY a los 3, 12, 18 y 24 meses de edad. Las tres cepas mostraron una declinación de la memoria y del aprendizaje a los 18 y 24

meses, pero sólo las SHR de 12 meses tuvieron un desempeño peor respecto de las otras dos cepas. En el mismo sentido, Wyss, Fisk, y Van Groen (1992) hallaron que las ratas SHR de 12 meses comparadas con SD y SHR tratadas con captopril, una droga para mantenerlas normotensas, tenían un rendimiento menor en el aprendizaje del laberinto radial de 8 brazos. En contraste, las SHR de 3 meses aprendieron la tarea más rápido y con menos errores que los otros grupos. Estos hallazgos indicarían que las deficiencias de las ratas SHR suelen aparecer a la edad madura y que una droga antihipertensiva mejora su rendimiento. Otros resultados mostraron un aprendizaje similar en ratas SHR y WKY comparadas con las SD. Por ejemplo, Giovanni (2002) evaluó la respuesta de SHR, WKY y SD de 6, 12 y 20 meses de edad en un laberinto de agua. Las tres cepas mostraron el mismo rendimiento a los 20 meses pero la tasa de declinación en función de la edad fue diferente. Tanto las SHR como las WKY mostraron un déficit moderadamente mayor respecto de las SD a los 6 y 12 meses y la velocidad de nado fue mayor en las SHR en todas las edades. Estos resultados, a diferencia de los anteriores de Wyss, Fisk, y Van Groen (1992), sugieren que el decremento de las respuestas de aprendizaje de las ratas SHR no parece deberse exclusivamente a la hipertensión, ya que sus controles genéticamente similares respondieron igual que las hipertensas. Otros trabajos refuerzan esta

conjetura. Gattu (1997) refiere un conjunto de experimentos que pueden aclarar algunas cuestiones. El autor comparó ratas SHR, WKY y Wistar de 12 semanas en un laberinto de agua y en una tarea de evitación pasiva. Las SHR mostraron una deficiencia en el aprendizaje y reaprendizaje de las dos tareas comparadas con las otras dos cepas de ratas. Para averiguar si el bajo rendimiento de las ratas SHR fue por el estado de hipertensión, realizó otros dos experimentos. En uno las probó en las mismas tareas a las 4 semanas de edad, hallando que las tres cepas mostraron menor rendimiento comparadas con las ratas adultas. Además, las SHR tuvieron una performance más pobre que las otras dos cepas en el reaprendizaje de las mismas tareas. En el otro experimento, se las mantuvo normotensas desde el nacimiento mediante la administración crónica de hidralazina una droga antihipertensiva. A pesar de ello, las SHR siguieron mostrando las mismas deficiencias cognitivas observadas anteriormente. Esto indicaría que no es el estado de hipertensión en sí mismo lo que provoca las alteraciones en el aprendizaje de las ratas SHR sino posibles alteraciones en el sistema nervioso central. El mismo autor comparó los receptores colinérgicos centrales en las SHR y en las otras dos cepas. Halló menor densidad de receptores muscarínicos en las ratas SHR respecto de sus controles en zonas cerebrales que involucran la regulación autónoma. Además la disminu-

ción de los receptores colinérgicos y nicotínicos fue mayor a las 12 semanas de edad en las ratas SHR comparadas con sus controles. Estos y otros resultados obtenidos con estudios *in vitro* de las regiones cerebrales mostraron en general que estas alteraciones preceden al estado de hipertensión y que reflejarían la expresión disminuida de los receptores nicotínicos de la corteza, que a la vez pueden provocar un rendimiento menor en tareas de aprendizaje y la memoria de las ratas SHR.

En otras clases de aprendizaje las ratas hipertensas muestran un mejor o igual rendimiento que sus controles. Por ejemplo, Lukaszewska y Niewiadomska (1995) evaluaron a ratas SHR y normotensas en la adquisición, retención con 2 meses de intervalo y aprendizaje de inversión en experimentos de discriminación simultánea a los brillos y discriminación condicional de respuestas locomotoras direccionales. Las SHR de 3 y 19 meses de edad dominaron la tarea de discriminación de brillos más rápido e hicieron menos errores que sus controles. En otro experimento, en el cual se usaron ratas jóvenes, no hubo diferencias en la elección discriminativa de respuestas locomotoras entre los dos grupos de animales. Los autores concluyeron que las SHR parecen aprender mejor que los controles cuando los estímulos son visuales y exteroceptivos.

