

Análisis del comportamiento de bebida en la rata blanca: primera aproximación a un modelo etológico de la motivación

Joaquim J. Veà
Universitat de Barcelona

*Tradicionalmente se ha descrito la motivación como un constructo que define un cambio de estado del organismo que «causa» cambios conductuales, pero hay razones para suponer que el inicio de la conducta no depende sólo de fenómenos homeostáticos sino de ritmos conductuales regidos por un reloj interno coordinado con eventos ambientales. En el presente trabajo se propone un modelo formal del comportamiento de bebida de la rata (*Rattus norvegicus*) que incluya ambos aspectos, realizando registros del comportamiento con privación previa (bebida homeostática) y con bebida libre (bebida cíclica), realizando una simulación del modelo y contrastándolo con los datos empíricos. A partir de los datos obtenidos se incluye en el modelo, además de factores de tipo motivacional (respuesta a un déficit), un mecanismo de interacción informacional con el ambiente y con estructuras de tipo cognitivo.*

Palabras clave: motivación, bebida, modelos motivacionales, homeostasis, ritmos conductuales.

Traditionally, motivation has been described as a construct that defines a change in state of the organism that «causes» behavioral changes, but there are reasons for supposing that the activation of the behavior does not depend only on homeostatic phenomena but on behavioural rhythms regulated by an internal clock coordinated with environmental events. This paper proposes a rat drinking behavior formal model which includes both aspects; it records behavior with prior privation (homeostatic drinking) and free drinking (cyclic drinking), makes a simulation of the model and contrasts it with empirical data. On the basis of the data obtained, an information interaction mechanism related to the environment and cognitive structures is included along with motivational factors (deficit response).

Key words: motivation, drinking, motivational models, homeostasis, behavioral rhythms.

1. Introducción: Motivación, privación y comportamiento de bebida

Como sugiere Smith (1982) el concepto de motivación puede interpretarse como un concepto creado para describir una categoría de problemas que surgen al realizar un análisis funcional de la conducta. Este grupo de problemas se presenta al tratar de explicar los cambios conductuales contingentes a un ambiente invariable, cuando se producen en un intervalo de tiempo corto y son reversibles. En otras palabras, imaginemos una situación donde sometemos, en un ambiente controlado, a un organismo a una forma particular de estimulación y donde no se produce una respuesta esperada. Supongamos que esta respuesta se produce en otra ocasión exactamente en las mismas condiciones indicadas. En este caso estamos en condiciones —como indica Pfaff (1982)— de inferir un cambio de estado del organismo —al que llamamos «cambio de estado motivacional»— que «causa» el cambio conductual observado. Se supone pues que los estados del organismo subyacentes a este cambio observado¹ son independientes de las variables ambientales del momento, aunque no de las condiciones antecedentes del medio (Bolles, 1975) relacionadas con la satisfacción de las necesidades del organismo. Justificar estas observaciones implica suponer la alternancia de dos tipos de estado relacionados con las «causas» del comportamiento en un medio estable: por una parte un estado, que podríamos llamar «motivado», activa la conducta y otro estado «no motivado», que no produce esta activación. En esta concepción de la motivación se supone que una buena parte de la actividad está destinada al paso del estado «motivado» al estado «no motivado», relacionándose este último con unas características óptimas de equilibrio de los componentes del organismo. Por lo tanto las consecuencias de esta actividad —a las que se ha llamado reforzamiento cuando ésta es adaptada— son las que producen el cambio de estado. Como estas consecuencias están relacionadas fundamentalmente con la obtención de determinados productos, puede asimilarse, en algunos casos, el estado motivacional a un estado de desequilibrio fisiológico o a la ausencia observada de dicha sustancia (privación). A este proceso de regulación de los desequilibrios fisiológicos Cannon (1932) le llamó homeostasis. Consiste en la tendencia de los organismos a mantener un estado uniforme, a partir de un proceso de detección y ajuste. Si consideramos que el comportamiento adaptado del organismo es eficaz para la reducción de perturbaciones de este estado uniforme, podemos considerar la importancia que ha tenido el concepto de homeostasis en el estudio de la motivación.

Para algunos autores (McFarland, 1971; Rowland, 1980) la homeostasis es sinónimo de control ejercido por un proceso de retroalimentación negativa. Es decir que se presupone que las desviaciones del estado uniforme producen a su vez las condiciones necesarias para volver a este estado. Sin embargo

1. Ello supone que el concepto de motivación tiene un carácter lógico (Koch, 1941) y por lo tanto es una descripción funcional independiente de la estructura material del organismo.

hay que destacar que en la definición de homeostasis se especifica un estado meta pero no los mecanismos que conducen a este estado, que pueden ser diversos (Hogan, 1980).

En el caso del comportamiento de bebida esta distinción es interesante porque marca una diferencia importante entre el comportamiento de bebida normal y el regulador, a los que Fitzsimons (1972) llama bebida secundaria y primaria, respectivamente. En el comportamiento de bebida primario la ingestión de agua se lleva a cabo por una relación simple y proporcional con el déficit, producido básicamente por privación, ejercicio o cambios fisiológicos inducidos (hemorragia, inyección salina, etc.). En el comportamiento de bebida secundario no aparece ninguna relación entre una necesidad (desequilibrio) interna y el comportamiento de beber. El comportamiento de bebida secundario es el que introduce normalmente en el organismo el agua necesaria. Si las condiciones ambientales permanecen constantes la tasa de bebida está determinada por factores rítmicos, relacionados principalmente con los hábitos de comer (Oatley, 1971 y 1974; Zucker, 1971), y es independiente de la necesidad de agua. El animal genera una secuencia de episodios de bebida que, como promedio, supone la ingestión de la cantidad de agua adecuada, con lo que el animal anticipa las necesidades futuras de agua con un consumo regular. Scott Kraly (1984) señala un conjunto de evidencias sobre la distinción entre un comportamiento de respuesta al déficit y la bebida normal. En primer lugar una inyección de agua intravenosa o intragástrica, en cantidad suficiente para satisfacer la necesidad de agua, no suprime la bebida asociada a la comida (Fitzsimons, 1957; Kissilieff, 1969). Por otra parte los ritmos de bebida parecen estar ligados a variaciones ambientales más que a ciclos fisiológicos de depleción-repleción (Zucker, 1971). Otro aspecto interesante es que la disponibilidad de cierto tipo de líquidos (p. e. agua con sacarosa, Cone *et al.*, 1975) provoca su ingestión, al margen de la ausencia de déficit.

En general podemos considerar que el comportamiento de bebida secundario es de tipo regulador y el primario es una respuesta de emergencia ante un déficit de líquido. Ambos comportamientos pueden interpretarse a partir de la homeostasis pero con distintos mecanismos reguladores. Un mecanismo de retroalimentación para equilibrar los déficits importantes de líquido y un mecanismo regulador, de tipo rítmico, para garantizar, en situaciones ambientales naturales, el mantenimiento de un estado interno estable. Los mecanismos fisiológicos que pueden producir este tipo de comportamiento son desconocidos (Scott Kraly, 1984; Epstein, 1982; Toates, 1979), y su producción mucho más ligada a la interacción del organismo con el medio, que al funcionamiento de estructuras orgánicas. Por este motivo parece más interesante desarrollar un modelo funcional del comportamiento de bebida que incluya, además de factores de tipo motivacional (respuesta a un déficit), un mecanismo (etológico) de interacción informacional con el ambiente y con estructuras de tipo cognitivo, que son las que en definitiva, de acuerdo con nuestro modelo general, guían la adaptación del organismo a su ambiente. La construcción de este modelo incluirá la formalización de dos micromodelos distintos, uno para cada situación, coordinados por un sistema general de respuesta.

2. Método

Sujetos: En los experimentos se utilizaron dos ratas blancas *Ratus norvegicus*, hembras, de cepa «WISTAR», de 90 días al iniciar los experimentos, procedentes de una misma camada y adquiridas a los laboratorios Almirall. Durante el periodo indicado los animales estuvieron alojados en jaulas individuales (modelo comercial PANLAB «jaulas para roedores»). La dieta alimentaria fue de pienso seco de mantenimiento PANLAB para ratas, suministrado en todos los casos en régimen de alimentación libre.

Material: El sistema de control y registro de datos utilizado consiste en un ordenador Apple II+ conectado a la cámara experimental por medio de una tarjeta I/O (entrada y salida), que permite acceder a una posición de memoria del ordenador, y un *interface* de comunicación, compuesto fundamentalmente por un adaptador de voltaje y un registro de espera. Para el control del peso corporal y el consumo de comida se ha utilizado una balanza electrónica modelo LE-2000/92 con una precisión de 0.2 gramos. El registro del consumo de agua en las jaulas vivienda se llevaba a cabo contabilizando el consumo con una probeta graduada. En la cámara experimental había un doble control: por medio del número de refuerzos y a partir de la cantidad de agua introducida en el aparato dispensador. El suministro de agua en la cámara experimental, al no disponer de un bebedero con célula fotoeléctrica como el descrito por Hulse (1960), se llevó a cabo por el método operante tradicional (Teitelbaum, 1966): el sujeto recibía una cantidad de agua (0.02 ml) con cada presión de palanca (RFC).

Procedimiento: La experimentación consiste en mantener constantes las variables ambientales, excepto una, y registrar los cambios conductuales que se producen. Bajo este punto de vista se entiende la experimentación como una acción sobre el organismo (estimulación) para registrar su reacción (respuesta). Sin embargo se trata de un proceso más complejo; en realidad exponemos al organismo a un ambiente con unas características determinadas y al cabo de un tiempo el comportamiento varía. Para los comportamientos ligados a estados «motivacionales» este cambio puede ser independiente de las variaciones del medio y deberse a factores internos.

Para estudiar los efectos de la privación hemos combinado los dos procedimientos: el registro sin variaciones ambientales (observación) del comportamiento de bebida por una parte, y por otra la obtención de curvas de consumo de agua a partir de la variación sistemática de la privación. Las variables controladas en todos los casos fueron temperatura, edad, iluminación, peso corporal y consumo de agua y de comida, manteniendo constantes todas las variables ambientales en el experimento 1, y variando sistemáticamente el nivel de privación en el experimento 2, manteniendo constantes las restantes. Las condiciones para cada experimento fueron las siguientes:

Experimento 1: Registro del comportamiento de bebida de los dos sujetos durante 15 días. Se contabilizaban las respuestas (equivalentes a un consumo de 0.02 ml de agua) acumuladas en intervalos de un minuto.

Experimento 2: Sujetos sometidos a periodos de 6, 12, 24, 48, 72 horas

de privación en una secuencia al azar. Se registraba el consumo de agua durante 30 minutos, después de finalizado el periodo de privación contabilizando respuestas y tiempo entre respuesta.

EXPERIMENTO 1: SIMULACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DE BEBIDA LIBRE

3.1. Resultados

3.1.a. Ciclos de bebida

Si consideramos una categoría de conducta cualquiera del continuo conductual (etograma: véase Veà *et al*, 1985) de un organismo, observaremos a lo largo del tiempo una sucesión de apariciones de la categoría seleccionada separadas por intervalos de tiempo en los que se registran otras conductas. A esta propiedad de recurrencia de una conducta en función del tiempo la llamamos ritmicidad (Terman, 1983) y constituye una característica general de la organización biológica. La característica más importante de un ritmo es su periodo; es decir, la frecuencia con que el comportamiento en cuestión se produce a lo largo de un intervalo de tiempo. Lo que supone la posibilidad de considerar la aparición de este comportamiento a partir de la influencia de una probabilidad momentánea que varía —por lo que podemos observar— en función del tiempo. La aparición de conductas, de las que podemos describir su comportamiento recurrente en función del tiempo, se puede equiparar a la salida de un reloj (Moore-Ede, Sulzman y Fuller, 1982). Los relojes artificiales son mecanismos que modelizan (Oatley, 1974) la rotación terrestre con dos funciones principales: la sincronización con el ambiente y entre individuos. Oatley indica que estas mismas funciones son las de los relojes biológicos: la sincronización con los acontecimientos ambientales (luz-oscuridad por ejemplo) y la sincronización entre procesos biológicos y conductuales. Ello supone que estamos interesados en las propiedades funcionales de la secuencia de la conducta y en las variables que controlan las propiedades de esta ciclicidad, y estas variables pueden ser de tipo ambiental o interno. En el caso del comportamiento de bebida podemos suponer que tratándose de una conducta de características cíclicas se distribuye en el tiempo de un modo regular.

Las características del procedimiento experimental que hemos utilizado eliminan —salvo posibles fallos de control— cualquier variación ambiental que pueda afectar al organismo. El procedimiento de iluminación continua elimina los ciclos de tipo circadiano, por lo que cualquier variación experimentada en el patrón de comportamiento de bebida podemos atribuirlo a causas internas (Elsmore y Hursh, 1982; Rosenwasser, 1980). Definimos el inicio de una sesión de bebida como un número mayor de tres respuestas; diez minutos

sin ninguna respuesta definen el final de la sesión de bebida. Las variables consideradas han sido el intervalo entre sesiones de bebida (PER), la cantidad de agua consumida por sesión (AGUA), la duración de las sesiones (DUR) y la tasa de respuesta para la sesión (TAS), calculada a partir de AGUA/DUR.

