



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE MAESTRIA Y DOCTORADO EN PSICOLOGIA
ANÁLISIS EXPERIMENTAL DEL COMPORTAMIENTO

**ADQUISICIÓN, EXTINCIÓN Y RECUPERACIÓN DEL APRENDIZAJE ESPACIAL
EN HUMANOS**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN PSICOLOGIA

PRESENTA:
DAVID GABRIEL LUNA PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL
DR. HÉCTOR MARTÍNEZ SÁNCHEZ, INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS, U DE G

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. SARA CRUZ MORALES, FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
DR. FELIPE CABRERA GONZÁLEZ, CENTRO UNIVERSITARIO DE LA CIÉNEGA, U DE G
DR. VLADIMIR ORDUÑA TRUJILLO, FACULTAD DE PSICOLOGÍA, UNAM
DR. JUAN JOSÉ SÁNCHEZ SOSA, FACULTAD DE PSICOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D. F. JUNIO 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dedicatoria...

A mi esposa, "la Jaki"
A mis hijos, Leonardo y Gabriel
A mi madre
A las familias Hernández Prado,
Jiménez López
López Jiménez
A la memoria de José Miguel

otra dedicatoria...

A cada uno de los miembros de mi comité tutor

Héctor Martínez

Sara Cruz

Felipe Cabrera

Vladimir Orduña

Juan José Sánchez Sosa

y un agradecimiento para las siguientes instituciones

UNAM
CONACYT
IPN
UNIVDEP

Índice

	página
Resumen	7
Abstract	8
1. Aprendizaje espacial	9
1.1 El estudio experimental del aprendizaje espacial	10
1.2 El laberinto de agua de Morris	16
1.2.1 El laberinto virtual de agua	18
1.2.2 Protocolo y evaluación de la ejecución	20
1.2.2.1 Ejecución de ratas y humanos en el laberinto de agua	23
2. Teoría del mapa cognitivo	27
2.1 Estructura y función del hipocampo	28
2.2 Sistema táxico vs. Sistema local: Rutas y mapas	39
2.2.1 El mapa cognitivo de O'Keefe & Nadel	44
2.2.1.1 Evidencia a favor	48
2.2.1.1.1 Animales no humanos	48
2.2.1.1.2 Humanos	52
2.2.1.2 Controversias	56
3. Aproximación asociativa del aprendizaje espacial	60
3.1 Condicionamiento pavloviano	61
3.1.1 Extinción experimental	65
3.2 Modelos teóricos de aprendizaje asociativo	71
3.2.1 Modelos de adquisición	72
3.2.2 Modelos de actuación	74
3.3 Aplicación del condicionamiento pavloviano al aprendizaje espacial	76
3.3.1 Evidencia a favor	79
3.3.1.1 Efectos de adquisición	80
3.3.1.2 Extinción del aprendizaje espacial	81
3.3.1.3 Efectos de recuperación	83
3.3.2 Controversias	84
Planteamiento del problema	90
Justificación de la investigación	93
Método general	94

Experimento 1: Adquisición del aprendizaje espacial	104
Experimento 1a	105
Método	105
Resultados	106
Discusión	112
Experimento 1b	115
Método	115
Resultados	116
Discusión	121
Experimento 2: Extinción del aprendizaje espacial	123
Experimento 2a	124
Método	124
Resultados	125
Discusión	130
Experimento 2b	133
Método	134
Resultados	135
Discusión	142
Experimento 3: Renovación del aprendizaje espacial	144
Experimento 3a	145
Método	145
Resultados	146
Discusión	152
Experimento 3b	154
Método	154
Resultados	156
Discusión	161
Experimento 4: Recuperación espontánea del aprendizaje espacial	163
Método	164
Resultados	165
Discusión	170
Discusión general	172
Referencias	199

Resumen

Empleando un laberinto virtual de agua se investigó la extinción y recuperación del aprendizaje espacial en humanos. Inicialmente se estableció el aprendizaje espacial por entrenar a participantes para localizar una plataforma oculta que fue señalada por un par de claves distales o por una clave proximal. El aprendizaje adquirido fue posteriormente sujeto a extinción por retirar la plataforma del laberinto o por colocarla en una posición novedosa. La recuperación del aprendizaje extinguido se investigó a través de los efectos de renovación y de recuperación espontánea. En la renovación, se condujo una prueba en un contexto virtual diferente al presente durante la extinción. El cambio de contexto se realizó sin anuncio o señalado mediante claves lingüísticas. En la recuperación espontánea, se interpuso un intervalo de retención entre la extinción y una prueba. Los resultados demostraron la adquisición y extinción del aprendizaje espacial por el establecimiento y pérdida respectivamente de una preferencia por el cuadrante del laberinto en que se localizó la plataforma y por la aproximación inicial a esta zona. Se demostró renovación en la preferencia por el cuadrante reforzado y en la aproximación inicial a dicho cuadrante cuando el cambio entre contextos fue señalado por claves lingüísticas, en ausencia de éstas los participantes tendieron a explorar zonas nunca reforzadas en el laberinto. Se demostró recuperación espontánea únicamente de la respuesta de aproximación al sitio en que originalmente se localizó la plataforma. Se discuten los procesos asociativos y no asociativos presentes en la extinción del aprendizaje espacial.

Abstract

Extinction and recovery of human spatial learning was assessed using a virtual water maze. Spatial learning was established by training participants to locate a hidden platform using a set of distal or proximal landmarks and then it was extinguished through remove the platform or placed it in a new position in the maze. The recovery of the spatial learning was assessed through the renewal and spontaneous recovery effects. For the renewal effect, a testing trial was conducted in a different virtual context respect to the present during extinction. The context switch was made without notice or indicated by linguistic cues. For the spontaneous recovery effect, 24 h interval retention was interposed between the extinction and a final testing trial. The acquisition and extinction of spatial learning were respectively demonstrated by the establishment and later suppression of a preference for the reinforced quadrant and the initial approach to this area. For both of these variables a renewal effect was demonstrated when context change was indicated by linguistic cues. In the absence of such cues, participants tended to seek the goal in the non-reinforced quadrants. The spontaneous recovery effect was demonstrated only for the initial approach to the first reinforced quadrant. These findings are discussed in relation to the cognitive map theory and associative approach of spatial learning.

1. Aprendizaje espacial

Independientemente del ambiente en que se habite, los animales a fin de sobrevivir y reproducirse deben satisfacer diversos problemas adaptativos entre los que se encuentran la localización de fuentes de alimentos y líquido, de parejas y crías, así como sitios de seguridad y confort (Vicens, Redolat & Carrasco, 2003). La localización de éstos es la mitad del problema, siendo el resto recordar su ubicación para posteriores visitas. En el caso de la especie humana, no es posible entender la gran dispersión ocurrida hace miles de años y que llevó a poblar las regiones más recónditas del planeta (Diamond, 2006) sin apelar a una gran capacidad de orientación en el ambiente. Así, esta habilidad para el desplazamiento funcional es elemental para la adaptación al entorno (Maier, 2001; Rodrigo, 2002; Shettleworth, 2010), de tal forma que incluso es posible suponer que fue su necesidad la que en los organismos jugó un importante papel como presión selectiva para la evolución de sistemas sensoriales y motores, así como también para las funciones neuronales y psicológicas asociadas al aprendizaje y la memoria espacial (Geary, 2005).