Algunos resultados contradictorios respecto del aprendizaje pueden explicarse en función de diferencias emo-

cionales entre las SHRs y sus controles. Las ratas SHRs son más hiperactivas e hiperresponsivas ante estímulos nuevos que van acompañadas con un aumento de la respuesta cardiovascular comparadas con ratas normotensas (Lundin y Thoren, 1982; McCarty, 1983). También existe un mayor incremento de la activación del eje hipotalámico-pituitario-adrenocortical (HPA) en las ratas SHRs que en las WKYs ante estímulos estresantes (Krukoff, MacTavish y Jhamandas, 1999). Una de las maneras de evaluar la emocionalidad y la activación es mediante el aprendizaje de evitación activa y pasiva. Berger y Starzec (1988) compararon el aprendizaje de evitación activa en operante libre en ratas SHR y WKY, con dos intensidades de choques eléctricos. Los resultados mostraron que las ratas SHRs recibieron menos choques y tuvieron un mayor porcentaje de respuestas de evitación respecto de sus controles. Para investigar si el rendimiento superior de las SHRs dependía de su capacidad de aprendizaje, en un segundo experimento agregaron diferentes intervalos de choques señalados que producen adquisiciones más o menos rápidas (60 y 10 seg. respectivamente). Las ratas SHRs tuvieron un mejor rendimiento en los intervalos largos y las WKYs, en los cortos. Este resultado indicaría que las WKYs tienen un mejor rendimiento en tareas más complejas, mientras que las ratas SHRs son más reactivas y con mayor tendencia a moverse respecto de las

WKY. Por tanto, los resultados del primer experimento no parecen deberse a una mayor capacidad de aprendizaje de las SHR, sino a su mayor actividad. Knardahl y Karlsen (1984) reforzaron esas conclusiones al evaluar el rendimiento, ambulación, pararse en dos patas y la cantidad de corticosterona en el plasma sanguíneo de ratas SHR y WKY en una tarea de evitación pasiva, en el cual los niveles altos de activación motriz dificultan la tarea. El rendimiento de las SHR fue menor que en las ratas controles, el nivel de corticosterona fue el mismo en ambos grupos y no hubo correlación entre el porcentaje de ambulación y el nivel de corticosterona. Además, las ratas hipertensas tuvieron más ambulación, comportamiento de pararse en dos patas y menor inmovilidad que las controles. Los autores concluyen que el rendimiento superior de las SHR en tareas de evitación activa puede deberse más al nivel de actividad locomotriz que a una mayor capacidad de aprendizaje. Por otra parte, Hårdárd, Carlsson, Jern, Larsson, Lindh y Svensson (1985) hallaron diferencias en la reactividad ante un estímulo auditivo y en el campo abierto entre ratas SHR, WKY y Wistar. Las SHR, comparadas con las WKY, desplegaron más respuestas de ambulación y pararse en dos patas en el campo abierto. Sin embargo, la respuesta de susto y de congelamiento fueron más reducidos en las SHR que en las otras dos cepas. Si bien los autores concluyen que las SHR exhiben menos miedo que las ratas controles,

los resultados pueden deberse simplemente a competencia entre respuestas periféricas. La tendencia a moverse de las SHR puede reducir la probabilidad de que expresen las respuestas de congelamiento o de susto.

Armario, Gavaldá y Martá (1995) compararon respuestas endocrinas y comportamentales ante una tarea de natación forzada en 5 cepas de ratas, entre las cuales estaban las SHR y WKY. Los datos que resultan más relevantes para nuestro tema son que las ratas WKY mostraron una mayor cantidad de respuestas pasivas respecto de las SHR. Además la hiperglucemia inducida por el estrés fue más alta en las SHR respecto de las WKY.

Knardahl y Murison (1989) estudiaron la respuesta de activación de corticosterona y renina durante el aprendizaje de evitación de dos vías en ratas SHR y WKY. Los niveles de corticosterona y renina en el plasma sanguíneo se midieron después de las sesiones 1, 5 y 14. Durante la sesión 5 los dos grupos habían dominado el aprendizaje de evitación. Sin embargo, las SHR tuvieron una tendencia no significativa a exhibir un incremento mayor de corticosterona y menores niveles de renina respecto de las WKY. En este caso, la actividad neuroendocrina no parece correlacionarse con el rendimiento, aunque sugiere la existencia de una mayor emocionalidad en las ratas SHR.