Una primera aproximación para la detección de variaciones en el patrón de sesiones de bebida ha sido comparar los registros correspondientes a 24 horas entre sí, en cada sujeto, utilizando un análisis de la variancia unidimensional para la comparación, tomando como hipotética fuente de variación los diversos periodos de 24 horas (días sucesivos). No hay diferencias significativas entre días para los tiempos entre sesión de bebida (PER) y para la cantidad de agua consumida (AGUA); lo que puede sugerir que las variaciones en estas variables tienen periodos cortos, en el caso de ser regulares. Para las variables de duración (DUR) y tasa de respuesta (TAS) existen diferencias significativas, por lo que cabe suponer que o bien se trata de ciclos muy largos o que la duración y/o la tasa de respuesta aumentan o disminuyen sistemáticamente a lo largo del tiempo, en otras palabras que presentan una «tendencia». Examinando la sucesión de valores medios de ambas variables (TAS y DUR) podemos observar un ligero aumento de la tasa de respuesta y una oscilación de los valores de la duración.

Esta variabilidad de TAS y DUR entre días diferentes de registro puede relacionarse con variables del organismo, que a su vez dependen del tiempo, como por ejemplo el peso, donde hay una correlación significativa entre la tasa de respuesta y el peso que obviamente aumenta con el tiempo (EI.4476**; EII.2018*). Si la distribución en el tiempo de los registros no es regular de acuerdo con el intervalo de tiempo patrón que hemos seleccionado (24 horas), podemos utilizar como patrón de tiempo móvil las propias dimensiones temporales del comportamiento registrado. Podemos considerar los registros de las variables que caracterizan el comportamiento de bebida como series de sucesos con una sucesión temporal, en las que se aplicarán para su análisis patrones temporales extraídos de las frecuencias existentes en la serie registrada. En nuestro caso, adoptando la segunda posibilidad, estamos interesados en el patrón temporal con que ocurren las sesiones de bebida. Por ello analizaremos los episodios individuales dispuestos de forma secuencial. En la Figura 1 están representados para los dos sujetos, en una secuencia indicada como «serie de periodos», los datos correspondientes a la variable PER que describe la periodicidad del comportamiento de bebida.

3.1.b. *Análisis espectral de las variables de «bebida libre»*

Si tenemos un proceso estable para un nivel de observación —lo que viene definido por la invariabilidad de la media y de la varianza en el periodo de tiempo considerado—, este proceso es estacionario con respecto al tiempo (Gottman, 1981). Ello significa que el proceso, además de mantenerse dentro de unos límites, marcados por la media y la varianza, tiene valores dependientes de la distancia temporal (*lag*) entre los puntos considerados. Dicho

de otro modo, la variabilidad del proceso es independiente del tiempo histórico y dependiente de un tiempo (intervalo) relativo que constituye el periodo del proceso. Por lo que el problema al que nos enfrentamos es el de extraer estas oscilaciones periódicas de nuestros datos. La técnica utilizada habitualmente es la descomposición espectral con la que se trata de identificar las frecuencias principales que explican la variabilidad observada en la serie. La aplicación de esta técnica implica aceptar la suposición de que cualquier serie observada está formada por dos componentes: un componente «determinista» que incluye los ciclos puros, más un componente de ruido aleatorio (Bloomfield, 1976). La serie observada es pues aproximada a partir de la suma de los resultados de las funciones que definen los ciclos deterministas aislados.

La obtención de los componentes deterministas de una serie se lleva a cabo estimando la función de densidad espectral, o periodograma, a partir del teorema de la descomposición espectral (Gottman, 1981; Bloomfield, 1976). Este teorema describe la varianza de una serie a partir de las contribuciones de las oscilaciones, estadísticamente independientes, de las diferentes frecuencias. La estimación de la función de densidad espectral consiste en el paso del dominio temporal de la serie observada, especificado como una función de autocovarianzas con un lag $K(C_k)$, al dominio de la frecuencia, definido por una función de f_n frecuencias $I(f_i)$, (transformación de Fourier).

La función C_k de autocovarianzas para una serie temporal $x_1, x_2 \dots x_n$ es:

$$C_k = \frac{1}{N} \cdot \sum_{t=1}^{N-k} (x_t - \bar{x}) \cdot (x_{t+k} - \bar{x}) \quad (1)$$

y el periodograma $I(f_i)$ se calcula para cada frecuencia estudiada a partir de (1):

$$I(f_i) = \frac{1}{2} \cdot \Pi \cdot [C_0 + 2 \cdot \sum_{k=1}^{N-1} C_k \cdot \cos(k \cdot 2 \cdot \Pi \cdot f_i)] \quad (2)$$

Nuestro problema consiste en identificar, a partir del método que acabamos de describir, las frecuencias de los ciclos que forman el componente determinista de las series de datos de las variables de bebida libre.

Fundamentalmente estamos interesados en el patrón temporal con el que se distribuyen las sesiones de bebida y en las regularidades de los valores que toman las variables que definen la sesión (PER y AGUA). En el primer caso la serie a analizar es una serie temporal, de intervalos de un minuto, generada a partir de los datos de intervalos entre bebida (PER), lo que supone una N de 21.600 intervalos para cada sujeto. El segundo análisis se lleva a cabo sobre sesiones que no son estrictamente temporales, ya que no han sido generadas en tiempo real. Se trata de valores (Figura 1), obtenidos secuencialmente, correspondientes a cada periodo de bebida, por lo que los intervalos de tiempo real que separan los registros no son uniformes. Sin embargo, el cálculo de la función de densidad espectral de estas series nos informará sobre

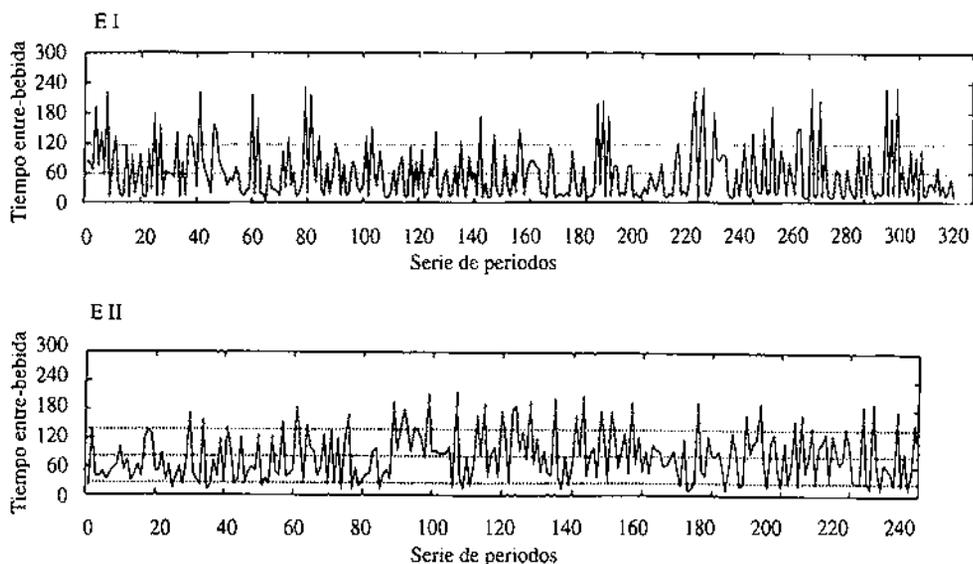


Figura 1. Representación de la serie de tiempos entre episodios de bebida (variable PER) para los dos sujetos, registrados de forma continua durante 15 días. El eje x representa el número de episodios de bebida y el eje y el tiempo transcurrido entre este episodio y el anterior.

la existencia de una periodicidad en los valores que toman las variables estudiadas.

Se ha utilizado el programa de Thrall y Engelman (*BMDP 1T*) de análisis espectral. Los resultados del análisis espectral de la serie observada completa están representados en la Figura 2 para cada sujeto. La línea punteada horizontal del gráfico indica las frecuencias que se han tomado en cuenta. Las frecuencias consideradas corresponden aproximadamente al 40 % de la amplitud media de la serie que es proporcional (Gregson, 1983) a los límites máximo y mínimo de la densidad espectral obtenida.

En la parte superior de las figuras tenemos las frecuencias, y por lo tanto los periodos, que consideramos como el componente determinista de la ciclicidad de la serie de periodos de tiempo entre bebida para cada sujeto. Si consideramos que una función sinusoidal puede expresarse como:

$$P_N = A \cdot \text{sen} [OM \cdot t + \text{PHI}] \quad (3)$$

donde A es la amplitud, PHI la fase y OM la velocidad angular que equivale a:

$$OM = 2 \cdot \Pi / T = 2 \cdot \Pi \cdot F \quad (4)$$

siendo F la frecuencia y T el periodo; una serie temporal cualquiera se podrá aproximar (aproximación de Fourier) mediante el sumatorio de series sinu-

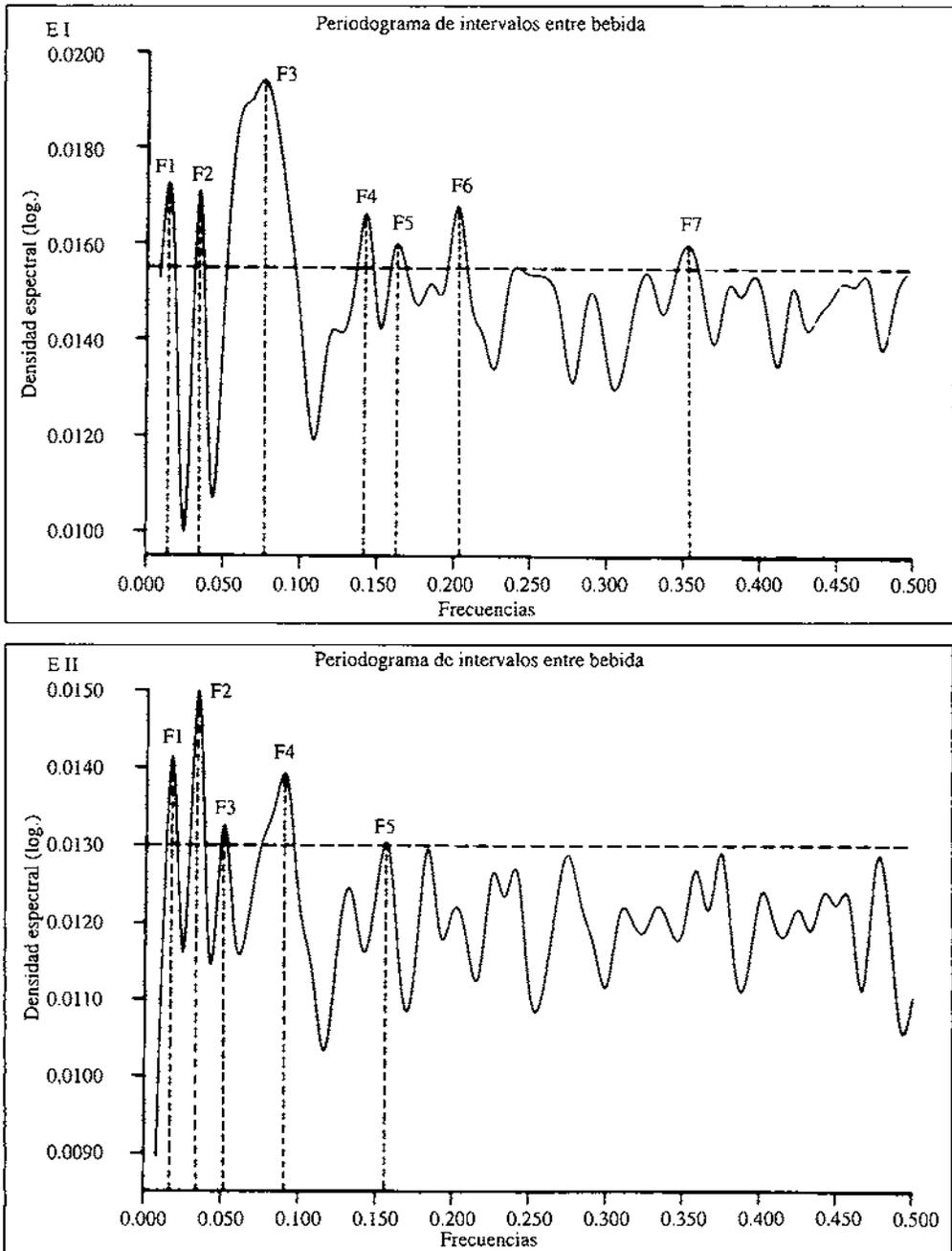


Figura 2. Resultados del análisis espectral de las series de la Figura 1. Se destacan las frecuencias que actúan como componentes principales de la periodocidad observada (véase texto).

soidales puras con frecuencias y fases distintas, más una cierta cantidad de ruido. Por lo que en nuestro caso la serie de periodos de tiempo entre bebida puede ajustarse a:

$$PER = \sum_{c=1}^n A_i \cdot \text{sen} [(2 \cdot \Pi \cdot f_i \cdot t) + \text{PHI}_i] + R \quad (5)$$

para una serie de frecuencias $f_1, f_2 \dots f_n$ halladas mediante la técnica del análisis espectral, más un cierto componente de ruido. Para encontrar regularidades en las otras variables que definen el comportamiento de bebida aplicamos el análisis espectral a las series secuenciales de registro de cada una de estas variables. Los resultados pueden considerarse oscilaciones aleatorias y no se considerarán aquí.

De todo ello parece posible concluir que a pesar de haber una periodicidad más o menos estable en el inicio del comportamiento de beber, las demás variables siguen procesos cíclicos de tipo compensatorio —que incluso pueden ser al azar— lo que da un promedio de ingestión de agua adecuado para el mantenimiento de los líquidos corporales. Sin embargo los ajustes parecen realizarse más en la cantidad de agua ingerida, y en la tasa de respuesta, que en la frecuencia de intervalos de bebida y en el tiempo que separa las sesiones, que permanecen más estables.