El aprendizaje y la memoria espacial (de aquí en adelante referido solo como *aprendizaje espacial*), consiste en la capacidad de los animales para adquirir y posteriormente recuperar conocimiento acerca de las características de su entorno, lo que les permite ubicarse a sí mismos en el espacio y trazar rutas para alcanzar metas en forma eficiente (Hampson, 1995; Postma, Jager, Kessels, Koppeschaar & van Honk, 2004; Rodrigo & Prados, 2003; Vicens et al., 2003). La generalidad de este tipo de aprendizaje es amplia entre las especies (Vicens et al., 2003), y ha sido demostrado en animales tan diversos en la escala filogenética como lo son la mosca (Ofstad, Zuker & Reiser, 2011), grillos (Wessnitzer, Mangan & Webb, 2008), cucarachas (Mizunami, Weibrecht & Strausfeld, 1998), peces (Saito & Watanabe, 2005), tortugas (López, Vargas, Gómez &

Salas, 2004), sapos (Daneri, Casanave & Muzio, 2011), ratas (Morris, 1984), palomas (Macphail, 2002), gatos (Poucet, 1985), chimpancés (Janmaat, Ban & Boesch, 2013) y humanos (Fitting, Allen & Wedell, 2007). Aunque es posible la excepción de su presencia en organismos unicelulares como bacterias o crustáceos cuyo desplazamiento parece basarse principalmente en tropismos (Brown & Herrnstein, 1975).

El comienzo de la investigación en aprendizaje espacial puede rastrearse hasta los inicios del siglo XX (Rodrigo, Artigas & Chamizo, 2007), desarrollándose desde dos enfoques distintos. Por una parte, el tema se abordó a partir de estudios realizados en ambientes naturales cuyo objetivo ha sido investigar conductas como la migración, la orientación, el regreso al nido, y la localización de fuentes de alimento (e.g., Keeton, 1974; Maier, 2001; von Frisch, 1967; Watson & Lashley, 1915). Por otra parte, también se ha investigado a través de estudios experimentales conducidos en ambientes controlados de laboratorio con la intención de identificar cómo los animales localizan una meta arbitraria (e.g., Small, 1901; Tolman, 1948; Watson, 1907). Desde entonces a la fecha, diversas estrategias de desplazamiento han sido descritas y múltiples teorías para dar cuenta de ellas han sido desarrolladas producto de ambas tradiciones (para una revisión ver Rodrigo, 2002). Este trabajo se centrará en los estudios de naturaleza experimental y en dos de las teorías desarrolladas a partir de ellos que pretenden explicar el aprendizaje espacial.

1.1 El estudio experimental del aprendizaje espacial

Uno de los primeros trabajos experimentales reportados en que se analizó el aprendizaje espacial fue elaborado por Small (1901). Dicho autor entrenó a ratas para resolver un laberinto de Hampton Court y notó que sobre repetidas exposiciones a éste, los animales mostraban movimientos de desplazamiento estereotipados que se acompañaban de

un aumento en la velocidad de la carrera y una disminución en los errores cometidos (i.e., elección de corredores sin salida), lo que era consistente con la adquisición de un aprendizaje espacial. Acerca de los mecanismos que permitían a las ratas estas conductas, Small discutió la participación de procesos cognitivos (i.e., imágenes mentales o algún tipo de memoria) así como la adquisición de movimientos de naturaleza automática, siendo estos últimos los aceptados como plausibles quizás debido al *zeitgeist* de la época.

Desde una posición que asumía que el aprendizaje espacial podía ser explicado a partir de la adquisición de movimientos automáticos, diversas investigaciones fueron realizadas para analizar el valor de las sensaciones visuales, táctiles, auditivas u olfativas en el control del desplazamiento funcional en el entorno (e.g., Carr & Watson, 1908; Ingebritsen, 1933; Lashley & Ball, 1929; Watson, 1907). En uno de estos trabajos, Watson (1907) eliminó, uno a la vez o en su combinación, los sentidos en ratas (i.e., vista, olfato, oído, y tacto) y comparó su grado de aprendizaje para resolver un laberinto contra el de sujetos control. Al no encontrar diferencias entre ambas categorías de animales (i.e., sensorialmente privados vs. control), supuso que serían señales internas (i.e., cinestésicas) las responsables del aprendizaje espacial. Watson (1914) sugirió que la sensación de la posición de los músculos involucrados en el movimiento sería un estímulo que produciría una serie de respuestas que encadenadas ocasionarían el desplazamiento funcional en un laberinto. Evidencia favorable a esta idea provino de un estudio conducido por Carr y Watson (1908), quienes colocaron a ratas en un extremo de un corredor lineal y las entrenaron para recorrerlo hasta encontrar alimento que se encontraba en el extremo distal. Tras un extensivo entrenamiento, la longitud del pasillo se redujo a la mitad, aunque la presentación del alimento en su extremo final se mantuvo intacta. Los autores partían del supuesto de que si las sensaciones cinestésicas eran suficientes para orientar a las ratas en el

corredor –y no propiamente un sentido de distancia– ante un cambio como el ocasionado, los animales mostrarían un período durante el cual estas sensaciones tendrían que acomodarse a las nuevas condiciones por lo que el ajuste conductual no sería inmediato (i.e., correr menos para alcanzar la meta). Consistente con este supuesto, las ratas bajo la nueva situación al llegar al final del corredor ignoraron la comida y se fueron de bruces contra el muro.

La importancia de las sensaciones cinestésicas en el control del aprendizaje espacial fue cuestionada por Lashley y Ball (1929) y por Ingebritsen (1932). Dichos autores recortaron las fibras aferentes del tronco y las piernas en ratas de modo que no pudieran percibir tales sensaciones, y aun así los animales lograron completar exitosamente un laberinto aprendido previo a la operación o adquirir la conducta necesaria para resolverlo cuando fueron expuestas a uno novedoso. En medio de esta controversia, a través de una revisión de los trabajos hasta entonces elaborados, Restle (1957) concluyó que las ratas empleaban sensaciones cinestésicas para resolver un laberinto que es relativamente sencillo; en cambio, con laberintos más complejos, se usaban otras fuentes de información (e.g., vista, oído, olfato). Por su parte, Woodworth y Schlosberg (1938) consideraron que ningún sentido por sí mismo era crucial para resolver un laberinto, independientemente de su dificultad.