Otros resultados experimentales indican la existencia de alteraciones neurales en las ratas hipertensas. Ya

se informó en un apartado anterior que esa cepa mostraba una disminución de receptores nicotínicos respecto de sus controles. Por otra parte, Astrid, Linthorst, Mark, Broekhoven, Wybren, De Jong, Tjeerd, Van Wimersman y Dirk (1992) hallaron alteraciones en los receptores de dopamina en el sistema central de las ratas SHR.

En conclusión, las ratas SHRs parecen tener un menor rendimiento en pruebas de aprendizaje y memoria, especialmente en pruebas de aprendizaje espacial y si aumenta la complejidad de las tareas. Las deficiencias suelen aparecer más en la etapa madura que en edades más tempranas. En cuanto a los procesos involucrados, la mayoría de los resultados experimentales parecen indicar que son de origen central y no producto de la hipertensión en sí misma, aunque unos pocos sugieren que las drogas antihipertensivas mejoran el rendimiento de las SHRs.

Respecto a aspectos afectivos, los estudios sugieren que las ratas hipertensas tienden a ser más hiperactivas y emotivas, aunque no expresen más miedo que sus controles. Estas características parecen deberse más a alteraciones del sistema nervioso central y del eje HPA que a la hipertensión en sí misma.

En el paradigma de contraste sucesivo negativo consumatorio (CSNc) los animales se entrenan para recibir un reforzador de un valor consistente, por ejemplo 32% de agua azucarada. Si ese reforzador en forma sorpresiva disminuye su valor, por

ejemplo al 4%, los animales consumen menos cantidad durante un tiempo limitado, comparado con sujetos controles que siempre consumieron la solución al 4%. Además, las ratas realizan más comportamientos de ambulación y elevación en las patas traseras que los controles durante las sesiones de cambio de la solución. Este fenómeno, se estudió en una amplia variedad de especies, incluyendo roedores, primates y humanos (ej. Mustaca, A.; Bentosela, M. y Papini, M. (2000) y en diversas situaciones experimentales (ej. Mustaca, A. y Bentosela, M. (2000). Hay varias teorías sobre este fenómeno. La mayoría de ellas se basan en la inducción de estados emocionales aversivos (ej. Amsel, 1958, 1992; Flaherty, 1982, 1996). Amsel, para definir ese estado creó un concepto teórico llamado *frustración*. Los sujetos comparan el reforzador actual con el esperado y tienen una respuesta emocional inicial incondicionada semejante a la presentación de estímulos aversivos. Las teorías emocionales de la frustración se confirmaron a través de numerosas evidencias empíricas. Por ejemplo, en ratas se hallaron alteraciones de la respuesta social y sexual inmediatamente después de la experiencia de frustración (ej. Mustaca y Martínez, 2000; Mustaca, Martínez y Papini, 2000; Freidin y Mustaca, 2004), disminución de la percepción del dolor después el segundo día de devaluación del reforzador (Mustaca y D'Ambros, datos no publicados), respuestas más energéticas (Dudley y Papini, 1995) y

aprenden una conducta nueva para escapar del estímulo que provoca frustración (Daly, 1974). Se encontró además una elevación de corticosterona en el plasma sanguíneo de las ratas sometidas al CSNc durante el segundo día de la experiencia de frustración (Flaherty, 1985, 1998) y un decremento de la función inmunológica (Mustaca, 1995). Los efectos desaparecen con drogas tranquilizantes, tales como amobarbital, clordiazepoxido y cloropromazina, no así con las drogas antipsicóticas (Flaherty y col., 1986, 1992). Por otra parte, Freidin y Mustaca (en prensa) mostraron que, al igual de las drogas tranquilizantes, la oportunidad de copular a ratas machos antes de la segunda experiencia de devaluación del refuerzo elimina el efecto de frustración, no así si copulan antes del primer día de cambio de solución.

Otro de los aspectos a tener en cuenta en el CNSc es la existencia de factores cognitivos, al menos como condición necesaria, ya que los animales deben tener la capacidad de comparar el refuerzo devaluado con el recibido previamente durante las sesiones de precambio y reaccionar en consecuencia.

La comparación del CNSc con ratas seleccionadas en función de parámetros emocionales, obtuvieron resultados confusos. Brush (1985) seleccionó ratas que las llamó *Syracusas de baja evitación* (SBE), emotivas y reactivas y *Syracusas de alta evitación* (SAE), menos emocionales y reactivas. Cuando se probaron en el CNSc, las

SBE mostraron un contraste más intenso y prolongado que las SAE (Flaherty y Rowan, 1989). En contraste con esos hallazgos, las ratas reactivas y más emocionales Maudsley (MR) comparadas con las Maudsley menos reactivas (MNRA) exhibieron un contraste consumatorio menor. Además, ninguno de los grupos fue sensible al efecto de las drogas tranquilizantes (Rowan y Flaherty, 1991). Tomados en conjunto, estos resultados sugieren que no se puede predecir linealmente la respuesta de contraste en los animales seleccionados en función de su reactividad emocional (Flaherty, 1996).