4.1. Micromodelo 1: Relojes internos y regulación del comportamiento de bebida

Cualquier tipo de explicación mecanicista de conductas relacionadas con la discriminación temporal o la utilización de patrones de tiempo implica suponer la utilización por parte del organismo de un «reloj» (Roberts, 1983). La regulación temporal del comportamiento de un organismo es fundamentalmente de dos tipos (Richelle y Lejeune, 1980): en referencia a sucesos ambientales pasados (discriminación temporal) y en relación a la sincronización de procesos fisiológicos internos con la situación ambiental (ritmos). Estos dos tipos de procesos son estudiados habitualmente por separado; en el primer caso se trata de situaciones de «motivación forzada» inducida por privación donde se trata de que la conducta esté bajo el control de estímulos temporales (véase Roberts, 1981 y 1983; Roberts y Holder, 1984; Church, 1978). Por otra parte en el estudio de la sincronización de procesos fisiológicos, relacionados con conductas directamente observables (comer y beber por ejemplo), con variables ambientales, se pretenden encontrar relaciones entre los factores temporales de estas conductas generadas libremente por el sujeto y los patrones temporales de los cambios ambientales (por ejemplo la iluminación).

Ambas aproximaciones tienen en común la necesidad teórica de postular un mecanismo con un oscilador de periodo uniforme, a este mecanismo se le suele llamar reloj interno (Richter, 1965). En general un reloj es una máquina

con movimiento continuo generado por alguna fuente de energía, con la propiedad de que este movimiento es un movimiento oscilatorio de periodo constante. Además de poseer un movimiento oscilatorio de periodo constante, el reloj interno que hipotetizamos debe reunir otras propiedades. En primer lugar, como indica Roberts (1983), el reloj debe ser independiente de cualquier tipo de «operación mental», lo que indica que puede cambiar su estado de modo paralelo a otro tipo de mecanismos internos, a ello podemos añadir la capacidad de ser afectado por estados (*inputs*) de tipo ambiental o interno.

Si nos centramos en las funciones de sincronización, en las que estamos interesados, la propiedad más relevante es la de poder emitir una serie de impulsos cuyo periodo, y probablemente intensidad, es afectado por las condiciones ambientales (Aschoff, 1960). Sin hacer consideraciones sobre los mecanismos de tipo fisiológico implicados en el reloj interno —véase Rusak (1980) y More-Ede, Sulzman y Fuller (1982)— una buena aproximación funcional nos la proporciona el esquema presentado en la Figura 3.

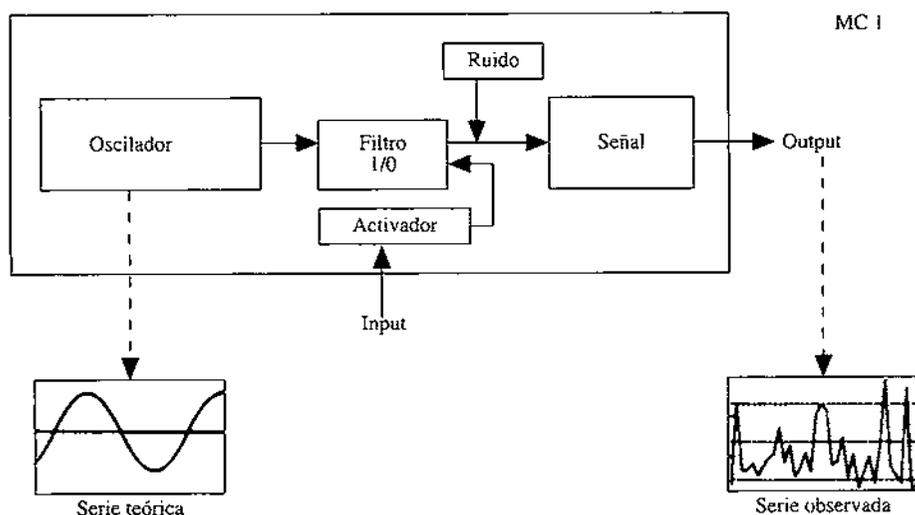


Figura 3. Modelo funcional hipotetizado como productor de señales rítmicas. En nuestro trabajo se ha aplicado a la simulación de ritmos ultradianos de ingestión de agua en régimen de acceso libre. El activador del filtro es de tipo ambiental.

El micromodelo (MC1) describe el proceso por el cual una serie teórica generada por un oscilador, proporciona una serie temporal extraída de observaciones conductuales. Partimos de considerar el oscilador como una caja negra que genera impulsos periódicos. Hemos considerado al oscilador únicamente como un emisor de señales de tipo periódico, que son modificadas

por un filtro activado por estados sensoriales y a los que se añade un componente de «ruido», para formar la señal definitiva que activará el sistema de respuesta y nos proporcionará la serie observada. La actividad del filtro se basa en la supresión de determinadas bandas de frecuencia cuando está activado. Una explicación de los ritmos circadianos a partir de MCI sería la inhibición de la señal, por efectos del filtro, de un modo proporcional a la iluminación (Terman, 1983). En nuestro caso hay evidencias (Honma y Hironshige, 1978; Aschoff, 1979) de que la iluminación constante trastorna los ritmos circadianos, aunque no hay acuerdo sobre su desaparición completa (Anliker y Mayer, 1956). En nuestros datos hay un cierto incremento del consumo en las horas correspondientes a la noche pero las diferencias no son en ningún caso significativas. Por este motivo, la señal puede ser inhibida por la activación del filtro por la luz únicamente durante un intervalo de tiempo limitado, y esta inhibición parece no ser nunca completa. En este sentido resulta conveniente distinguir —como señala Wurtman (1967)— entre ritmos circadianos y ritmos dependientes de las secuencias luz-oscuridad, dada su dependencia de variables internas o ambientales respectivamente. El efecto de la iluminación constante sobre estos últimos es inmediato y sobre los primeros es progresivo. En nuestro modelo, que es para animales de actividad nocturna, la iluminación constante produce el efecto de disminuir progresivamente la efectividad del filtro, posiblemente por un efecto de ausencia de contraste.²

La iluminación constante produce un efecto de dispersión regular de la actividad a lo largo de todo el día. Con oscuridad constante se mantienen (Rosenwasser, 1980) en una proporción mucho mayor los ritmos circadianos. En un modelo de filtro de activación ambiental esto podría explicarse debido a que el efecto inhibitor de la iluminación no puede mantenerse mucho tiempo, ya que el sujeto necesita beber, por lo que el filtro no actúa. Puesto que la oscuridad no activa el filtro los ritmos se mantienen mejor.

En cuanto al ruido se trata de valores, tomados al azar, de una distribución normal de media cero y varianza uno. Uno de los factores responsables de la cantidad de ruido presente, y por lo tanto de la disminución de la eficacia de la señal, podía ser la presencia de actividades competitivas con el tipo de respuesta generada (Slater, 1978). Por efecto del ruido añadido y de las coincidencias de fase de las diversas frecuencias hay valores de señal de intensidades diferentes. Para nuestro propósito consideraremos efectivos para activar el sistema de respuesta los superiores al 60 % de la capacidad del canal, considerando ésta como el valor de amplitud máxima que toma la señal (Bode, 1945). Formalmente la señal de salida del oscilador podía describirse como un agregado de series sinusoidales de diferentes frecuencias f_i :

$$O_s = \sum_{i=1}^N A \cdot \text{sen} [(2 \cdot \Pi \cdot f_i \cdot t) + \text{PHI}_i] \quad (6)$$

2. Levin y Levine (1974) sugieren que éste puede ser el efecto de la ausencia de un medio natural con cambios ambientales.

donde consideramos la amplitud (A) constante y los valores de fase PHI estimables a partir de considerar su coincidencia en el tiempo. En este caso suponemos que para un valor de tiempo (t) arbitrario la amplitud de todas las series toma un valor máximo, y lo podemos calcular considerando:

$$PHI = 2 \cdot \Pi \cdot \frac{t_0}{T} \quad (7)$$

siendo t_0 el valor de tiempo inicial de la serie.

Podemos considerar el filtro como un multiplicador M_t (Aracil, 1979) que toma valores $0 \leq M_t \leq 1$ dependiendo del grado de activación. Si $M_t = 0$ la señal es inhibida totalmente y si $M_t = 1$ el filtro no actúa. El valor del multiplicador se considera para un intervalo de tiempo de la misma magnitud de los utilizados en la construcción de las series. El valor del multiplicador del filtro refleja el efecto activador de los factores ambientales que podemos calcular como:

$$M_t = M_1 \cdot (K_1 t) \cdot M_2 \cdot (K_2 t) \dots M_N \cdot (K_N t) \quad (8)$$

donde cada factor $M_i(K_i t)$ es una función no lineal de una variable K_i que representa la evolución de un tipo de estimulación ambiental, pudiendo ser efectos de signo distinto (aumento = activador, disminución = inhibidor). En nuestro caso, dado que las condiciones ambientales son constantes, consideramos el valor del filtro $M_t = 1$ ya que el valor de M_t es asintótico (véase Aracil, 1979) para valores grandes de K_i (el filtro entonces no actúa).

El valor del ruido sería un número R_t extraído al azar de una distribución normal con media 0 y varianza 1. Con todo lo expuesto el valor de salida de la señal (S) para un tiempo t es:

$$S_t = O_s \cdot M_t + R_t \quad (9)$$

Donde O_s es el valor del componente determinista de la serie calculada según (6); M es el valor del filtro (8); y R el ruido añadido.

Se ha implementado este modelo en un programa para realizar una simulación. El algoritmo del programa consiste básicamente en producir transformaciones sucesivas en una serie lineal del tipo $t = t + \Delta t$. La primera operación consiste en calcular el componente determinista de la serie (O_s) a partir de:

$$O_s = \sum_{i=1}^N P_i \quad (10)$$

donde P_i (véase ec. 3) es una serie sinusoidal en la que cada frecuencia toma

una amplitud constante $A = 1$ y una fase calculada en función del tiempo de coincidencia t , ya que como hemos visto:

$$\text{PHI} = 2 \cdot \Pi \cdot \frac{t_0}{T} \quad (11)$$

y

$$P_N = A \cdot \text{sen} [(2 \cdot \Pi \cdot t \cdot f_i) + \text{PHI}] \quad (12)$$

A continuación el valor del filtro se calcula en función de (8), siendo $M_t = 1$ por las consideraciones expuestas.

El ruido es un número extraído al azar de una distribución normal de media 0 y varianza 1, utilizando la subrutina RNDGU (N) de TRANSFORM del BMDP. Seguidamente a partir de los resultados parciales se obtiene el valor de la serie observada S_t según (9), y se asigna a un vector temporal que es la serie definitiva. Si el valor S_t excede el 60 % de la amplitud máxima del canal, que depende del número de frecuencias asignadas por el oscilador al que se añade el valor de ruido, se calcula un valor de consumo de agua (A_t) a partir de extraer un número al azar de una distribución asimétrica Beta (Millier, 1982) que se ajuste a la observada. La expresión de la función de distribución de consumo teórico de agua es:

$$A_t = K \cdot (x - x_1)^a \cdot (x_2 - x)^b \quad (13)$$

donde x_1 y x_2 son el consumo mínimo y máximo respectivamente, y dependen de lo observado en cada sujeto: 3 y 260 para EI, y 3 y 151 para EII, y a y b son constantes que deben cumplir las condiciones $a < b$, y , $a, b > 0$.

Finalmente se guardan los valores t y A_t en una matriz de dos columnas que representa la serie de periodos de tiempo entre bebida y la serie de consumo de agua por sesión.

Como vemos hemos incluido en el programa de simulación únicamente dos variables, PER y AGUA, de las que describen el comportamiento de bebida, y simulando, en el sentido estricto del término, sólo el tiempo entre sesiones de bebida. Ello es debido a dos tipos de razones; por una parte, la distribución de los episodios de bebida es considerada por la mayor parte de los autores (Collier, Hirsch y Kanarek, 1977; Kissileff, 1973; Fitzsimons, 1957) como la variable que define con más exactitud las características del comportamiento de bebida; y también como la más estable. A esta variable se podría añadir la cantidad de consumo que, como hemos visto, es mucho más inestable y está bajo el control directo de sucesos ambientales (Collier, 1980). Éste es el motivo de que incluyamos el valor del consumo como un valor pseudoaleatorio dentro de una distribución observada para las condiciones ambientales concretas de nuestra observación. Por este motivo también los datos simulados de consumo no tienen un valor predictivo (véase Fishman, 1973) y por lo tanto no los analizaremos. El tiempo entre bebida es suficiente para determinar, en un régimen de consumo libre y con agua disponible, lo que podríamos

llamar «estabilidad funcional» del comportamiento de bebida, es decir, que la constancia de los ciclos de bebida no está ligada de un modo directo (Marwine, 1974) a los sucesos ambientales.

5.1. Resultados simulados

5.1.a. Datos simulados

Utilizando el programa descrito se simularon dos series de 7200 intervalos de tiempo de 1 minuto, lo que equivale a 5 días de tiempo real. Se ha obtenido la serie de periodos de tiempo entre bebida (Figura 4). Las medias y desviaciones típicas obtenidas para la variable PER fueron $\bar{x} = 65.175$, $DT = 31.889$; $\bar{x} = 73.086$, $DT = 49.859$; para EI y EII respectivamente.