Una nueva controversia en la investigación experimental del aprendizaje espacial fue alentada por la postura mantenida por Hull (1943) y por Tolman (1932) al analizar la conducta de ratas al resolver un laberinto en forma de T. Hull sostenía que lo que las ratas aprendían durante el entrenamiento en esta tarea era a realizar una respuesta (e.g., giro a la derecha) contingente a la presentación de un reforzador (e.g., alimento). A esto se le llamó aprendizaje de respuestas y se consideró un caso de condicionamiento instrumental. En

contraposición, Tolman afirmaba que los animales aprendían a asociar lugares (e.g., brazo en el laberinto orientado hacia una clave) con recompensas (e.g., alimento). A esto se le llamó aprendizaje de lugar y se consideró un caso de condicionamiento pavloviano. En el debate entre ambas posturas, Tolman, Ritchie y Kalish (1946b) demostraron la dominancia del aprendizaje de lugar respecto al aprendizaje de respuestas con este último presentando una mayor dificultad en su adquisición. No obstante, Blodgett, McCutchan y Mathews (1949) reportaron datos opuestos, pues en su estudio el aprendizaje de respuesta se adquirió antes que el de lugar. Otros autores continuaron investigando la validez de una u otra postura (e.g., Scharlock, 1955) y en una revisión sobre el tema, Restle (1957) concluyó que ningún tipo de aprendizaje era dominante *per se* en la solución del laberinto. El aprendizaje de lugar ocurría temprano en el entrenamiento cuando se disponía de un entorno rico en claves que permitieran la orientación del animal. En cambio, el aprendizaje de respuesta se presentaba en animales expuestos a un sobreentrenamiento en ambientes pobres en claves.

Un momento neurálgico en la investigación experimental del aprendizaje espacial de inicios del siglo pasado fue la propuesta desarrollada por Tolman acerca de los mecanismos empleados por los animales al resolver un laberinto. Estos mecanismos se expresaban en su teoría de la expectativa (Tolman, Ritchie & Kalish, 1946a) y en la hipótesis del mapa cognitivo (Tolman, 1948; para una revisión y reinterpretación contemporánea ver Johnson & Crowe, 2009). La teoría de la expectativa está basada en la idea de que al ser expuestos a un laberinto, los animales no solo adquieren conocimiento sobre las características del entorno, sino que también desarrollan la expectativa de encontrar un reforzador en un punto específico del mismo. Como consecuencia, en cada ocasión que un animal fuera expuesto a un conjunto de estímulos que antes hayan sido asociados con un reforzador, dicho animal tenderá a desplazarse hacia el sitio en donde

espera localizarlo. En la hipótesis del mapa cognitivo se elaboró la idea de que al exponerse a un laberinto los animales son capaces de codificar en una representación mental las relaciones espaciales existentes entre la meta y las características del entorno. A través de dicha representación es posible trazar rutas para desplazarse del punto A (salida) al punto B (meta) en un laberinto. Este mapa cognitivo podía adquirir dos formas: el mapa de listado y el mapa comprensivo. El mapa de listado permitía a los animales reconocer en un laberinto un único trayecto del punto de partida hasta el punto donde se encontraba la meta, por lo que un cambio en las características del ambiente les dificultaría el desplazamiento funcional. Un mapa de este tipo sería producto del sobreentrenamiento, un daño cerebral, o situaciones que resultaran de alto estrés para los animales. El mapa comprensivo consistía en una codificación más extensa y rica del ambiente en la que se incorporaban diversas rutas y trayectorias, lo que facilitaba el trazar vías alternas para llegar de uno a otro punto ante cambios en el ambiente.

Las hipótesis del mapa cognitivo y de la adquisición de una expectativa para localizar un reforzador en un punto del laberinto se fundamentaron en el aprendizaje latente, originalmente demostrado por Blodgett (1929) y que puede ser definido como el aprendizaje que ocurre en la ausencia inmediata de cambios observables en la conducta (Johnson & Crowe, 2009). En un estudio, Tolman y Honzik (1930) entrenaron por 17 días a tres grupos de ratas para resolver un laberinto. Un grupo siempre encontró un reforzador al llegar a la meta y otro grupo nunca fue reforzado. El tercer grupo encontró un reforzador al llegar a la meta pero solo a partir del día 11 de entrenamiento. Los resultados de este experimento mostraron de forma previsible que el grupo siempre reforzado disminuyó sistemáticamente el número de errores cometidos, mientras que el grupo que nunca fue reforzado mostró una ejecución deficiente. No obstante, el grupo con reforzamiento tardío

mejoró drásticamente su ejecución para el día 12 y se mantuvo así en los días posteriores. Estos datos sugirieron a los autores que a partir de la exploración en el laberinto durante el periodo sin reforzamiento, las ratas del grupo de reforzamiento tardío formaron un mapa cognitivo que representaba las relaciones espaciales entre los elementos del entorno (hipótesis del mapa cognitivo). Este mapa no tuvo utilidad sino hasta que su uso permitió encontrar el esperado reforzador (teoría de la expectativa).

Si bien la investigación en el tema del aprendizaje espacial fue fecunda durante la primera mitad del siglo pasado, hubo varios factores que ocasionaron un decremento sistemático en su interés durante las décadas de 1950-60. Uno de ellos fue que Tolman nunca explicitó los mecanismos cognitivos o neuronales asociados a su mapa, por lo que no pudo acreditar su teoría (Eichenbaum, Dudchenko, Wood, Shapiro & Tanila, 1999). Otro fue el interés cada vez mayor por parte de la psicología norteamericana en la búsqueda de soluciones prácticas a problemas sociales. Esto fue acompañado por un desencanto en el desarrollo teórico de las diferentes posturas acerca del aprendizaje planteadas hasta entonces (Leahey, 2004). Finalmente, la aceptación del conductismo radical propuesto por Skinner (e.g., Skinner, 1953, 1973) que establecía a la conducta como unidad de análisis de la psicología científica eliminando las referencias a procesos inferidos en el organismo, generó nuevas tendencias en la investigación.

A pesar de lo anterior, no hubo que esperar mucho antes de que el interés por descubrir cómo los animales aprenden a desplazarse en su entorno se reavivara (Rodrigo & Prados, 2003). Esto no solo se acompañó de nuevas preparaciones para su estudio experimental como es el caso del laberinto de agua (Morris, 1981) o el laberinto radial (Olton & Samuelson, 1976), sino también del desarrollo de nuevas teorías como la del mapa cognitivo de O'Keefe y Nadel (1978) o la aplicación de otras ya existentes (i.e.,

aprendizaje asociativo, Dickinson, 1980) para la explicación de este tipo de aprendizaje. Antes de exponer tales teorías, se describirá una de las preparaciones actualmente más empleadas en la investigación en aprendizaje espacial: el laberinto de agua.

1.2 El laberinto de agua de Morris

El laberinto de agua fue desarrollado por Richard Morris (Morris, 1981, 1984) para el estudio del aprendizaje espacial y para la confrontación de las incipientes aproximaciones teóricas que a finales del siglo anterior se debatían su explicación (e.g., Olton & Samuelson, 1976; O'Keefe & Nadel, 1978). Parte de su inspiración está basada en preparaciones antes desarrolladas en que ratas eran expuestas a entornos acuáticos de los cuales debían escapar (e.g., Glaser, 1910; Waller, Waller & Brewster, 1960).