El objetivo del siguiente experimento es evaluar el efecto de frustración mediante el paradigma de CNSc en ratas SHR y WKY. Si nos centramos en los antecedentes de que las ratas SHR son más emocionales, hiperreactivas y tienen alteraciones del eje HPA se puede conjeturar que la frustración será más intensa y/o de mayor duración que las de sus controles genéticamente similares. Sin embargo, de acuerdo a los resultados experimentales mencionados en el último apartado esta predicción hay que tomarla con precaución. Por otra parte, debido a que también existen factores cognoscitivos en el proceso de frustración, se podría esperar un efecto de contraste más débil en las SHR respecto de las controles. Sin embargo, esta última predicción es menos fuerte que la anterior, debido que algunos estudios experimentales sugieren que el requerimiento de la

memoria en el paradigma de CSNc es escaso (ej. Bentosella, Muzio, Dámbros y Mustaca, en prensa).

MÉTODO

SUJETOS

Se entrenaron un total de 31 ratas adultas, de las cuales 15 eran de la cepa *Wistar Kyoto* (WKY), 8 hembras y 7 machos y 16 ratas espontáneamente hipertensas (*SHR*), 8 hembras y 8 machos, criadas en el bioterio del Instituto de Investigaciones “A. Lanari” y cedidas gentilmente por el Dr. Carlos Pirola y su equipo de hipertensión. Los animales tenían un peso *ad libitum* promedio de 253 gramos (entre 197 y 393 gramos).

Una semana antes del comienzo del experimento, los sujetos se colocaron en jaulas individuales donde tenían libre acceso al agua. Allí se redujo gradualmente la cantidad de alimento que se les proporcionaba diariamente hasta que alcanzaron el 80-85% de su peso *ad libitum*. Los animales fueron mantenidos en dichas condiciones a lo largo del experimento y estuvieron expuestos a un ciclo diario de luz-oscuridad de 12 horas (luz de 7 a 19 h).

APARATOS

Se utilizaron cuatro cajas de condicionamiento marca MED, de 24.1 centímetros de frente, 29.2 centímetros de largo y 21 centímetros de alto. El piso era de barras de aluminio de 0.4 centímetros de diámetro, se-

paradas unas de otras por espacios de 1.1 centímetros. En el centro de una de las paredes laterales, había un hueco de 5 centímetros de ancho, 5 centímetros de alto y 3.5 centímetros de profundidad, ubicado 1 centímetro sobre el piso. El tubo del bebedero se insertaba en el orificio desde afuera de la caja, sobresaliendo aproximadamente 2 centímetros dentro del mismo. Las ratas tenían que introducir su cabeza en el hueco para lograr consumir el refuerzo. Para alcanzar el tubo del bebedero, los animales interrumpían un haz de luz de un par de células fotoeléctricas ubicadas al costado del bebedero, conectadas a una computadora que registraba el tiempo que las ratas interrumpían el haz de luz. La variable dependiente fue el tiempo que los animales permanecían en contacto con el bebedero. Esta medida correlaciona positivamente con el consumo (Mustaca, A., Freidín, E. y Papini, M. (2002). En la pared opuesta al bebedero, en el rincón superior izquierdo, había una luz que iluminaba la caja durante la sesión. Cada caja estaba inserta en un cubículo de madera que se cerraba durante el entrenamiento.

Como reforzadores se utilizaron soluciones de sacarosa al 32 y 4% (p/v), preparadas mezclando 32 ó 4 gramos, respectivamente, de azúcar comercial con 100 mililitros de agua de la canilla.

PROCEDIMIENTO

Los sujetos se dividieron en cuatro grupos independientes, de acuerdo a su

peso, de manera que tuviesen un promedio y desvío estándar similares y contrabalanceados en cuanto al sexo. Un día antes del inicio del experimento, todos los sujetos tuvieron acceso en sus jaulas a 20 mililitros de la solución que obtendrían durante la fase de precambio, para evitar posibles efectos de neofobia durante el entrenamiento. A lo largo del experimento se realizó una sesión diaria de 5 minutos, en la cual los animales tenían acceso a una de las soluciones de sacarosa. El entrenamiento se realizaba entre las 8 y 12 h.