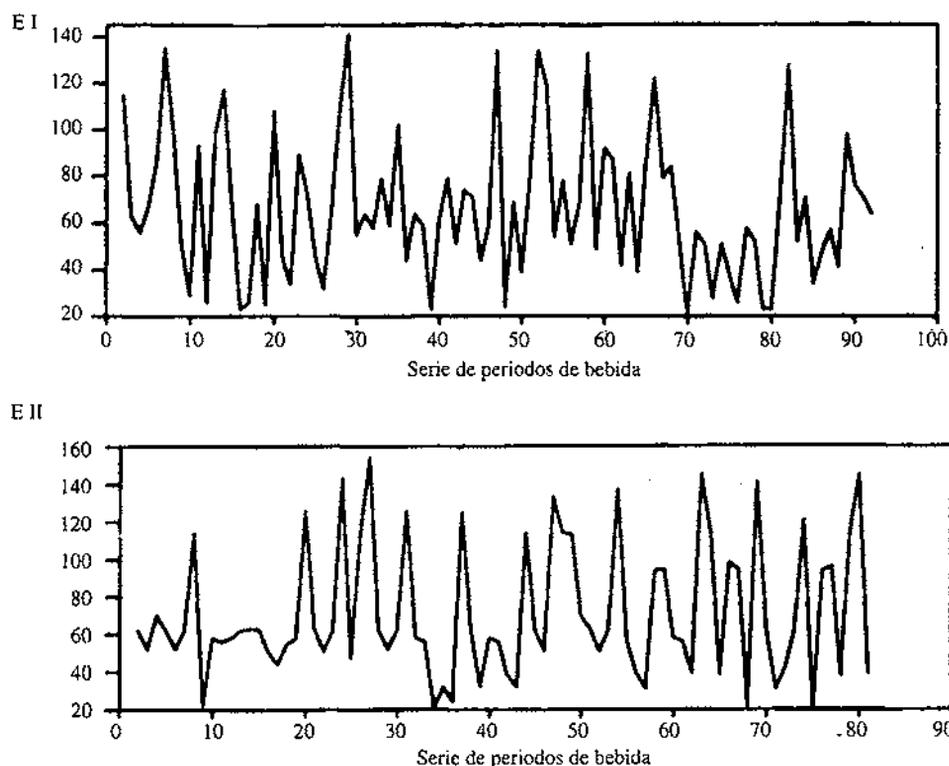


Figura 4. Series de tiempos entre episodios de bebida simuladas para un periodo de 5 días. La simulación se ha llevado a cabo a partir del modelo de la Figura 3 tomando como base los componentes de frecuencia de la serie empírica.

5.1.b. Análisis espectral de la serie simulada de sesiones de bebida

Para el análisis de los datos obtenidos por simulación con el programa hemos utilizado el mismo procedimiento que para los datos reales. En este caso la descomposición espectral se ha aplicado a la serie completa. En la Figura 5 tenemos representadas las funciones de densidad espectral para ambas series en cada sujeto.

El valor de ruido añadido es constante, aunque al variar la capacidad del canal su valor relativo cambia, siendo de un 15 % aproximadamente para EI y de un 20 % para EII. La amplitud del canal depende del número de frecuencias que se utilizan en la composición del componente determinista de la señal (Os), y es de un valor $7 + R$ para EI y $5 + R$, por lo que el valor R afecta en la proporción indicada.

La comparación entre datos simulados y observados se ha realizado en dos niveles. Por una parte se ha llevado a cabo una comparación «t» entre los valores de tiempo entre bebida (PER) de los cinco días de la serie simulada y los cinco primeros días de las series observadas. Aquí podemos destacar que la comparación no indicó la presencia de diferencias significativas hasta llegar a una probabilidad de error del 38 % para EI y del 18 % para EII; por lo que el grado de ajuste de ambas series consideradas como datos independientes es alto.

Un segundo análisis ha consistido en la comparación de las funciones de densidad espectral obtenidas sobre la serie de periodos (PER) (véase Figs. 1 y 4) entre bebida observados y simulados. Las frecuencias con una densidad alta indican los ciclos con que se repiten los periodos entre bebida, y por lo tanto estas funciones son útiles para determinar la estabilidad de la variable medida y el tipo de variabilidad cíclica que presenta.

Para comparar dos series, empírica (E) y simulada (S), en relación al dominio de la frecuencia se pasa del dominio temporal representado por las covarianzas cruzadas $C_{ES}(K)$ al dominio de la frecuencia donde $I_{ES}(f_i)$ es una función de densidad espectral cruzada calculada a partir de las covarianzas cruzadas. Gottman (1981) señala que los dos estadísticos que mejor delimitan una comparación entre dos series temporales son la coherencia y el espectro de fase que representan la relación entre amplitudes de cada frecuencia y la relación entre fases respectivamente. El cálculo de ambos se basa en la función de densidad espectral cruzada. En nuestro caso, dado que las frecuencias del componente determinista incluidas en el oscilador habían sido estimadas a partir de la serie empírica no es necesario utilizar ese espectro de fase y realizamos una comparación en función de la coherencia, teniendo en cuenta las diferencias en intensidad de la señal (amplitud), que es en definitiva la magnitud que, según nuestro modelo, es responsable del inicio del comportamiento de bebida. La coherencia se calcula según:

$$\text{COH}(f) = [I_{SE}(f)]^2 / [I_E(f) \cdot I_S(f)] \quad (14)$$

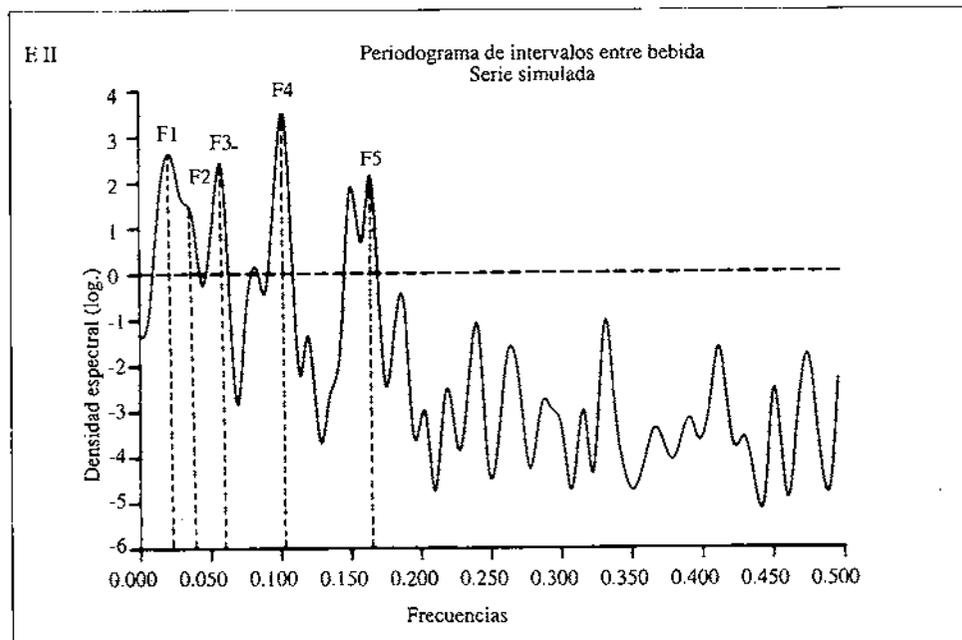
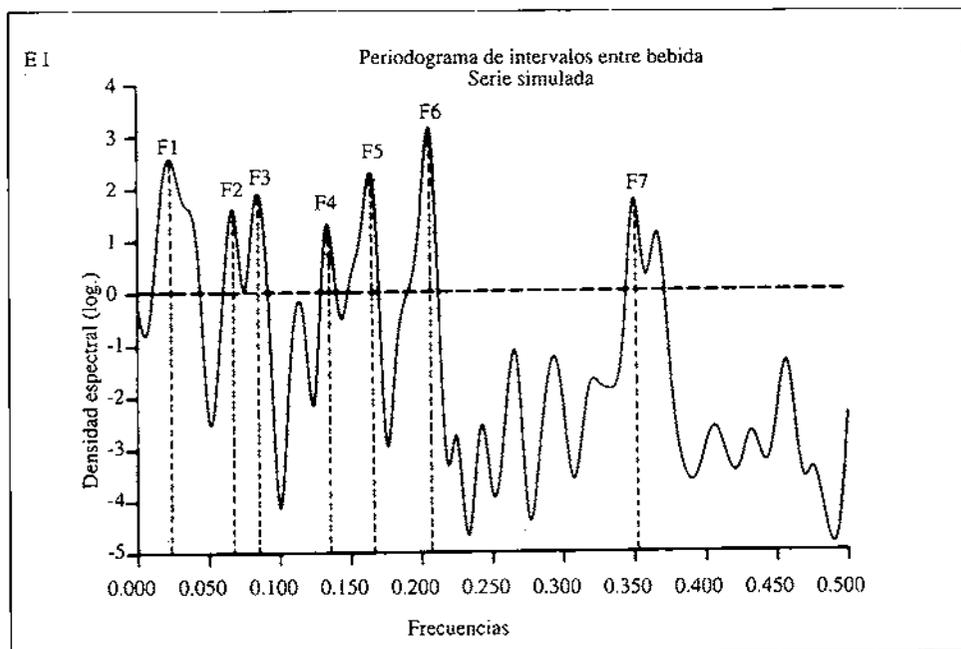


Figura 5. Resultados del análisis espectral de las series simuladas.

donde para cada frecuencia se obtiene un valor entre 0 y 1 que puede interpretarse como un coeficiente de determinación (correlación lineal al cuadrado). Ello es así porque en cierto modo la coherencia representa la proporción de varianza atribuible a cada frecuencia; en otras palabras, se trata de una medida de «asociación lineal» (Gottman, 1981) entre las frecuencias comparadas.

En la Figura 6 tenemos los resultados del análisis de la densidad espectral de las series de periodos de tiempo entre bebida, empírica y simulada, y de su análisis de coherencia para los dos sujetos. Para proporcionar una

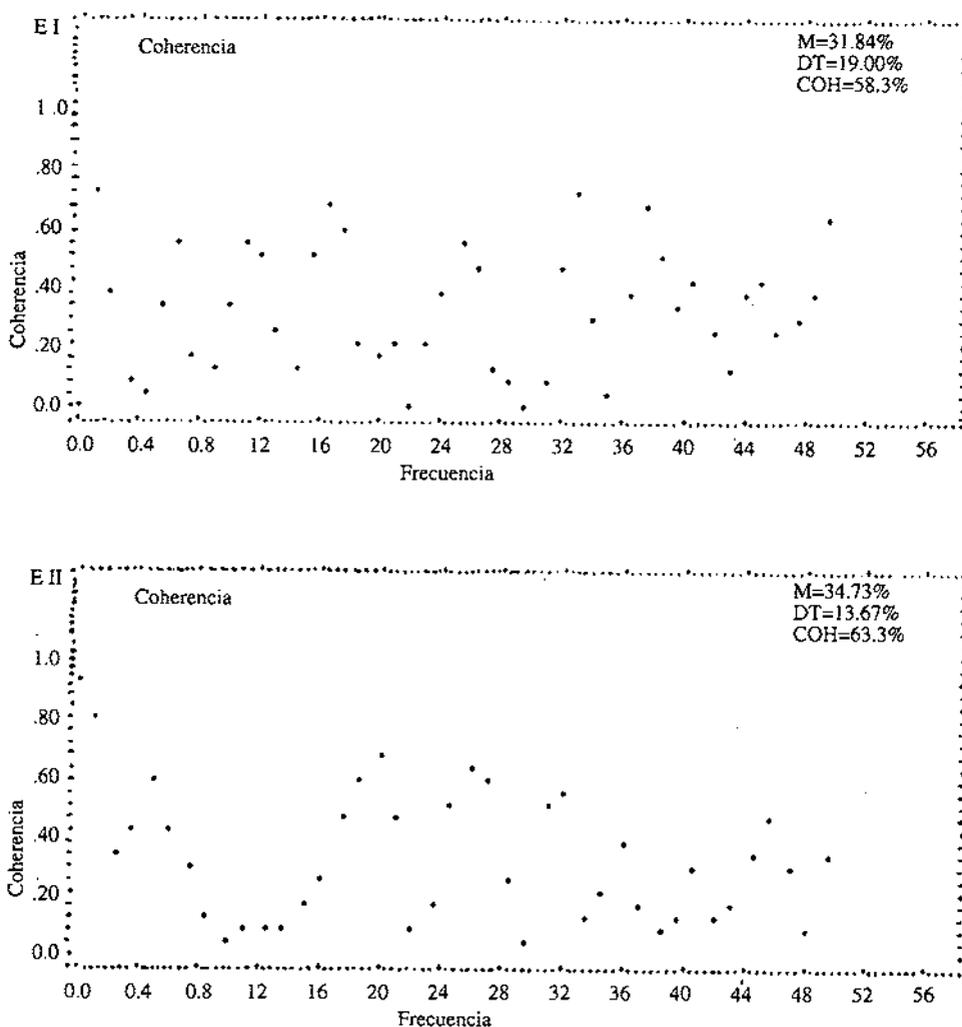


Figura 6. Análisis de la coherencia (véase texto) entre la serie empírica y simulada.

medida global de la serie se señalan las medias y desviaciones típicas respectivas. La media y desviación tipo de los análisis de coherencia no corresponden a las series sino que han sido calculadas a partir de los coeficientes de coherencia para proporcionar un indicador de la comparación en todas las frecuencias. Éste es el motivo de que se exprese en valores relativos de porcentaje. La coherencia global, expresada en porcentaje en la figura, se refiere a la calculada a partir de considerar las frecuencias de densidad espectral inferiores al 40 % de la máxima como irrelevantes, ya que su valor bajo indica que pertenecen al componente aleatorio de la serie.