El laberinto consiste en un tanque lleno de agua que es colorada con leche o látex a fin de reducir su transparencia y así dificultar la visión a través de ella. En su interior se coloca una plataforma cuya parte más alta se encuentra aproximadamente 1 cm por debajo del nivel del agua y que ofrece al animal un sitio de seguridad por el cual puede escapar de la situación. El área del tanque se divide mediante una línea imaginaria en cuatro cuadrantes y la plataforma se ubica en el centro de alguno de ellos. La habitación o entorno en que se coloca el laberinto puede contener objetos que hacen de claves y al mantenerse en una posición fija respecto a la localización de la plataforma es que dichas claves se vuelven relevantes para la orientación del animal, facilitando así la ubicación de la plataforma (Morris, 1981). La Figura 1 ilustra la preparación hasta aquí descrita.

Entre las bondades asociadas a este laberinto se encuentran el que las ratas son buenas nadadoras (Metz, Kolb & Whishaw, 2005), por lo que no requieren un aprendizaje previo a la exposición al ambiente acuático. Adicionalmente, no es necesario someter a los

animales a condiciones de privación de alimento o líquido (Save & Poucet, 2005) y aunque por tratarse de animales no acuáticos su inmersión puede ocasionar una respuesta de estrés (Vicens et al., 2003), ésta tiende a disminuir gradualmente en el curso de la exposición al agua (Aguilar-Valles et al., 2005; para datos opuestos ver Harrison, Hosseini & McDonald, 2009). Además, no hay evidencia de que el laberinto de agua sea resuelto a través de pistas visuales u olfativas, lo que incrementa la validez de esta preparación para el estudio del aprendizaje espacial (Morris, 1981).

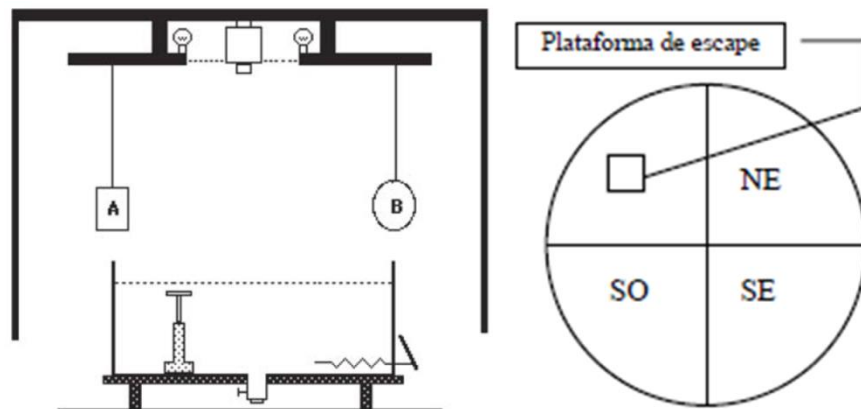


Figura 1. Laberinto de agua con plataforma oculta y claves A y B que señalan su ubicación (izquierda) en la parte central de uno de los cuadrantes que lo conforman (derecha). Adaptada de Rodrigo y Prados (2003) y Vicens, Redolat y Carrasco (2003).

Existe una versión no espacial de esta preparación que es semejante a la anterior, salvo que la parte más alta de la plataforma sobresale aproximadamente 1 cm del agua y por tanto se hace visible al animal. Esta versión es útil para igualar los aspectos motores (desplazamiento), motivacionales (escape) y de reforzamiento (seguridad en la plataforma)

con respecto a la versión espacial del laberinto de agua, pero anulando el factor *aprendizaje espacial*. Esta modalidad comúnmente se utiliza como un laberinto de control (cf., Morris, Garrud, Rawlins & O'Keefe, 1982).

La importancia del laberinto de agua en la investigación contemporánea se aprecia no solo en que es una de las preparaciones más empleadas en estudios conductuales y neurobiológicos en aprendizaje espacial (para una revisión ver D'Hooge & De Deyn, 2001), sino también en la cantidad de temas que con ella han sido estudiados. Algunos de estos temas son la ocurrencia de diferencias entre sexos (e.g., Galea, Kavaliers & Ossenkopp, 1996), cambios cognitivos relacionados a la edad (e.g., Drapeau et al., 2003) y consecuencias de lesiones neuronales (e.g., Warburton, Morgan, Baird, Muir, & Aggleton, 1999) en el aprendizaje espacial.

Adicionalmente, esta preparación ha sido adaptada en diversas versiones análogas para poder ser empleada con diferentes especies entre las que se hallan la mosca (e.g., Foucaud, Burns & Mery, 2010), ratones (e.g., Varvel & Lichtman, 2002), puercos de guinea (e.g., Lewejohann, Pickel, Sachser & Kaiser, 2010), puercos (e.g., Siegford, Rucker & Zanella, 2008) y humanos expuestos a ambientes reales (e.g., Fitting et al., 2007) y virtuales (e.g., Astur, Tropp, Sava, Constable & Markus, 2004).

1.2.1 El laberinto virtual de agua

A pesar de que el interés en el estudio experimental del aprendizaje espacial tradicionalmente ha comprendido una variedad de especies, en gran parte del siglo XX la investigación animal y humana se desarrolló en forma relativamente independiente. Esto fue debido a dificultades metodológicas y a la falta de preparaciones que permitieran obtener resultados comparables y revelar mecanismos de aprendizaje compartidos entre

especies (Kelly & Gibson, 2007). En tanto que las preparaciones más empleadas en estudios con animales no humanos eran laberintos de corredor de diversos tipos (e.g., Olton & Samuelson, 1976; Small, 1901; Tolman, Ritchie & Kalish, 1946b) o el laberinto de agua (Morris, 1981), en estudios con humanos se ha recurrido a pruebas de lápiz y papel (e.g., Galea & Kimura, 1993), a la descripción verbal de rutas o el reconocimiento de estímulos visuales en ambientes reales (e.g., Ferrara et al., 2006). Esta situación ha alentado a los investigadores al uso de entornos virtuales (EV) en tercera dimensión, con los cuales se pretende simular las condiciones a las que son expuestos animales no humanos en tareas espaciales (e.g., Cánovas, Espínola, Iribarne & Cimadevilla, 2008; Cimadevilla, Cánovas, Iribarne, Soria & López, 2011).

Entre las ventajas de la técnica de simulación de EV se encuentra la fácil manipulación de las características del ambiente por parte del investigador/programador, quien puede crear diversos tipos de ambientes a un costo menor en comparación al diseño y construcción de un espacio real (Rodrigo et al., 2007). Aunque una limitación de los EV es la ausencia de retroalimentación propioceptiva y vestibular, existe evidencia de que la información visual es suficiente para que los sujetos puedan realizar un recorrido funcional en éstos (Riecke, van Veen & Bühlhoff, 2002) y que el aprendizaje espacial adquirido en un ambiente virtual puede ser transferido a uno real (e.g., Foreman et al., 2000) y viceversa (e.g., Ross, Skelton & Mueller, 2006). Esto último sugiere el uso de mecanismos de aprendizaje espacial semejantes en ambos tipos de entorno (i.e., real o virtual). También hay evidencia de que la ventaja aportada por información propioceptiva es mínima en la solución de EV complejos (Ruddle & Peruch, 2004), de ahí que la simulación de desplazamiento en un EV pueda ser semejante en términos funcionales al desplazamiento en un ambiente real. También se ha demostrado la validez ecológica y de constructo al

estudiar la memoria a través de EV (Matheis et al., 2007) y el creciente uso de esta técnica ha permitido la valoración de modelos teóricos útiles en la investigación en aprendizaje espacial (para una revisión ver Tyson, 2013).