Los nombres de los 4 grupos siguen el siguiente esquema: el número indica la concentración que los animales recibieron durante la fase de precambio (32 ó 4) y le sigue la abreviatura correspondiente a la cepa entrenada (WKY o SHR). Durante la fase de poscambio todos los grupos recibieron 4% de agua azucarada. El grupo 32 WKY estaba compuesto de 4 machos y 5 hembras, el grupo 32 SHR, de 3 hembras y 4 machos, el grupo 4 WKY, de 4 hembras y 3 machos y el grupo 4 SHR, de 4 hembras y 4 machos. La fase de precambio y la fase de poscambio tuvieron 10 y 5 sesiones, respectivamente, una por día.

Los resultados se analizaron mediante Análisis de Varianza (ANOVA) y comparaciones posteriores de a pares con el test LSD de Fisher.

RESULTADOS

Se eliminó del análisis estadístico una hembra del grupo 32 SHR porque se

enfermó durante la fase de precambio. Los demás animales consumieron las soluciones desde la primera sesión.

FASE DE PRECAMBIO

La figura 1 muestra el promedio de tiempo de bebedero de los grupos en función de las sesiones. Tanto los sujetos hipertensos como los controles aumentaron gradualmente el consumo de ambas sustancias sin observarse diferencias entre ellos ni en las concentraciones de azúcar consumido. Un Análisis de Varianza de 4 grupos independientes y sesiones como medidas repetidas confirma que no hay diferencias entre grupos, $F(3,26) = 0.76$, n.s., aunque sí entre sesiones, $F(9,234) = 29.70$, $p < 0.0001$, y en la interacción Grupos x Sesiones, $F(27, 234) = 1.70$, $p < 0.02$. La significación en la interacción Grupos x Sesiones se debe a que las curvas de aprendizaje se cruzan entre sí. Un ANOVA de cada sesión reveló que solamente la sesión 6 arrojó diferencias entre grupos, $F(3, 26) = 3.62$, $p < 0.03$. Una comparación de medias *post hoc* de Fisher indica que en esa sesión hubo diferencias significativas entre los grupos 32 WYK vs. 4 SHR.

FASE DE POSCAMBIO

Como es habitual en los fenómenos de contraste, la figura 1 muestra que los grupos 32 sufrieron una caída abrupta del tiempo de bebedero respecto de los respectivos controles 4. Este decremento fue más intenso en los animales del grupo de hipertensos (32