En conclusión, a partir de los resultados obtenidos, y con las restricciones impuestas por las condiciones especificadas, el modelo (MCI) simula correctamente la variable de intervalos de tiempo entre sesiones de bebida (PER), que parece ser a la vez la más importante y la más estable para describir el comportamiento de bebida libre.

EXPERIMENTO 2: SIMULACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DE BEBIDA HOMEOSTÁTICO

3.2. Resultados

3.2.a. Registros acumulativos para cada condición de privación

Al dispositivo experimental descrito se le añadió un registrador acumulativo con el que además de contabilizar el consumo de agua por sesión se registraba el momento del tiempo en que se producía cada respuesta. La utilización de este tipo de registro de datos nos ha permitido construir para cada sesión curvas de respuesta acumuladas (Figura 7). Los puntos experimentales representados en las figuras se han obtenido acumulando las respuestas producidas durante intervalos de 3 minutos. Durante un tiempo total de registro de 30 minutos por condición. El total de respuestas obtenidas puede observarse en la Tabla 1.

TABLA 1. RESPUESTAS TOTALES EN CADA CONDICIÓN DE PRIVACIÓN Y NIVELES DE SACIEDAD ESTIMADOS SEGÚN EL MODELO 2.

HORAS DE PRIVACIÓN	RESPUESTAS TOTALES (30 m)		ASÍNTOTA ESTIMADA (K) (EQUILIBRIO)	
	EI	EII	EI	EII
6	80	125	105.88	162.44
12	308	166	329.36	211.58
24	361	250	697.36	401.04
48	469	458	792.55	807.50
72	539	423	931.01	715.38

3.2.b. *Curvas teóricas de consumo de agua*

Considerando el comportamiento de bebida homeostático como un salto de estado sediento-saciado, la ecuación:

$$I = I_0 \cdot [t-t_0] / Re + [t-t_0] \quad (0)$$

donde: I = agua acumulada, I_0 = valor asintótico de saciación, t_0 = tiempo de inicio del comportamiento, nos proporciona un modelo descriptivo de los datos empíricos (Figura 7) considerados como un registro del periodo de transición. La ecuación 0 es una descripción aceptable del comportamiento de bebida forzada (con privación) si consideramos el agua bebida acumulada a lo largo del tiempo (la varianza explicada más baja es del 88.73 %). En la Figura 7 tenemos una representación de un ajuste de esta función (0), que es un caso del modelo general para mecanismos de retroalimentación negativa con punto fijo (Milsum, 1966). En la Figura 7 se dibujan las curvas correspondientes a cada condición para cada sujeto. Para el ajuste de la función (0) a los puntos experimentales se ha utilizado el programa Jher —que es una modificación del propuesto por Wetherington y Lucas (1980)— que calcula los parámetros de (0) I_0 (asíntota) y Re (pendiente de crecimiento), a partir de pares de puntos experimentales.

Las curvas teóricas correspondientes a cada condición de privación presentan asíntotas escalonadas en forma creciente. Si encontramos una relación entre las asíntotas y las horas de privación evitaremos los inconvenientes del tiempo limitado de la sesión y podremos estimar un valor teórico de agua ingerida para cada condición de privación. Este valor teórico de agua correspondería al agua necesaria para alcanzar el estado de equilibrio ($I = I_0$): la saciedad, y por lo tanto el cese del comportamiento de bebida (Smith, 1982).

4.2. **Micromodelo 2: Regulación homeostática del consumo**

Al estar interesados únicamente en la organización y funcionamiento de los mecanismos que producen la conducta de beber podemos prescindir de la dinámica de los líquidos corporales y utilizar un modelo interno de tipo funcional (micromodelo) como el presentado en la Figura 8.

En él podemos distinguir dos subsistemas. Un subsistema (SnA) referente al intercambio de materia-energía con el ambiente, formado por una estructura definida por una variable de nivel (Aracil, 1979) que representa el estado de hidratación del organismo en un momento del tiempo, y una función de entrada y otra de salida que producen variaciones en este nivel. Consideramos el gasto de líquido como continuo aunque la excreción sea intermitente. La entrada de líquido dependerá obviamente de la conducta de beber, y la realización de esta conducta dependerá de las «decisiones» del subsistema de información ($MC2$). Este subsistema está integrado por un decisor con dos

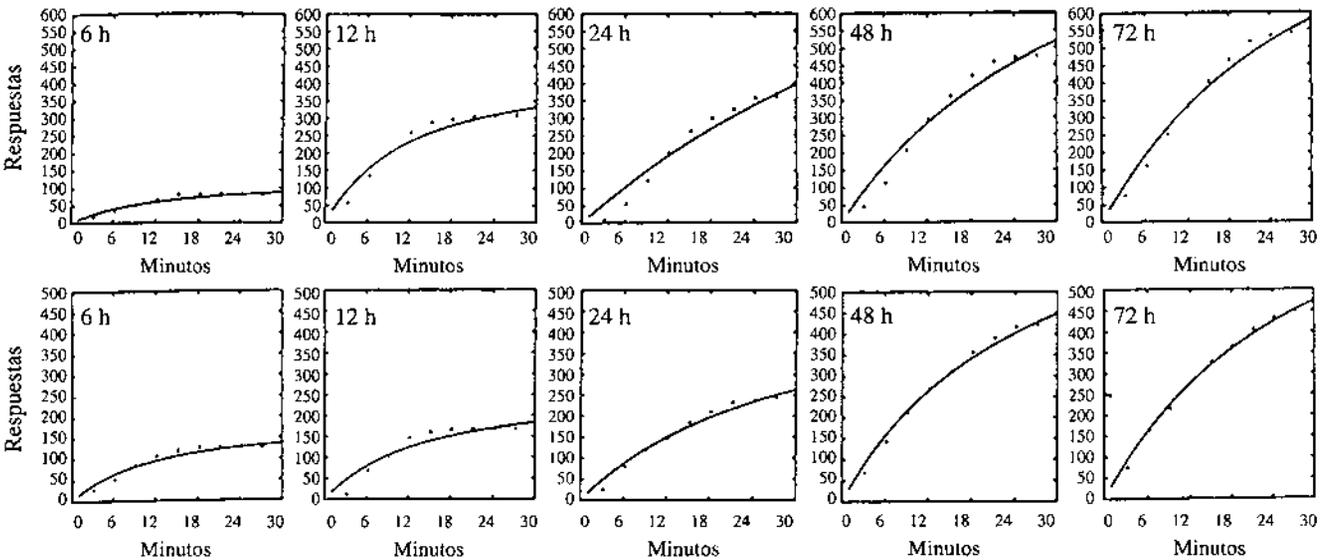


Figura 7. Curvas de consumo acumulado durante los primeros 30 minutos de acceso a la bebida después de un periodo de privación señalado en cada una de las gráficas. A los puntos experimentales (tomados por el número de respuestas dadas cada 3 minutos) se ha ajustado la función teórica de consumo (0).

estados «sediento» y «saciado», pasándose del uno al otro en función de la discrepancia del nivel de agua con un parámetro de saciedad.

El estar en el estado «sediento» implica la activación automática del sistema de respuesta. Los cambios de estado se producen en función de los resultados de la comparación entre la información proporcionada por el subsistema SNA (Subsistema de Nivel de Agua) sobre el nivel de agua y un nivel «deseado» cuyo valor dependerá de factores como la historia previa del organismo y su estado en un momento dado (Figura 8).

En definitiva la activación del sistema de respuesta que desencadenará el comportamiento de bebida depende, aunque indirectamente, de las variaciones sufridas por el nivel de agua del organismo. Estas variaciones son función de la relación que se establece, en cada momento del tiempo, entre la entrada de agua (G) y la salida (S). Si L_t es el nivel de agua en el organismo en un momento determinado t , G es la función de entrada y S la de salida, tenemos que la razón de cambio del nivel de agua respecto al tiempo es:

$$dL/dt = G - S \quad (1)$$

donde el signo del cambio de nivel (aumento o decrecimiento) depende del valor de las funciones de entrada y de salida. El estado estable en un tiempo $t \rightarrow 0$ se define por la condición:³

$$dL/dt = 0$$

que indica una igualdad de G y S. Resolviendo (1), la evolución del nivel L es:

$$\begin{aligned} L_t &= L_0 + \int_0^t (G - S) \cdot dt = \\ &L_0 + [(G - S) \cdot t]_0^t = \\ &L_0 + (G - S) \cdot t - (G - S) \cdot 0 = \\ &L_0 + (G - S) \cdot t \end{aligned}$$

Suponiendo que L_0 es el estado inicial del nivel L_t y que G y S son las respectivas funciones de entrada y de salida tenemos que:

$$L_t = L_0 + (G - S) \cdot t \quad (2)$$

que permite calcular el valor del nivel de agua L_t , partiendo de un inicio y unas entradas y salidas conocidas, para un valor cualquiera del tiempo (función de estado).

3. La estabilidad con intervalos de tiempo más largos puede tomar otras condiciones. Por ejemplo, alternar periodos de G muy alto con periodos de $G = 0$, lo que en un intervalo de tiempo suficiente supone una relativa estabilidad de L_t .

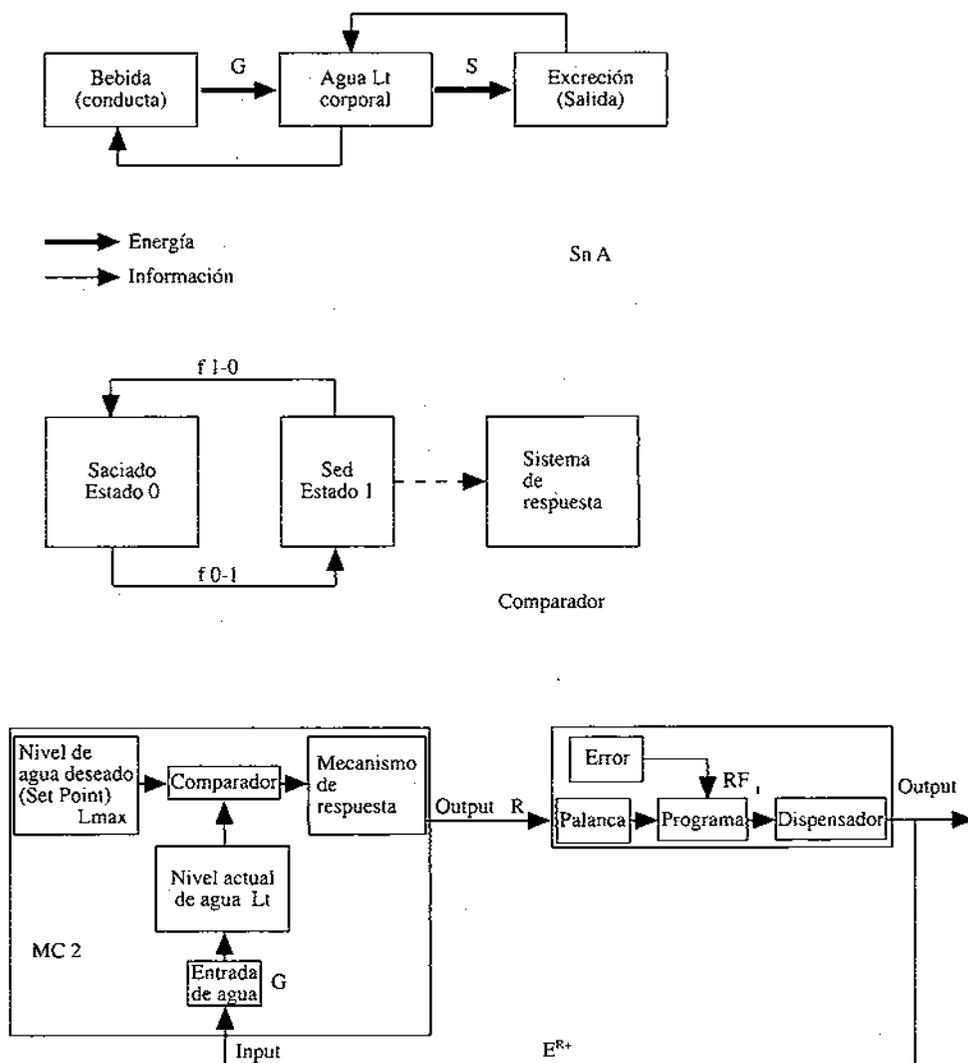


Figura 8. Esquema del sistema homeostático general del nivel de agua (parte superior); y modelo de sistema de control hipotetizado. En la parte central se detalla el comparador entre nivel actual y nivel «deseado».

Si el organismo está sometido a privación el valor de $G = 0$ y la razón de cambio de L_t es negativa. Si suponemos, para un momento concreto de la vida del sujeto, un punto de equilibrio de cantidad de líquido L_{MAX} , la estimación de la función media de salida S podrá hacerse contabilizando la

cantidad de agua necesaria para alcanzar el estado de saciedad (LMAX) dividida por el tiempo de privación. Sin embargo, tenemos evidencias de que dicha función no es lineal sino que la salida disminuye proporcionalmente a un punto —que llamaremos LMIN— en el nivel de agua, a partir del cual es difícil para el organismo recuperarse de la deshidratación en una sola sesión de bebida (Ghent, 1957).