Con la intención de estudiar el aprendizaje espacial en humanos y generar resultados que sean comparables a los obtenidos en otras especies, el laberinto de agua ha sido adaptado a una versión virtual en numerosos estudios sobre conducta humana (e.g., Astur et al., 2004; Astur, Ortiz & Sutherland, 1998; Hamilton, Driscoll & Sutherland, 2002; Hamilton & Sutherland, 1999; Mueller, Jackson & Skelton, 2008; Sandstrom, Kaufman & Huettel, 1998; Wilson & Alexander, 2010). En esta versión los participantes son sentados frente al monitor de una computadora en el cual se presenta en tercera dimensión un tanque o alberca virtual semejante al empleado en el laberinto real y las claves útiles para localizar la plataforma se colocan en el perímetro del tanque, suspendidas sobre éste, en algún pasillo circundante, o en los muros de una habitación virtual. La perspectiva de los participantes es en primera persona y se utilizan las flechas de dirección en el teclado de la computadora o un joystick a fin de desplazarse en este EV.

Al igual que el laberinto de agua empleado con roedores, el laberinto virtual de agua ha demostrado su utilidad en la investigación, entre otros temas, de fenómenos básicos de aprendizaje (e.g., Chamizo, Aznar-Casanova & Artigas, 2003), diferencias relacionadas al sexo (e.g., Sandstrom et al., 1998), y de la función del hipocampo y otras estructuras cerebrales en el aprendizaje espacial (e.g., Goodrich-Hunsaker, Livingstone, Skelton & Hopkins, 2009).

1.2.2 Protocolo y evaluación de la ejecución

El laberinto de agua permite evaluar dos tipos de memoria, la memoria de referencia

y la memoria de trabajo (e.g., Bavaresco, Streck, Netto & de Souza Wyse, 2005). La memoria de referencia implica la retención de información que se mantiene constante sobre el tiempo, mientras que en la memoria de trabajo se retiene momentáneamente información que cambia frecuentemente (Gresack & Frick, 2003). Así, el estudio de la memoria de referencia requiere que la posición de la plataforma oculta se mantenga estable con relación a las claves presentes en el entorno durante un entrenamiento relativamente prolongado mientras que en el estudio de la memoria de trabajo la posición de la plataforma y su relación con las claves en el entorno es específica al ensayo. De la misma forma, el laberinto virtual de agua ha sido usado para evaluar ambos tipos de memoria en humanos (e.g., memoria de referencia: Astur et al., 1998; memoria de trabajo: Fajnerová et al., 2014). En este trabajo nos concentraremos en el estudio de la memoria de referencia.

En el protocolo originalmente descrito por Morris (1981) las claves empleadas para localizar la plataforma se colocaron distales a ésta. Los animales fueron entrenados por cuatro días, con un ensayo sin plataforma los primeros dos y ocho ensayos diarios durante los días restantes en los que hubo una plataforma oculta. Cada ensayo inició desde un punto diferente del laberinto, esto a fin de evitar que el animal aprendiera una respuesta estereotipada para alcanzar la plataforma. Para el día cinco se realizaron cuatro ensayos de entrenamiento semejantes a los de los dos días previos, pero el quinto ensayo consistió de una prueba en la cual plataforma fue retirada. Este último ensayo fue útil para evaluar la preferencia espacial por un cuadrante del laberinto, misma que de ocurrir en el cuadrante reforzado indicaría que el animal aprendió la ubicación de la plataforma oculta. A la fecha, las variaciones al protocolo descrito por Morris (1981) generalmente versan sobre el número de ensayos y días de entrenamiento (cf., Morris et al., 1982; Schulz et al., 2002). Igualmente se han descrito protocolos cuyo entrenamiento y prueba se realizan en un solo

día, que han sido usados para evaluar diferencias en el aprendizaje y la memoria espacial entre distintas especies de roedores (e.g., Frick, Stillner & Berger-Sweeney, 2000) o para investigar procesos de consolidación de la memoria (e.g., Dorokhov et al., 2012).

Las claves presentes en el entorno en que se ubica el laberinto de agua pueden caer en una de dos categorías: endógenas o intencionales (Vorhees & Williams, 2006). Las claves endógenas se refieren al mobiliario inherente de la habitación (cf., Morris, 1981) mientras que las claves intencionales son estímulos discretos y arbitrarios elegidos por los investigadores para colocarse extralaberinto (cf., Sánchez-Moreno, Rodrigo, Chamizo & Mackintosh, 1999). Respecto a la cantidad de claves pertinentes Vorhees y Williams (2006) mencionan que no hay evidencia de que muchas claves ocasionen problemas para la solución del laberinto de agua, pero pocas claves sí pueden dificultar el aprendizaje en la tarea. La distancia claves-plataforma también es relevante y mientras menor sea ésta más fácilmente la tarea será resuelta (cf., Sansa & Prados, 2003).

A diferencia del grueso de estudios que emplean el laberinto de agua real, la versión virtual de esta preparación se conduce en un solo día y distintos autores han empleado un número diferente de ensayos de entrenamiento (cf., Hamilton et al., 2002; Sandstrom et al., 1998). En este sentido, el protocolo para humanos es más parecido al protocolo de un día para roedores. Las claves virtuales diseñadas pueden ser endógenas (cf., van Gerven, Schneider, Wuitchik & Skelton, 2012) o intencionales (cf., Burkitt, Widman & Saucier, 2007) y la distancia entre ellas y la plataforma es también relevante en la solución de la tarea (cf., Chamizo, Artigas, Sansa & Banterla, 2011). En cuanto a la densidad de claves presentes en el entorno, Redhead y Hamilton (2007) han sugerido que la mayor cantidad de claves puede ocasionar una estrategia de búsqueda de la plataforma diferente a la empleada cuando la cantidad de ellas es menor. Adicionalmente, es común el empleo de instrucciones

verbales que solicitan a los participantes auxiliarse de las diversas claves presentes en el EV para la localización de la plataforma (e.g., Burkitt et al., 2007; Chamizo et al., 2003, 2011; Redhead, Hamilton, Parker, Chan & Allison, 2013; pero ver Hamilton & Sutherland, 1999). Esto último agrega a la situación de aprendizaje elementos imposibles de incorporar en la preparación diseñada para roedores.