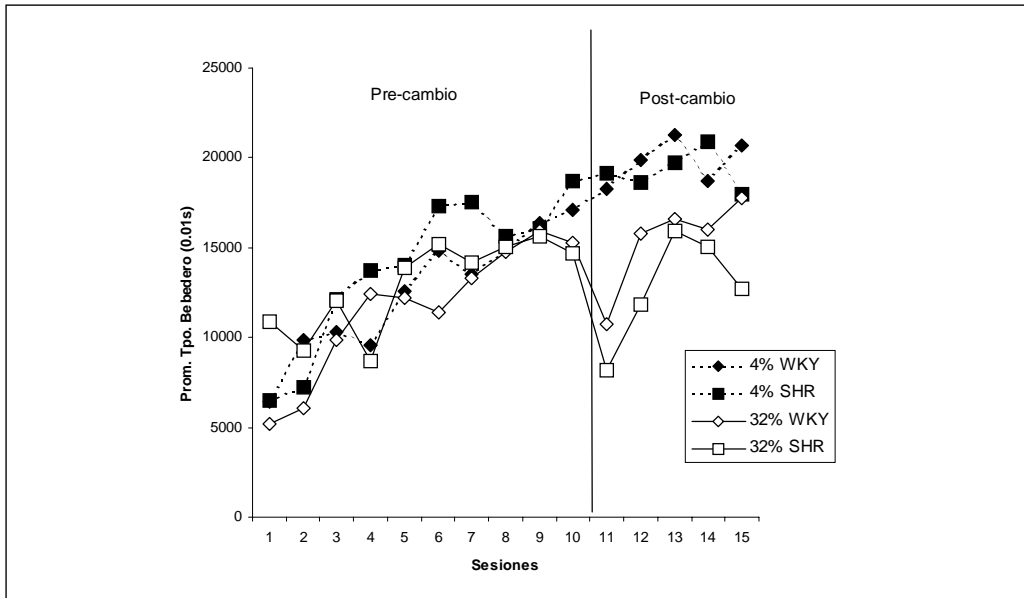


Figura 1. Promedio de tiempo de bebedero (0.01 seg.) de los grupos en función de las sesiones del contraste sucesivo negativo consumatorio (CNSc). 32 SHR y 32 WKY: Ratas espontáneamente hipertensas y genéticamente similares pero normotensas, respectivamente. Entrenamiento: 10 sesiones, una por día de 5 min., utilizando como reforzador 32% de agua azucarada (fase de precambio) y 5 sesiones la misma solución al 4% (fase de poscambio); 4 WKY y 4 SHR: se expusieron durante todo el experimento a 4% de agua azucarada. Véase el texto para mayor información.

SHR), ya que se observa una disminución mayor de la respuesta comparada con los sujetos del grupo 32 WKY y más inestable, porque tienen una recuperación de la respuesta en la sesión 13, pero vuelve a disminuir en las dos siguientes. En cambio, los sujetos del grupo 32 WKY tienen una conducta típica del contraste consumatorio: la respuesta va aumentando gradualmente hasta no diferenciarse de sus controles. Un ANOVA de las sesiones 11 a 15 indica diferencias significativas en el factor Grupos, $F(3,26) = 11.797$, $p < 0.0001$, Sesio-

nes, $F(4,104) = 8.090$, $p < 0.0001$ e Interacción Grupo por Sesiones, $F(12,104) = 2.157$, $p < 0.02$. Los ANOVA por cada sesión de poscambio y las comparaciones entre grupos con la prueba Fisher confirman las observaciones realizadas. Se encuentran diferencias significativas entre grupos en todas las sesiones de poscambio, Sesión 11, $F(3,26) = 116.237$, $p < 0.0001$, Sesión 12, $F(3,26) = 6.786$, $p < 0.002$, Sesión 13, $F(3,26) = 3.057$, $p < 0.05$, Sesión 14, $F(3,26) = 4.035$, $p < 0.02$ y Sesión 15, $F(3,26) = 3.935$, $p < 0.02$. Estos resultados nos permiten reali-

zar comparaciones *post hoc* con la prueba de Fisher para detectar entre qué grupos se hallan las discrepancias en función de las sesiones. Los más relevantes son los siguientes. Sesión 11, diferencias significativas entre los grupos 32 WKY vs. 4 WKY y 32 SHR vs. 4 SHR ($p < 0.0001$); Sesión 12, entre los grupos 32 WKY vs. 4 WKY, 32 SHR vs. 4 SHR y 32 WKY vs. 32 SHR, ($p < 0.04$); Sesión 13, entre los grupos 32 WKY vs. 4 WKY; Sesión 14, entre los grupos 32 SHR vs. 4 SHR, ($p < 0.02$) y Sesión 15, entre los grupos 32 SHR vs. 4 SHR y 32 WKY vs. 32 SHR, ($p < 0.03$). Estos resultados indican que los sujetos hipertensos frustrados tuvieron un contraste más intenso y prolongado, ya que durante las sesiones 12 y 15 consumieron significativamente menos que los del grupo 32 WKY y continuaron con diferencias entre sus propios controles, 4 SHR, hasta la sesión 15. La falta de contraste entre los grupos 32 SHR y 4 SHR durante la sesión 13 y la presencia del mismo en las dos sesiones siguientes podría indicar cierta labilidad emocional en las ratas hipertensas.

DISCUSIÓN

Se encontró que las ratas SHRs tienen déficit en el rendimiento de algunas tareas de aprendizaje y son más emocionales, reactivas e hiperactivas que sus controles.

Los resultados obtenidos en el experimento presentado sugieren que las alteraciones emocionales de las ratas SHRs se extienden a paradigmas

de frustración y que, en esta tarea, el aprendizaje y la memoria no exhiben déficit en el rendimiento. Los animales SHRs tienen una adquisición similar a los WKYs durante las sesiones de precambio. Sin embargo, responden más intensamente ante la devaluación sorpresiva de los reforzadores. Esto se manifiesta de dos maneras. Uno, porque consumen menos que las 32 WKYs y dos, porque el efecto de contraste dura más tiempo.