El tipo de función de entrada G nos viene indicado por la forma de las curvas generadas según (0), donde el agua ingerida acumulada sigue una función Monod (Millier, 1982) con una asíntota (K) que podemos considerar LMAX. Podemos suponer la tasa de ingestión de agua constante, siendo la fracción consumida por unidad de tiempo FC . De este modo el valor de entrada para un tiempo t puede calcularse a partir de la constante de entrada FC y la discrepancia DG (Aracil, 1979; McFarland, 1974) entre el nivel actual (L_t) y el de equilibrio (LMAX). Por lo que:

$$G_t = FC \cdot DG_t$$

siendo la discrepancia:

$$DG_t = LMAX - L_t$$

por lo que la función de entrada G puede escribirse como:

$$G_t = FC \cdot (LMAX - L_t) \quad (3)$$

Podemos considerar el tiempo en forma discreta, siendo los Δt un valor finito, o bien suponer $\Delta t \rightarrow 0$ tomando el tiempo como una variable continua. En los programas de simulación utilizaremos el tiempo en forma discreta, con incrementos finitos del tipo $t_{n+1} = t_n + 1$. Sin embargo podemos proceder analíticamente para la ecuación (3). Tenemos que la variación del nivel L , suponiendo por un momento la función $S = 0$, es:

$$dL/dt = G_t = FC \cdot (LMAX - L_t) \quad (4)$$

Solucionando (4) obtenemos:

$$L_t = LMAX + [L_0 - LMAX] \cdot e^{-FC \cdot t} \quad (5)$$

Una forma más práctica de escribir (5) —suponiendo el tiempo discreto— que utilizaremos para la simulación será:

$$L_{t+1} = L_t + G_t \quad (6)$$

ya que $\Delta t = 1$. Incluyendo (3) tenemos:

$$L_{t+1} = L_t + [FC \cdot (LMAX - L_t)] \quad (7)$$

Hasta el momento hemos supuesto que $S = 0$, por lo que no hemos tenido en cuenta la salida. El proceso para la estimación de la función de salida S_t , es el mismo que para G . Suponemos una tasa de salida⁴ constante FS , y una discrepancia DS entre el nivel L_t y $LMIN$, por lo que:

$$S_t = -FS \cdot DS_t$$

y

$$S_t = -FS \cdot (LMIN - L_t) \quad (8)$$

donde FS tiene valor negativo al ser una disminución de L_t . La ecuación diferencial (4) también es aplicable a función de salida. Retomando la ecuación (6) para tiempo discreto y añadiendo la función de salida tenemos la función de transición:

$$L_{t+1} = L_t + G_t - S_t \quad (9)$$

donde el nivel de un tiempo dado depende del nivel en el tiempo anterior y de los valores de entrada y salida calculados según (3) y (8) respectivamente.

En teoría tenemos tres posibles estados del organismo: un estado de equilibrio $G = S$, que en realidad casi nunca se produce ya que la función de salida siempre tiene un valor positivo. Otra posibilidad (Figura 9) es que $G > S$, que se produce cuando el organismo bebe. Si se trata de bebida libre son periodos de bebida espaciados para compensar la salida constante. En el caso en que $G < S$, se tratará de un intervalo entre bebida, en el caso de la bebida libre, o bien que el organismo no tiene agua disponible (privación).

Utilizaremos el programa DEPS para simular el comportamiento de bebida después de una privación suficiente para implicar la activación de los mecanismos homeostáticos. Por este motivo cada simulación tendrá una fase de privación, siendo obviamente $S > G$ —siendo G el valor real de la entrada, puesto que se calcula el déficit que es necesario compensar pero no se produce entrada por no haber agua disponible— y una fase de bebida donde, finalizado el tiempo de privación correspondiente, durante el equivalente a 30 minutos de tiempo real G será mayor que S , produciéndose una entrada de agua al estar ésta disponible.

Los datos obtenidos durante esta segunda fase de la simulación serán registrados para compararlos con los datos experimentales de bebida forzada

4. Propiamente no es de salida, sino de «gasto» de agua por parte del organismo. La excreción se hace de forma discreta por un mecanismo de umbral (Toates y Oatley, 1970) pero el «gasto», al que llamamos salida del nivel L_t , es constante.

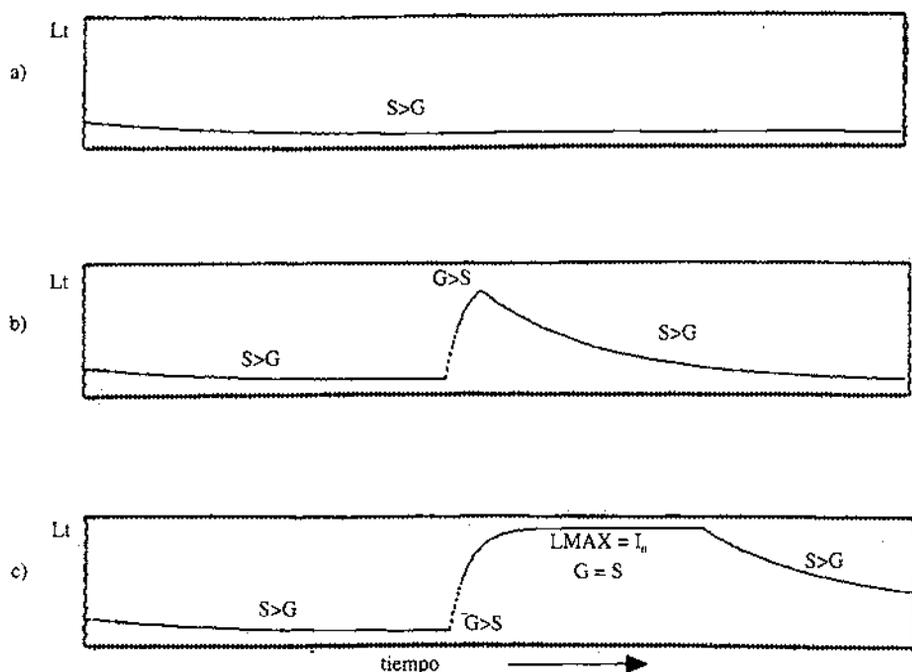


Figura 9. Evolución del nivel de agua (L_t) en distintas condiciones ambientales e internas: a) Privación, b) y c) Consumo normal sin y con saciedad ($L_{MAX} = I_0$). Gráfico generado por el programa DEP5.

con privación El cálculo de L_{MAX} y L_{MIN} , niveles máximo y mínimo de hidratación, se lleva a cabo a partir de la ecuación (0), identificando L_{MAX} con el valor asintótico de bebida I_0 . El nivel L_{MIN} es el nivel mínimo de hidratación que se alcanza aproximadamente hacia las 200 horas de privación. La diferencia entre L_{MAX} y L_{MIN} es aproximadamente la media de consumo diario en bebida libre. En nuestro caso unos 14.5 mililitros, lo que equivale a unas 725 respuestas. El valor de una unidad discreta de tiempo « t » se ha considerado arbitrariamente de tres segundos, ya que éste es el tiempo mínimo necesario estimado para dar una respuesta y beber el refuerzo de 0.02 ml de agua. Por este motivo, la duración de la segunda fase (bebida) es de 600 intervalos de tiempo, lo que equivale a los 30 minutos de sesión.

El decisor de estado (véase Figura 8), al hallarse el sujeto en privación durante la simulación, no tiene ninguna función ya que permanece constante en «sediento» (estado 1). Para el cálculo de la entrada consideramos la constante de entrada como el valor discreto proporcionado por el dispositivo de control: 0.02 ml por respuesta y por intervalo de tiempo simulado. En estado 1 el cálculo del valor de la entrada activa el sistema de respuesta.

Para realizar esta simulación del comportamiento de bebida se ha considerado el nivel L_{t-1} asociado a una probabilidad de respuesta $P_{t-1}(R)$, suponiendo que para L_{MAX} $P(R) = 1$. Utilizando el método de montecarlo (Sobol,

1976) el programa da o no la respuesta en el intervalo correspondiente, variándose en función de ello el nivel L_t en el valor G calculado. Manteniendo la hipótesis de considerar un gasto medio constante, podemos calcular la proporción del consumo medio diario en cada sujeto correspondiente a 1 hora o a 3 segundos. Respectivamente el gasto medio es de 0.59 ml/h y de 0.61 ml/h para EI y EII. Para un intervalo de 't' el gasto sera de 0.00049 para EI y de 0.00051 para EII, lo que nos da la constante del flujo de salida FS.

El cálculo del nivel L_t se realiza en función de los resultados de los bloques de entrada + respuesta y salida y del nivel anterior L_{t-1} . Los valores de la variable de nivel L_t y el valor de respuesta en cada intervalo son almacenados en una matriz con tantas filas como valores de tiempo de la simulación. El valor total de tiempo sin consumo ($G = 0$) se asigna como variable de entrada oscilando entre 7800 para seis horas de privación y de 87000 para 72 horas; de este tiempo 600 intervalos corresponden como valor fijo a la sesión de bebida.

El valor inicial del nivel (L_0) en el comienzo de la sesión es un factor de variabilidad que sólo puede determinarse aproximadamente. Evidentemente tiene que ser inferior o igual a L_{MAX} , y tiene que estar dentro del intervalo definido por la distribución observada de consumo de agua en bebida libre. Como el comienzo de una sesión experimental, respecto al último episodio de bebida, suele ser aleatorio, para calcular el nivel inicial extraemos al azar un número que esté dentro del espacio definido por $x + DT$ de la variable agua en bebida libre y este número es restado de L_{MAX} por lo que:

$$L_0 = \left[L_{MAX} - p \left(\frac{n}{x + DT} \right) \right] \quad (10)$$

Este proceso que hemos descrito para un intervalo de tiempo se repite un número de intervalos prefijado a partir de las horas de privación.

5.2. Resultados simulados

5.2.a. Datos simulados

Con el programa DEPS se realizaron simulaciones con los parámetros L_{MAX} , L_{MIN} y L_0 estimados a partir de las observaciones llevadas a cabo con los dos sujetos. Las condiciones de privación fueron las mismas que en el segundo experimento, 6, 12, 24, 48 y 72 horas. En la Tabla 2 se presentan los totales de respuestas obtenidas en 30 minutos de sesión simulada (600 intervalos), contabilizados desde que se producía la primera respuesta, para los dos sujetos y las distintas condiciones de privación.

TABLA 2. RESPUESTAS TOTALES EN CADA CONDICIÓN DE PRIVACIÓN Y NIVELES DE SACIEDAD ESTIMADOS EN UNA SIMULACIÓN CON EL PROGRAMA DEPS.

HORAS DE PRIVACIÓN	RESPUESTAS TOTALES (30 m)		ASÍNTOTA ESTIMADA (K) (EQUILIBRIO)	
	EI	EII	EI	EII
6	91	141	113.86	205.33
12	312	173	397.73	214.86
24	390	286	767.71	708.93
48	460	445	766.86	799.98
72	517	523	853.50	867.13

Además la utilización de un registro de datos continuo, como en el caso de las sesiones experimentales, nos ha permitido construir una tabla de frecuencias acumuladas, donde cada barra es el resultado de la acumulación de 30 intervalos de tiempo, lo que equivale a 3 minutos de tiempo real. Esto nos permitirá llevar a cabo un análisis dinámico de la conducta de beber a lo largo de la sesión. (Figura 10.)

5.2.b. Ajuste de curvas de respuesta a los datos simulados

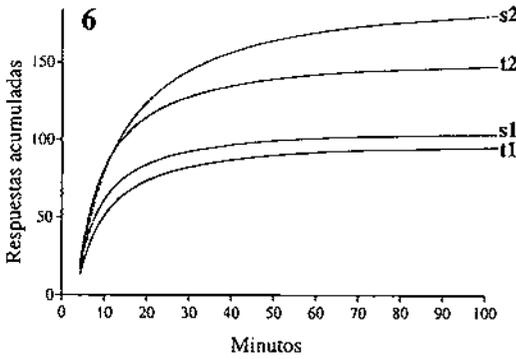
Ajustamos, empleando la misma función (0) los datos simulados, totales por sesión y de consumo de agua acumulado. En la Figura 10 tenemos, conjuntamente con los puntos experimentales (t) y simulados (s), los resultados del ajuste. Por una parte observamos que la evolución de los totales de respuesta en función de las horas de privación se ajusta correctamente al modelo propuesto de crecimiento autolimitado por un nivel máximo de consumo (Tablas 1 y 2). Por otra parte, podemos comprobar que la evolución de la conducta de beber, a lo largo de la sesión, es similar a las curvas obtenidas a partir del ajuste de (0) a los datos empíricos (Figura 7).

En la Tabla 2 tenemos las asíntotas estimadas para cada total de respuesta por sesión en las diferentes condiciones. Como podemos ver en la Figura 10 el grado de ajuste a las curvas teóricas es en general bueno por lo que podemos concluir que el micromodelo propuesto para la simulación del comportamiento de bebida forzada es coherente con la forma del modelo descriptivo del comportamiento de bebida estimado (ecuación 0).

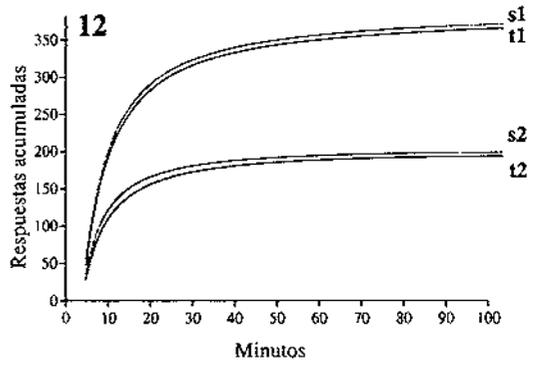
Los resultados de una primera comparación de los totales de respuestas por sesión no contienen diferencias significativas entre los datos simulados y empíricos.