Tanto en el laberinto de agua real como en el virtual las variables dependientes más comúnmente analizadas son la latencia de escape (i.e., tiempo desde el inicio de un ensayo hasta la localización de la plataforma) y la permanencia en el cuadrante en que se localizó la plataforma¹ (Vicens et al., 2003). La primera es propia al entrenamiento y tiende a disminuir sistemáticamente sobre el curso de los ensayos; la segunda corresponde a la prueba y se ha considerado como indicador de aprendizaje espacial el que esta variable adquiera un valor por encima del nivel del azar (i.e. 25% de la duración del ensayo). Otras variables dependientes para el entrenamiento son la distancia recorrida y la ruta de nado desde el punto de partida en el laberinto hasta la meta, y para la prueba el número de cruces sobre el sitio exacto en que se ubicó la plataforma y el ángulo de la cabeza (roedores) o de la vista (humanos) durante el recorrido.

1.2.2.1 Ejecución de roedores y humanos en el laberinto de agua

La conducta de roedores y humanos entrenados en el laberinto de agua es consistente entre sí, dado que para ambas especies se ha reportado una disminución sistemática en la latencia de escape y una preferencia por encima del nivel de azar por el

¹ Hardt, Hupbach y Nadel (2009) han señalado la posibilidad de una ambigüedad en esta variable. De acuerdo a estos autores, un animal que durante el entrenamiento aprendió con alta precisión la ubicación de la plataforma oculta, al exponerse a una prueba y no localizarla en el sitio en donde espera que se encuentre puede estar motivado a rápidamente desplazarse a otros puntos en el laberinto. El investigador puede malinterpretar tal resultado como un fallo de aprendizaje espacial, cuando en realidad refleja lo contrario.

cuadrante reforzado (roedores: Morris, 1981; Sánchez-Moreno et al., 1999; Sansa & Prados, 2003; humanos: Driscoll, Hamilton, Yeo, Brooks & Sutherland, 2005; Fajnerová et al., 2014; Goodrich-Hunsaker et al., 2009). Este resultado obliga a la pregunta de si es debido a un mecanismo de aprendizaje compartido entre especies, si se trata de mecanismos de aprendizaje distintos que trabajan en la misma dirección, o si es más bien una mezcla de ambas posibilidades. La búsqueda de la mejor respuesta posible es relevante en tanto que Premack (2007) ha advertido el riesgo que en el campo de la cognición comparada representa el confundir semejanza con equivalencia.

Wright (2010) propuso una estrategia útil para identificar similitudes y diferencias entre especies acerca de una habilidad cognitiva particular. Dichas similitudes y diferencias comprenden aspectos cualitativos (e.g., la forma de una función de adquisición) y cuantitativos (e.g., la velocidad de procesamiento de la información). A fin de obtener la comparación más válida posible, esta estrategia requiere exponer a las especies meta en un mismo experimento a una tarea con la mayor semejanza alcanzable, manipular los parámetros críticos sobre un rango dado, y comparar entre especies las relaciones funcionales detectadas. Posteriormente, estos resultados pueden interpretarse a partir de la arquitectura neuronal e historia evolutiva de las especies meta.

Debido a la independencia entre los estudios que emplean roedores y humanos expuestos al laberinto de agua y a las diferencias de procedimiento entre ellos, no es del todo posible realizar una comparación tan precisa como la demandada por Wright (2010; para dos estudios que cubren este criterio ver: Astur, Taylor, Mamelak, Philpott & Sutherland, 2002; Woolley et al., 2013). Sin embargo, es posible esbozar algunas similitudes cualitativas entre tales especies. Por ejemplo, durante el entrenamiento la forma que adquiere la función de su latencia de escape y de su distancia recorrida hasta la

plataforma es decreciente negativamente acelerada, a la par que se establece una ruta de desplazamiento cada vez más directa hasta la meta (e.g., ratas: Dorokhov et al., 2012; humanos: Astur et al., 2004). También se ha demostrado el uso de estrategias de búsqueda y aproximación a la meta semejantes (Hamilton, Johnson, Redhead & Verney, 2009). En el aspecto cuantitativo, durante la prueba ambas especies rebasan el nivel del azar en el tiempo de permanencia en el cuadrante reforzado y cruzan un mayor número de veces sobre el sitio en que se localizó la plataforma con respecto a otro punto equivalente en el laberinto (e.g., ratas: Morris, 1981; Morris et al., 1982; humanos: Astur et al., 1998). En cuanto al sustrato neuronal subyacente al aprendizaje espacial, para ambas especies se ha reportado la dependencia de la eficiente ejecución en el laberinto de agua en la adecuada función del hipocampo (e.g., ratas: Morris et al., 1982; humanos: Goodrich-Hunsaker et al., 2009). En un reciente estudio en el que se comparó directamente a ratones y humanos expuestos al laberinto de agua se demostró que su ejecución se superpuso. Además, en ambas especies se detectó la activación del cuerpo estriado en su porción dorsomedial y de la corteza prefrontal medial durante las fases iniciales de la adquisición en la tarea (Woolley et al., 2013). Esto indica una semejanza, adicional al hipocampo, entre las estructuras cerebrales que median el aprendizaje espacial en ambas especies.

Una diferencia cuantitativa importante entre roedores y humanos entrenados en el laberinto de agua es el número de sesiones/ensayos requeridos para la adquisición del aprendizaje espacial. Humanos pueden aprender la tarea con sólo seis ensayos de entrenamiento (e.g., Sandstorm et al., 1998), mientras que ratas requieren 12 ensayos conducidos en una única sesión (e.g., Dorokhov et al., 2012; Frick et al., 2000).

Es posible que las diferencias en los parámetros requeridos para la adquisición del aprendizaje espacial no sean propiamente debido al uso de un mecanismo de aprendizaje

único para cada especie y diferente entre sí, sino al efecto de variables específicas a la especie referidas como variables contextuales (Macphail, 1987). Una variable contextual que pudiera afectar la ejecución de roedores en el laberinto de agua pero no de humanos es la respuesta de estrés que ocasiona la inmersión, misma que no se lleva a cabo con esta última especie. Algunos estudios (e.g., Chamizo et al., 2003) han pretendido salvar esta diferencia por equipar a participantes humanos con unos audífonos que emiten un sonido aversivo durante el periodo de búsqueda de la plataforma, pero los resultados obtenidos con este agregado son semejantes a los reportados en humanos que no lo emplean y a su vez con los reportados con roedores. Otra variable contextual pudiera ser el desplazamiento, pues mientras que en el laberinto de agua los roedores deben nadar, humanos entrenados en el laberinto virtual requieren mover sólo una mano, e incluso sólo un par de dedos, para desplazarse en el entorno. No obstante, en laberintos reales análogos al laberinto de agua la ejecución de humanos sigue mostrando una adquisición del aprendizaje espacial semejante a la ocurrida en roedores (e.g., Fitting et al., 2007). Es posible que la variable contextual más relevante que diferencie a roedores de humanos en la adquisición del aprendizaje espacial sea el uso de las instrucciones verbales dadas a estos últimos. Las instrucciones verbales pueden fungir como un potente facilitador del aprendizaje en la tarea. De hecho, existe evidencia de que el contenido de las instrucciones dadas puede tener efectos diferenciales en la conducta de humanos (cf., Hardt et al., 2009; Hamilton & Sutherland, 1999), haciéndola más o menos semejante a la de ratas (e.g., Rodrigo, Chamizo, McLaren & Mackintosh, 1997) en el laberinto de agua. No obstante, existe evidencia obtenida con humanos con daño bilateral en el hipocampo de que el uso de instrucciones verbales no garantiza la adquisición del aprendizaje espacial en un laberinto virtual de agua (Goodrich-Hunsaker et al., 2009).