El consumo menor de las ratas hipertensas durante la fase de poscambio puede deberse a que son hiperactivas, impidiéndoles entonces pasar mucho tiempo quietas delante del bebedero. Sin embargo, esta hipótesis se descarta porque, ya que si fuera la actividad motriz en sí misma la causante de menor consumo, se tendrían que haber encontrado diferencias significativas en el consumo entre los grupos 32 SHR y 32 WKY y entre los 4 SHR y 4 WKY durante la fase de precambio. Una cuestión a medir en otros experimentos es la respuesta de ambulación y pararse en dos patas de los animales durante el poscambio. Probablemente estas conductas estén incrementadas en las ratas 32 SHRs más que en sus controles 32 WKY, reforzándose aún más la hipótesis de la existencia de una emocionalidad alterada de las ratas hipertensas.

Estos resultados son similares a los que se hallaron con las ratas selectivamente criadas de Syracuse y fortalece las teorías emocionales de los efectos de frustración.

REFERENCIAS

Amsel, A. (1992). *Frustration theory*. Cambridge, University Press.

Amsel, A. (1958). The role of frustrative nonreward in noncontinuous reward situations. *Psychological Bulletin*, 55, 102-119.

Armario, A.; Gavaldá, A. y Martá, J. (1995). Comparison of the behavioural and endocrine response to forced swimming stress in five inbred strains of rats. *Psychoneuroendocrinology*, 20, 879-890.

Astrid C. E.; Linthorst, M.H.; Broekhoven, W.; Tjeerd B.; Van Wimersma, G. y Dirk H. G. (1992). Versteeg Effect of SCH 23390 and quinpirole on novelty-induced grooming behaviour in spontaneously hypertensive rats and Wistar-Kyoto rats. *European Journal of Pharmacology*, 219, 23-28.

Bentosela, M.; Muzio, R.N. y D'Ambros, M. de los Á.; Altamirano, A.; Baratti, C. y Mustaca, Alba E. (en prensa). Posttrial Administration of Cholinergic Drugs does not Affect Consummatory Successive Negative Contrast in Rats. *International Journal of Comparative Psychology*.

Berger, D.F. y Starzec, J.J. (1988). Contrasting Lever-Press Avoidance Behaviors of Spontaneously Hypertensive and Normotensive Rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 102, 3, 279-286.

Brush, F.R. (1985). Genetic determinants of avoidance learning: mediation by emotionality? En: F.R. Brusca & Bruce Overmier (Eds.) *Affect, conditioning and cognition* (27-42). Hillsdale, N.J. Erlbaum.

Daly, H.B. (1974). Reinforcing properties of escape from frustration aroused in various learning situations. *Physiology of Learning and Motivation*, 8, 108-231.

Diana, G. (2002). Does hypertension alone lead to cognitive decline in spontaneously hypertensive rats? *Behavioural-Brain-Research*. 134, 1-2, 113-121.

Dudley, R. y Papini, M. (1995). Pavlovian performance of rats following unexpected reward omission. *Learning and Motivation*, 26, 63-82.

Evenden, J. y Meyerson B. (1999). The Behavior of Spontaneously Hypertensive and Wistar Kyoto Rats Under a Paced Fixed Consecutive Number Schedule of Reinforcement. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 63, 1, 71-82.

Flaherty, C.F. (1996). Incentive relativity. Cambridge, IK: Cambridge University Press.

Flaherty, C.F. y Rowan, G.A. (1989). Rats selectively bred to differ in avoidance behaviour also differ in responses novelty stress, in glycemic conditioning, and in reward contrast. *Behavioral and Neural Biology*, 51, 145-164.

Flaherty, C.F., Becker, H. C., Howard, C.; Checke, Susan y Rowan, Grace, A. (1992). Effect of chlorpromazine and haloperidol on negative contrast. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 42 (1), 111-117.

Flaherty, C.F.; Becker, H.C. y Pohorecky, L. (1985). Correlation of corticosterone elevation and negative contrast varies as a function of post shift day. *Animal Learning and Behavior*, 13, 309-314.

Flaherty, C.F. (1982). Incentive contrast: A review of behavioral changes following shifts in reward. *Animal Learning and Behavior*, 10, 409-440.

Flaherty, C.F., Grigson, P.S., y Rowan, G. A. (1986). Chlordiazepoxide and the determinants of negative contrast. *Animal Learning and Behavior*, 14, 315-321.

Freidin E.; Kamenetzky, G. & Mustaca, A. (en prensa). Anxiolytic-like effect of ejaculation upon frustration. *Learning and Behavior*.

Freidin, E. y Mustaca, A. (2004). Frustration and sexual behavior in male rats *Learning and Behavior*.