El ajuste entre las curvas (Figura 10) es correcto excepto en el caso de 24 horas donde los resultados empíricos del sujeto EII se separan netamente de los simulados y de los del otro sujeto; sin información adicional no es

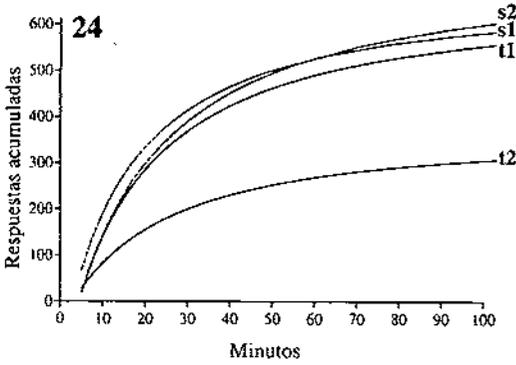
Curvas teóricas y simuladas de consumo de agua



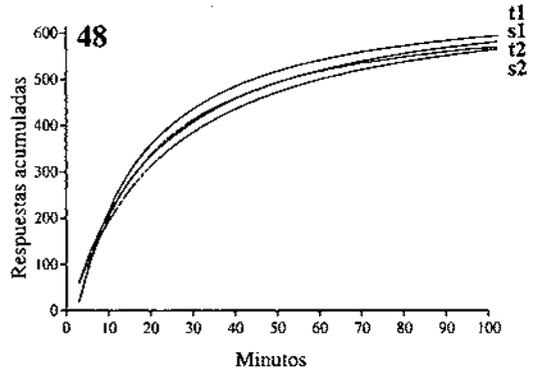
Curvas teóricas y simuladas de consumo de agua



Curvas teóricas y simuladas de consumo de agua



Curvas teóricas y simuladas de consumo de agua



Curvas teóricas y simuladas de consumo de agua

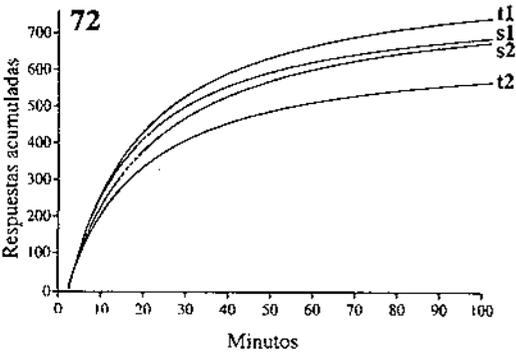


Figura 10. Curvas de respuestas acumuladas teóricas t (ajustadas a los datos empíricos según la función (0)) y simuladas s (ajustadas a los datos simulados de la Tabla 2, para cada sujeto. $EI = 1$, $EII = 2$).

posible aventurar ninguna hipótesis al respecto pero quizá podría tratarse de un fallo en el control experimental en esta sesión. Aunque visualmente se aprecia poca diferencia entre los respectivos modelos se realizó una comparación 't' entre los parámetros de los modelos simulados (K, Re) que tampoco dio ninguna diferencia significativa.

Estos resultados parecen indicar que el micromodelo propuesto describe bien el comportamiento de bebida forzada por privación, una vez estimados los parámetros individuales que dependen fundamentalmente de la evolución del sujeto, donde tienen un papel fundamental las condiciones ambientales a las que ha sido sometido, siendo este papel mayor cuanto menos adelantado esté el desarrollo del sujeto en el momento en que se produzca un cambio importante en el medio —en nuestro caso es la ausencia de agua—.

6. Conclusión: Modelo general de bebida

Como hemos visto, el modelo clásico del comportamiento de bebida es aquél en que la conducta de beber es activada en respuesta a un déficit fisiológico. Este modelo parece ser adecuado —para los sujetos y condiciones que hemos utilizado— cuando existe un déficit del valor aproximado de unas tres veces el volumen medio consumido en un episodio de bebida normal. Sin embargo el consumo habitual de líquido puede describirse mejor a partir de un oscilador con interacción ambiental, donde el comportamiento es función de un ritmo (reloj biológico) y de los valores de las variables ambientales (disponibilidad de comida, iluminación, etc.). En cierto modo se trata también de un sistema de regulación por punto fijo —el nivel de líquido se mantiene dentro de unos límites— pero con un mecanismo más relacionado con las estrategias adaptativas que con factores fisiológicos claros. Esto supone que los procesos de tipo homeostático no se reducen a la retroalimentación negativa sino que incluyen funciones de tipo cognitivo, que implican aprendizaje y memoria, que «prevén», mediante las estrategias comportamentales adecuadas a cada ambiente, el déficit de líquido. En este contexto el aprendizaje sería el proceso mediante el cual el animal modifica alguna característica de su medio —por ejemplo obteniendo agua a partir de llevar a cabo una secuencia conductual programada en un medio artificial de laboratorio— y esta modificación queda incorporada a su repertorio de estrategias adaptativas. En otras palabras, se lleva a cabo el paso de un estado de exploración a un estado de ejecución, para el modelo presentado en la Figura 11 (Veà, 1990).

El cambio de estado inverso se daría en el caso de que las modificaciones ambientales hicieran inviables las estrategias ya establecidas y fuera necesario un comportamiento distinto. El comportamiento explorador está, en este modelo (Veà y Quera, 1984; Quera y Veà, 1985; Veà y Quera, 1986), relacionado con las experiencias previas de obtención de agua, de tal modo que la exploración se realiza a partir de variaciones sobre la topografía conductual de las respuestas adaptadas anteriores (Berlyne, 1960). Su duración

SR

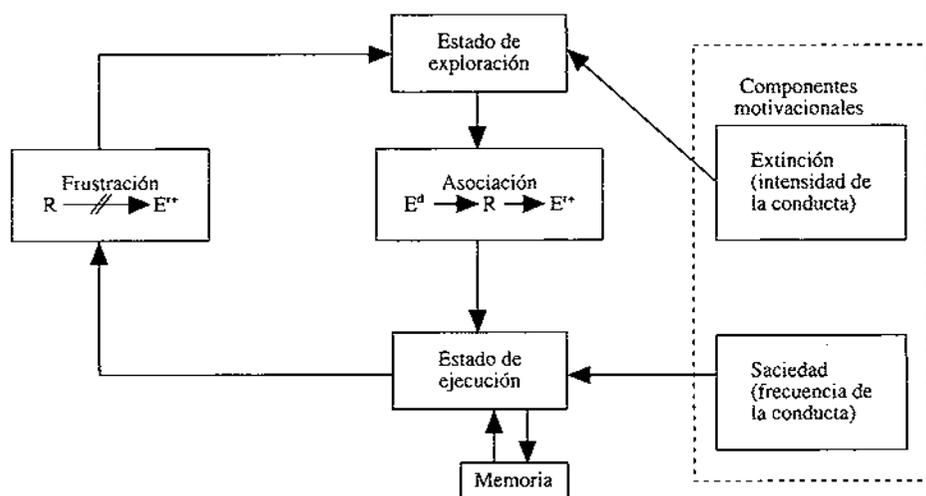


Figura 11. Esquema del sistema de respuesta (modificado de Veà 1990).

depende del «estado motivacional» presente —definido en el modelo por el nivel de agua— y del «grado de eficacia» del comportamiento en la obtención de agua. Lo que supone que el animal intenta maximizar los resultados, en primer lugar dentro del medio conocido, o bien intenta cambiar de medio cuando las modificaciones en los patrones comportamentales relacionados con las primeras estrategias no son suficientes.

Si el animal posee programas de acción eficaces para un medio con pocas variaciones, la activación de la conducta depende, en ausencia de déficit, del ciclo de ingestión y de variaciones estimulares independientes de la presencia de agua. En caso de que exista un déficit, por ejemplo inducido por privación, el comportamiento de beber se activa hasta que el déficit desaparece y el animal deja de beber.

Aunque suponemos que la persistencia de la conducta (respuesta) aprendida depende del nivel de motivación, hay también un efecto de interacción con la práctica de esta respuesta (Heckhausen, 1973). Hechas estas consideraciones estamos en condiciones de abordar la descripción de un modelo general del comportamiento de bebida que incluya todos los aspectos mencionados (Figura 12). Quizá el problema más importante de los modelos contruidos en el campo de la motivación sea la dificultad en coordinar los aspectos fisiológicos con los funcionales, es decir en cómo estructuras materiales de funcionamiento energético se traducen y coordinan con estructuras de funcionamiento informacional (Foerster, 1968).

En otras palabras, cómo variaciones en un sistema físico, estudiado a

un nivel molecular, se traducen en comportamiento. La solución que hemos adoptado es la coexistencia de ambos niveles en el modelo. Podemos observar que las entradas (Figura 12) y salidas son dobles. Las de la parte inferior representan la entrada y excreción de agua y las superiores son respuestas y

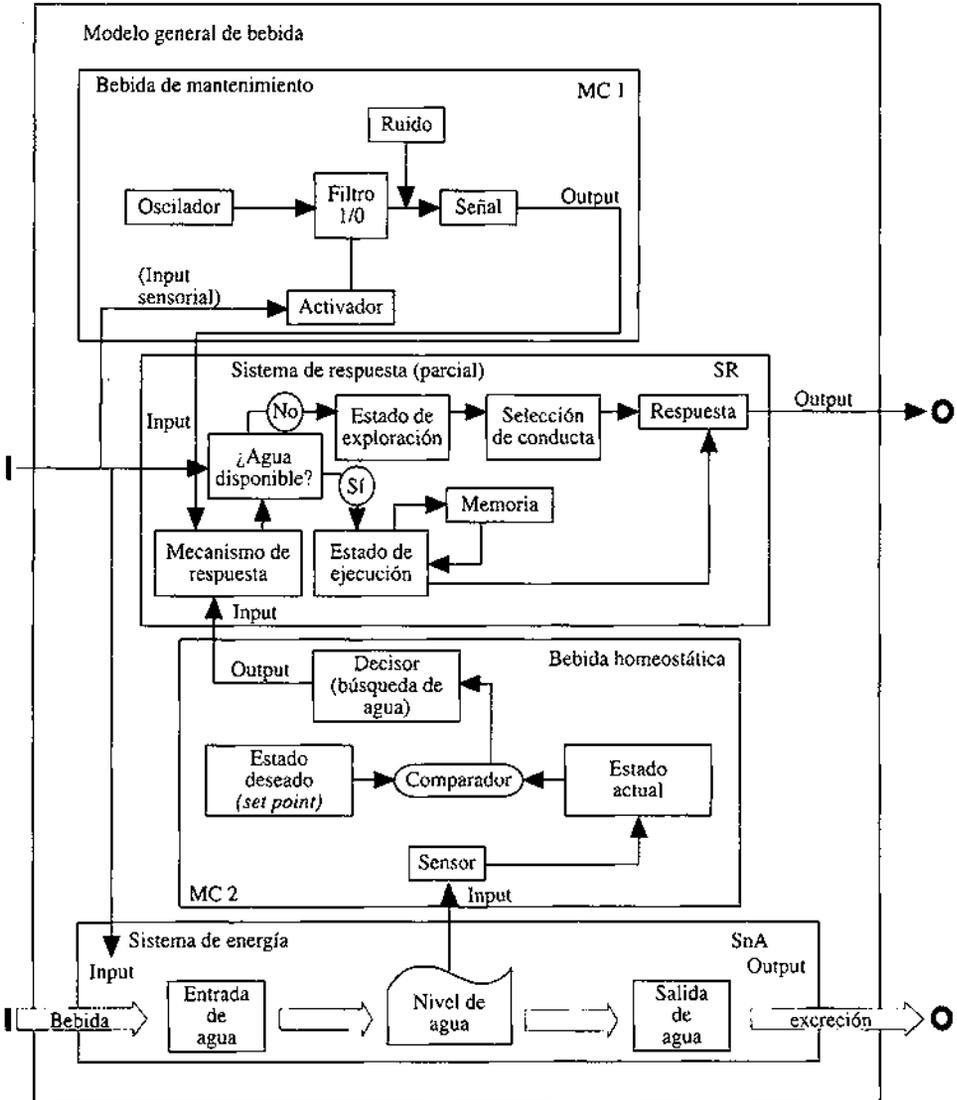


Figura 12. Modelo general de bebida que integra los sistemas de respuesta homeostática a la sed y el comportamiento de bebida periódico de mantenimiento, con un sistema de respuesta sensible a las variables ecológicas (para explicación véase texto y Veà 1990).

estímulos de tipo informacional. El papel del sistema de nivel de agua (SnA) consiste en informar al micromodelo 2 del nivel de agua actual; éste pasará la señal correspondiente al sistema de respuesta que actuará según la información proveniente del medio y las estrategias conductuales disponibles. Finalmente, con agua disponible el comportamiento de bebida estará controlado por el micromodelo 1 que activará periódicamente el sistema de respuesta. Esto supone un cambio de sistema regulador a partir de considerar un valor de estado interno y una situación estimular. El conjunto es un modelo funcional aceptable del comportamiento de bebida, una vez introducidos los parámetros obtenidos en los análisis empíricos; fundamentalmente los indicadores de la evolución corporal (peso, consumo de comida) y los niveles de saciedad en condiciones de restricción de consumo.