Las semejanzas conductuales y en la función neuronal en la solución del laberinto de agua hacen más probable suponer que ratas y humanos emplean un mecanismo de aprendizaje semejante para la adquisición del aprendizaje espacial, que bien puede ser matizado por las variables contextuales propias a cada especie. Un argumento como éste puede elaborarse a partir del razonamiento de Papini (2008) quien sugiere que cuando una variable independiente afecta a la conducta de diversas especies en forma semejante, entonces es probable que dichas especies compartan el mismo mecanismo de aprendizaje.

Actualmente diversos mecanismos subyacentes al aprendizaje espacial han sido propuestos en distintas teorías (e.g., Cheng, 1986; Gallistel, 1990), pero de acuerdo con Kelly y Gibson (2007) las teorías que a la fecha han motivado la mayor cantidad de investigación a partir de sus tesis y controversias son la teoría del mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978) y la aproximación asociativa del aprendizaje espacial (Chamizo, 2002). Aunque una teoría particular plantea mecanismos propios e incompatibles con los propuestos por otra teoría, también se ha reconocido que en el aprendizaje espacial pueden operar diversas fuentes de control o respuestas que operan en forma simultánea o en paralelo (Hamilton et al., 2009). No sería de extrañar que estas diversas respuestas pudieran ser predichas o explicadas a partir de mecanismos de aprendizaje propuestos por diferentes teorías.

2. Teoría del mapa cognitivo

A pesar de su declive a mediados del s. XX, el interés en la investigación experimental acerca del aprendizaje espacial fue recobrado a finales de 1970 a la luz de la publicación del libro "*The Hippocampus as a Cognitive Map*" (O'Keefe & Nadel, 1978), en el cual se exponía una teoría que describía los mecanismos neuronales y cognitivos

implicados en la orientación de los animales en el espacio y que permitían la localización de una meta. En el centro de esta teoría se situó al hipocampo y su función en relación a la memoria, particularmente la de tipo espacial. De entonces a la fecha se ha recopilado una notable cantidad de información acerca de la memoria espacial y sus relaciones con los tipos de memoria actualmente descritos.

2.1 Estructura y función del hipocampo

El hipocampo (*cornu ammonis* o cuerno de Ammon) se localiza bilateralmente en la cara medial del lóbulo temporal, pertenece al sistema límbico y junto al giro dentado, el subículo y los rudimentos hipocámpicos integra la formación hipocámpica. El hipocampo se ha dividido en tres capas que son la molecular, la de células piramidales y la capa polimorfa (*stratum oriens*); adicionalmente, se subdivide en cuatro regiones que se designan como cuerno de Ammon 1, 2, 3, y 4 (i.e., CA1, CA2, CA3, y CA4 respectivamente). En el hipocampo se encuentran dos tipos de neuronas, las principales que son células piramidales y que corresponden a cerca del 90% de las células presentes en las regiones CA1-CA4, y las intrínsecas (células polimorfas y células en canasta) que se localizan en el *stratum oriens* y cuyos axones permanecen al interior de esta estructura. La mayor aferencia extrahipocámpica proviene de la corteza entorrinal, mientras que una vía eferente principal transcurre en el fórnix el cual está formado por los axones de las células piramidales de las regiones CA1-CA4 y del subículo (Afifi & Bergman, 2006; Escobar & Silva, 2002). De forma importante, el hipocampo y la corteza prefrontal se encuentran también interconectados. La conexión aferente involucra las proyecciones de la corteza prefrontal hacia la corteza entorrinal, perirrinal y parahipocámpica y desde allí al hipocampo. La conexión eferente involucra proyecciones de las células piramidales de la

región CA1 y del subículo hacia la corteza entorrinal y perirrinal y de allí a la corteza prefrontal. Existe también como una ruta directa que va de las células de CA1 hasta la corteza prefrontal. Se ha propuesto que esta conexión juega un notable papel para la cognición en general (Sweatt, 2004).

El hipocampo se ha reconocido como una estructura importante para la formación de la memoria (Lavenex & Amaral, 2000) y de acuerdo a Shohamy y Turk-Browne (2013) la memoria tiene una alta relevancia para la ejecución de cualquier proceso cognitivo. La memoria comprende cambios en la conducta posteriores al aprendizaje de una tarea que reflejan procesos de adquisición, consolidación, retención, recuperación, y ejecución (Abel & Lattal, 2001). La relación entre la memoria y el hipocampo se descubrió accidentalmente cuando en 1953 el paciente H.M. fue sometido a una ablación bilateral de la cara medial del lóbulo temporal como un tratamiento para la epilepsia intratable que padecía. Posterior a la operación H.M. perdió la capacidad para recordar experiencias personales recientes (e.g., qué había desayunado) aunque otras formas de memoria permanecieron intactas (e.g., destreza para realizar tareas motoras; Milner, Squire & Kandel, 1998; Scoville & Milner, 1957). Aunque este descubrimiento supuso la noción de que la memoria no era un proceso unitario a nivel psicológico o neuronal (Shohamy & Turk-Browne, 2013), hubo que esperar un par de décadas más de investigación con humanos y animales no humanos para poder establecer una taxonomía más precisa que abarcará los tipos y subtipos posibles de memoria (para una revisión ver Squire, 2004). Esto llevó a la propuesta de un sistema múltiple de memoria en el cual si bien cada memoria tiene una función definida, no se excluye la posibilidad de interacción competitiva o cooperativa entre ellas (para una revisión Poldrack & Packard, 2003).

La memoria puede ser clasificada a partir de tres criterios distintos que suponen mecanismos de operación diferentes soportados también por estructuras neuronales y procesos fisiológicos distintos. Estos criterios son: duración, naturaleza, y contenido. El criterio de duración implica la permanencia del recuerdo posterior al evento meta (e.g., entrenamiento en una tarea experimental) y comprende a la memoria a corto plazo (MCP) cuya duración es de varios minutos a horas, y la memoria a largo plazo (MLP) que permanece al menos 24 h (Izquierdo, Medina, Vianna, Izquierdo & Barros, 1999). Se considera también la existencia de una memoria remota (MR) que permite conservar recuerdos por varios días hasta por décadas (Moscovitch, Nadel, Winocur, Gilboa & Rosenbaum, 2006). Si bien se ha propuesto que la MCP y la MLP son secuenciales (e.g., Agranoff, Davis & Brink, 1966), existe evidencia obtenida con ratas de que estos sistemas actúan en forma paralela (Medina, Schöeder & Izquierdo, 1999). No obstante, ambos sistemas son interferidos por la administración de antagonistas a receptores de glutamato (AMPA, NMDA, metabotrópicos) en el área CA1 del hipocampo (Izquierdo et al., 1999), lo que implica tanto la participación del hipocampo en los dos, así como un punto de semejanza entre ellos a nivel bioquímico. Para la MR se ha sugerido también la participación del hipocampo, al menos por el lapso inicial de su conformación ya que posteriormente el recuerdo es soportado por estructuras extra-hipocampales (e.g., corteza prefrontal; Moscovitch et al., 2006). El criterio de naturaleza supone la existencia de una memoria perdurable (*archival*), que corresponde a la MCP y a la MLP, en contraposición a la existencia de una memoria transitoria referida como memoria inmediata o memoria de trabajo (MT) cuya duración va de unos segundos a unos pocos minutos. Es sabida la participación del hipocampo en la MT en ratas a partir del descubrimiento como el que la administración de un antagonista a los receptores D1 (i.e., SCH23390) y a receptores