Gattu, M. (1997). Impaired cognition in spontaneously hypertensive rats: Role of central cholinergic receptors. *Dissertation-Abstracts-International:-Section-B:-The-Sciences-and-Engineering*, 57, 9-B, 5589.

Loupe, P.; Schroeder, S.R.; Tessel, R.E. (1995). FR discrimination training effects in SHR and microencephalic rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 51 (4), 869-876.

Gray, J.A. (1987). *The psychology of fear and stress*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Háyrð, E.; Carlsson, S.G.; Jern, S.; Larsson, K.; Lindh, A.S. y Svensson L. (1985). Behavioral reactivity in spontaneously hypertensive rats. *Physiology & Behavior*, 35, (4) 487-492.

- Knardahl, S. y Murison, R. (1989). Plasma corticosterone and renin activity during two-way active avoidance learning in spontaneously hypertensive and Wistar-Kyoto rats. *Behavioral-and-Neural-Biology*, 51, (3) 389-400.
- Knardahl, S. y Karlsen, K. (1984). Passive-avoidance behavior of spontaneously hypertensive rats. *Behavioral-and-Neural-Biology*, 42, 9-22.
- Krukoff, T.L.; MacTavish, D.; Jhamandas, J.H. (1999). Hypertensive rats exhibit heightened expression of corticotropin-releasing factor in activated central neurons in response to restraint stress. *Molecular Brain Research*, 65, 70-79.
- Lewis, M.; Alessandri, S.M. y Sullivan, M.W. (1990). Violation of expectancy, loss control, and anger expressions in young infants. *Development Psychology*, 26, 745-751.
- Lukaszewska, I. y Niewiadomska, G. (1995). The differences in learning abilities between spontaneously hypertensive (SHR) and Wistar normotensive rats are cue dependent. *Neurobiology of Learning and Memory*. 63, (1), 43-53.
- Lundin, S.; Thoren, P. (1982). Renal function and sympathetic activity during mental stress in normotensive and spontaneously hypertensive rats. *Acta Physiological*, 115, 115-124.
- McCarty, R. (1983). Stress, behavior and experimental hypertension. *Neuroscience Biobehavior*, 7, 493-502.
- Mustaca, A y Martínez, C. (2000). Respuestas agonísticas en ratas sometidas a frustración. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 32, 485-504.
- Mustaca, A. (1999). Respuestas rápidas bifásicas inmunológicas por frustración y euforia. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, (1), 90-110.
- Mustaca, A. y Bentosela, M. (1995). Estados psicológicos, salud y enfermedad. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 13, 101-119.
- Mustaca, A. y Bentosela, M. (2000). Contraste sucesivo negativo consumatorio en un programa de economía cerrada. *Interdisciplinaria*, 17, (1), 61-69.
- Mustaca, A.; Bentosela, M. y Papini, M. (2000). Consummatory Successive Negative Contrast in mice. *Learning and Motivation*, 31, 272-282.
- Mustaca, A.; Freidin, E. y Papini, M. (2002). Extinction of Consummatory Behavior in Rats. *International Journal of Comparative Psychology*, 3, 1-10.
- Mustaca, A.; Martínez, C. y Papini, M. (2000). Suppressing decrease of responses agonistic in rats in consummatory contrast. *International Journal of Comparative Psychology*, 13 (1-2), 91-100.
- Mustaca, A.E. y Bentosela, M. (1995). Estados psicológicos, salud y enfermedad. *Avances en Psicología Clínica Latinoamericana*, 13, (1), 53-57.
- Nakamura-Palacios; Caldas, C. K.; Fiorini, A.; Chagas, K. D.; Chagas K.N. y Vásquez E.C. (1996). Deficits of spatial learning and working memory in spontaneously hypertensive rats. *Behavioural Brain Research*, 74, (1-2), 217-221.
- Papini, M.R. y Dudley, R.T. (1997). Consequences of surprising reward omissions. *Review of General Psychology*.
- Rowan G.A. y Flaherty, C.F. (1991). Consummatory contrast effects in maudsley reactive and no reactive rats. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 115-124.
- Wyss, J.M.; Chambless, B.D.; Kalish, I.; Groen, T.W. (2000). Age-related decline in water maze learning and memory in rats: Strain differences. *Neurobiology-of-Aging*. 21 (5), 671-681.
- Wyss, J.M.; Fisk, G. y Van Groen, T. (1992). Impaired learning and memory in mature spontaneously hypertensive rats. *Brain-Research*. 592, (1-2), 13.

Recibido el 5 de noviembre de 2004 y aceptado el 17 de febrero de 2004