REFERENCIAS

- Anliker, J. & Mayer, J. (1956). An operant conditioning technique for studying feeding-fasting patterns in normal and obese mice. *Journal of Applied Physiology*, 8, 667-670.
- Aschoff, J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology*, 25, 11-28.
- Aschoff, J. (1979). Circadian rhythms: Influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49, 225-249.
- Berlyne, D. E. (1960). *Conflict, Arousal and Curiosity*. New York: McGraw-Hill.
- Bloomfield, P. (1976). *The Fourier analysis of time series: An introduction*. New York: John Wiley.
- Bode, H. W. (1945). *Network analysis and feedback amplifier design*. New York: Nostrand Company.
- Bolles, R. C. (1967). *The theory of motivation*. New York: Harper and Row.
- Bolles, R. C. (1975). Learning motivation and cognition. In W. K. Estes (Ed.) *Handbook of learning and cognitive processes*, (vol. 1). Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Cannon, W. B. (1932). *The wisdom of the body*. New York: Norton.
- Church, R. M. (1978). The internal clock. In S. H. Hulse; H. Fowler and W. K. Honig (Ed.) *Cognitive processes in animal behavior*, pp. 277-397. Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Collier, G. (1980). An Ecological analysis of motivation. In F. M. Toates and T. R. Halliday (Eds.) *Analysis of Motivational Processes*, pp. 125-152. New York: Academic Press.
- Collier, G.; Hirsh, E. & Kanarek, R. (1977). The operant revisited. In W. K. Honig and J. E. R. Staddon (Eds.) *Handbook of operant behavior*, pp. 28-52. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall.
- Cone, L.; Wells, R.; Goodson, L. & Cone, D. M. (1975). Changing lick rate of rats by manipulating deprivation and type of solution. *The Psychological Record*, 25, 491-498.
- Elsmore, T. F. & Hursh, S. R. (1982). Circadian rhythms in operant behavior of animal under laboratory conditions. In F. M. Brown and R. C. Graeber (Eds.) *Rhythmic Aspects of Behavior*, pp. 273-310. New Jersey: Erlbaum.
- Epstein, A. N. (1982a). The physiology of thirst. In D. W. Pfaff (Ed.) *The physiological mechanisms of motivation*, pp. 165-214. New York: Springer Verlag.
- Fishman, G. S. (1973). *Concepts and methods in discrete event digital simulation*. New York: John Wiley.
- Fitzsimons, J. T. (1957). Normal drinking in rats. *Journal of Physiology*, 138, 1-39.
- Fitzsimons, J. T. (1972). Thirst. *Physiological Reviews*, 52, 468-561.
- Foerster, H. von (1968). From stimulus to symbol: the economy of biological computation. In W. Buckley (Ed.) *Modern systems of research for the behavioral scientist*, pp. 170-181. Chicago: Aldine.
- Ghent, L. (1957). Some effects of deprivation on eating and drinking behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 50, 172-176.
- Gottman, J. M. (1981). *Time-series analysis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gregson, R. A. (1983). *Time series in psychology*. Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Heckhausen, H. (1973). Intervening cognitions in motivation. In D. E. Berlyne and K. B. Madsen (Eds.) *Pleasure, Rewards and Preference*, pp. 217-242. New York: Academic Press.

- Honma, K. & Hiroshige, T. (1978). Endogenous ultradian rhythms in rats exposed to prolonged continuous light. *American Journal of Physiology*, 235, 250-256.
- Hull, C. L. (1930). Knowledge and purpose as habit mechanisms. *Psychological Review*, 37, 511-525.
- Hulse, S. H. (1960). A precision liquid feeding system controlled by lick behavior. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 3, 1-3.
- Kissilieff, H. R. (1969). Food-associated drinking in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 284-300.
- Kissilieff, H. R. (1973). Nonhomeostatic controls of drinking. In A. N. Epstein; H. R. Kissilieff and E. Stellar (Eds.) *Neuropsychology of thirst. New findings and advances in concepts*, pp. 163-198. Washington. V. H.: Winston.
- Koch, S. (1941). The logical character of the motivation concept. *Psychological Review*, 48, 15-38.
- Levin, R. & Levine, S. (1974). Ecological determinants of circadian rhythms in rats. *Paper submitted to annual meeting of Eastern Psychological Association*. Philadelphia.
- Marwine, A. G. (1974). *Patterns of intake in the rat as a function of the effort required to obtain water*. Unpublished doctoral dissertation. Rutgers University.
- McFarland, D. J. (1971). *Feedback mechanisms in animal behaviour*. London. Academic Press.
- McFarland, D. J. (1974). Experimental investigation of motivational state. In D. J. McFarland (Ed.) *Motivational Control Systems Analysis*, pp. 251-282. New York: Academic Press.
- Millier, C. (1982). Courbes de réponse. Dans J. D. Lebreton et C. Millier (Eds.) *Modèles dynamiques déterministes en biologie*, pp. 151-170. Paris: Masson.
- Milsum, J. H. (1966). *Biological control systems analysis*. New York: McGraw-Hill.
- Moore-Ede, M. C.; Sulzman, F. M. & Fuller, C. A. (1982). *The clocks that time us: Physiology of the circadian timing system*. Cambridge: Harvard University Press.
- Oatley, K. (1971). Dissociation of the circadian drinking pattern from eating. *Nature*, 299, 494-496.
- Oatley, K. (1974). Circadian rhythms and representations of the environment in motivational systems. In D. J. McFarland (Ed.) *Motivation control systems analysis*, pp. 427-459. New York: Academic Press.
- Pfaff, D. W. (1982). Motivational concepts: Definitions and distinctions. In D. W. Pfaff (Ed.) *The Physiological Mechanisms of Motivation*, pp. 3-24. New York: Springer Verlag.
- Quera, V. y Veà, J. J. (1985). Una simulacion mecánica del aprendizaje discriminativo. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 40, 71-85.
- Richelle, M. & Lejeune, H. (1980). *Time in animal behavior*. Oxford: Pergamon Press.
- Richter, C. P. (1927). Animal behavior and internal drives. *The Quarterly Review of Biology*, 2, 307-343.
- Richter, C. P. (1965). *Biological clocks in medicine and psychiatry*. Springfield: C. C. Thomas.
- Roberts, S. (1981). Isolation of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology (ABP)*, 7(3), 242-268.
- Roberts, S. (1983). Properties and function of an internal clock. In R. L. Mellgren (Ed.) *Animal cognition and behavior*, pp. 345-397. Amsterdam: Amsterdam North Holland.
- Roberts, S. & Holder, M. D. (1984). What starts an internal clock?. *Journal of Experimental Psychology (ABP)*, 10(3), 273-296.
- Rosenwasser, A. M. (1980). *The circadian organization of ingestive behavior in the rat*. Unpublished doctoral dissertation. Northeastern University: University Microfilms No. 8107002.
- Rowland, N. (1980). Drinking behaviour: Psychological, neurological and environmental factors. In F. M. Toates and T. R. Halliday (Eds.) *Analysis of Motivational Processes*, pp. 34-60. New York: Academic Press.
- Rusak, B. (1980). Vertebrate behavioral rhythms. In J. Aschoff (Ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology, Vol. 4, Biological rhythms*, pp. 183-213. New York: Plenum.
- Scott-Krally, F. (1984). Physiology of drinking elicited by eating. *Psychological Review*, 91(4), 478-490.
- Slater, P. J. B. (1978). A simple model for competition between behaviour patterns. *Behaviour*, 67, 236-257.
- Smith, G. P. (1982). Satiety and the problem of motivation. In D. W. Pfaff (Ed.) *The physiological mechanisms of motivation*, pp. 133-143. New York: Springer Verlag.
- Sobol, I. M. (1976). *Método de Montecarlo*. Moscú: Mir.
- Teitelbaum, P. (1966). The use of operant methods in the assessment and control of motivational states. In W. K. Honig (Ed.) *Operant Behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts, 7-25.

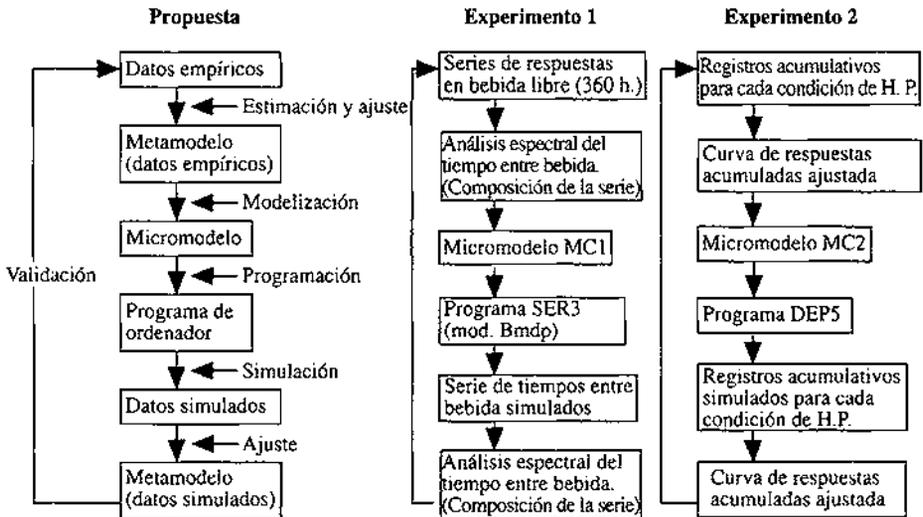
- Terman, M. (1983). Behavioral analysis and circadian rhythms. In M. D. Zeiler and P. Harzem (Eds.) *Advances in Analysis of Behaviour (Vol. 3)*, pp. 103-141. New York: John Wiley.
- Toates, F. M. (1979). Homeostasis and drinking. *The Behavioral and Brain Sciences*, 2, 95-139.
- Toates, F. M. & Oatley, K. (1970). Computer simulation of thirst and water balance. *Medical Biological Engineering*, 8, 71-87.
- Veà, J.J. (1990). Variabilidad conductual y comportamiento adaptativo. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 43(4), 443-450
- Veà, J. J. y Quera, V. (1984). Modelos cognitivos y simulación de conducta operante. *Comunicación presentada al I Symposium sobre Actividad Humana y Procesos Cognitivos*. Madrid, 19-22 de Diciembre de 1984.
- Veà, J. J. y Quera, V. (1985). Simulación de aprendizaje por ordenador: programas de razon fija. *Comunicación presentada al Congreso Perspectivas Actuales en la Psicología Cognitiva*. Madrid, 16-19 de Marzo de 1985.
- Veà, J. J.; Diego, P.; Orejas, J.; Batista, J.; Català, D. y Solé, A. (1985). Etograma d'una rata en una caixa de Skinner. *Comunicación presentada a la Reunión Anual de la Societat Catalana de Recerca i Teràpia del Comportament*, Barcelona, 6, de enero, 1985.
- Ve, J. J. y Quera, V. (1986). *A finite state model of fixed ratio responding*. Documento no publicado.
- Wetherington, C. L. & Lucas, T. R. (1980). A note on fitting Herrnstein's equation. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 34, 199-206.
- Wurtman, R. J. (1967). Ambiguities in the use of the term circadian. *Science*, 156, 104.
- Zucker, I. (1971). Light-dark rhythms in rat eating and drinking behavior *Physiology and Behavior*, 6, 115-126.

APÉNDICE: Propuesta de organización de un trabajo experimental que incluye modelo teórico y simulación

La realización de modelos teóricos, su validación por medio de la simulación y su contrastación empírica con datos provenientes de la observación o la experimentación supone contar con un elevado grado de complejidad expositiva para la que no se ha desarrollado normativa. Siguiendo la recomendación de la Redacción de la revista planteamos a modo de sugerencia un esquema para ordenar la exposición. Dicho esquema está acompañado por una tabla donde se detallan los apartados del presente artículo en relación con el ordenamiento propuesto.

1. Introducción
2. Método
 - a. Sujetos
 - b. Material
 - c. Procedimiento
3. Resultados
 - a. Datos obtenidos (registros)
 - b. Análisis de datos
4. Modelo teórico (formalizado)
5. Resultados simulados
 - a. Obtención de datos simulados (simulación)
 - b. Análisis de datos (comparación datos empíricos y simulados)
6. Discusión
7. Referencias

	ESQUEMA PROPUESTO	EXPERIMENTO 1	EXPERIMENTO 2
1	Introducción		
2	Método		
2.a	Sujetos		
2.b	Material		
2.c	Procedimiento		
3	Resultados	Resultados	Resultados
3.a	Datos obtenidos (registros)	Ciclos de bebida	Registros acumulativos para cada condición de privación de agua
3.b	Análisis de datos	Análisis espectral de las variables de «bebida libre»	Curvas teóricas de consumo de agua
4	Modelo teórico (formalizado)	Micromodelo 1: Relojes internos y regulación del comportamiento de bebida	Micromodelo 2: Regulación homeostática del consumo
5	Resultados simulados	Resultados simulados	Resultados simulados
5.a	Obtención de datos simulados (simulación)	Datos simulados	Datos simulados
5.b	Análisis de datos (comparación de datos empíricos y simulados)	Análisis espectral de la serie simulada de sesiones de bebida	Ajuste de curvas de respuesta a los datos simulados
6	Discusión		
7	Referencias		



Propuesta de diagrama de flujo para la formulación y validación de modelos teóricos formalizados por medio de la simulación, con su aplicación a los dos experimentos descritos en este trabajo.