muscarínicos (i.e., escopolamina) en el área CA1 bloquea su formación (Izquierdo et al., 1999). El criterio de contenido clasifica a la memoria en memoria declarativa y memoria no declarativa, ambas subsumidas en la MLP (Cohen & Squire, 1980). La memoria no declarativa comprende destrezas motoras y hábitos, condicionamientos emocionales y esqueléticos, *priming*, y aprendizaje no asociativo. Por su parte, la memoria declarativa se refiere a información que es cierta o falsa acerca de hechos o episodios. Esto último permite una clasificación adicional para la memoria declarativa que distingue entre la memoria semántica que se refiere a los hechos que sabemos sin importar el momento particular en que se aprendieron, y la memoria episódica que se refiere a eventos autobiográficos cuyo contenido (qué), contexto espacial (dónde) y temporal (cuándo) son relevantes. Ambos tipos de esta memoria declarativa se han propuesto dependientes del hipocampo, aunque existe un debate al respecto ya que hay evidencia de que la memoria semántica se basa en estructuras extrahipocampales (Knierim, Lee & Hargreaves, 2006). Coherente con lo anterior, empleando técnicas de imagen cerebral en humanos se ha detectado la activación de diversas áreas corticales (e.g., áreas inferiores del lóbulo temporal, regiones occipitales, áreas frontales y prefrontales) durante la evocación de conocimiento del tipo almacenado por la memoria semántica (Martin & Chao, 2001). Casos como el de H.M ponen de manifiesto la relación entre memoria episódica y el hipocampo. Adicionalmente, se ha evidenciado que la lesión de esta estructura se acompaña de una amnesia retrógrada para la memoria episódica con un gradiente temporal que demuestra una mayor pérdida de recuerdos para eventos cercanos al momento del daño mientras que los más distantes a éste se conservan parcial o totalmente intactos (Milner et al., 1998; Nadel & Moscovitch, 1997). Esto último implica algún proceso por el cual la información registrada en la memoria episódica se vuelve independiente del hipocampo (cf., Moscovitch et al., 2006). La

naturaleza de la memoria episódica ha sido polémica ya que, de acuerdo a su concepción original (Tulving, 1972), ésta es exclusiva a la especie humana. Ello es debido a que se trata de un registro mnémico del cual se tiene plena conciencia acerca del qué, cuándo y dónde ocurrió, además de que se forma durante una única exposición al evento a recordar. Aunque la dificultad para evaluar la existencia de conciencia en animales no humanos es coherente con esta postura (pero ver Griffin & Speck, 2004), a la fecha se ha propuesto la existencia de una memoria *tipo episódica* (Clayton & Dickinson, 1998) propia a animales no humanos, con la cual se pretende establecer un modelo animal de la memoria episódica en humanos. No obstante, la preparación experimental desarrollada para ello ha sido criticada por Eichenbaum y Fortin (2003) por la posible confusión de memoria espacial con memoria *tipo episódica* en la que incurre. También se han objetado algunos criterios definitorios de la memoria episódica originalmente propuestos por Tulving. Knierim, Lee y Hargreaves (2006) han señalado que la cualidad de aprendizaje en un solo ensayo, la temporalidad y el aspecto espacial de un evento están presentes también en otros tipos de aprendizaje (e.g., aversión condicionada al sabor). A decir de estos autores, son requeridos criterios definitorios adicionales que delimiten a la memoria episódica respecto a otras formas de memoria, particularmente con la memoria espacial. También se ha considerado que en humanos la memoria espacial es en realidad un componente de la memoria episódica que permite el registro del contexto espacial de los eventos (Moscovitch et al., 2006). En animales no humanos, la memoria espacial al ser dependiente del hipocampo, se ha propuesto como análoga a la memoria declarativa (Dorokhov et al., 2012; Morris, 2013; O'Keefe & Nadel, 1978).

Independientemente del tipo del cual se trate, en la conformación de la memoria participan procesos referidos como consolidación, reconsolidación y recuperación. La

consolidación permite a la memoria desprenderse de su carácter lábil y ser conservada en forma estable por periodos de tiempo prolongados (para una revisión ver McGaugh, 2000). Este proceso fue propuesto a partir del descubrimiento de que manipulaciones post-adquisición podían dificultar (e.g., Agranoff et al., 1966; Duncan, 1949) o facilitar (e.g., Doty & Doty, 1966) el establecimiento de la memoria. Actualmente se reconocen dos tipos de consolidación, la consolidación sináptica y la consolidación de sistema (Dudai, 2004). La consolidación sináptica (también llamada consolidación inicial o a corto plazo) se lleva a cabo en un tiempo relativamente rápido que va de minutos a horas posterior al término del evento meta y ocurre en nodos o circuitos neuronales de estructuras implicadas en la formación de la memoria. En cambio, la consolidación de sistema (también llamada consolidación tardía o a largo plazo) ocurre en un periodo que va de semanas a meses incluso llegando a años, e involucra la reorganización de circuitos del cerebro. El modelo estándar de la consolidación de la memoria propone que la información es registrada por la corteza cerebral y de allí es dirigida al hipocampo y otras estructuras de la cara medial del lóbulo temporal y el diencefalo (Nadel & Moscovitch, 1997). En esta fase inicial se encuentra involucrada la consolidación sináptica. En paralelo o como consecuencia, un proceso de consolidación de sistema inicia el cual permite estabilizar el registro mnémico y así la memoria primero dependiente del hipocampo se hace independiente de éste, siendo entonces el neocortex el responsable de su permanencia y recuperación (Dudai, 2004). En años recientes se ha propuesto que la reactivación de una memoria ocasiona que ésta recobre su carácter lábil, por lo que es necesaria su reconsolidación (para una revisión ver Alberini, 2005). La teoría de la reconsolidación de la memoria se ve apoyada por la evidencia de que tras la recuperación de una memoria ya consolidada, diversas manipulaciones pueden aún perjudicar (e.g., estimulación eléctrica de la formación

reticular) o mejorar (e.g., periodo de sueño) su posterior recuperación (para una revisión ver Sara, 2000). Finalmente, la recuperación es la demostración más fehaciente de la existencia de la memoria e implica el que un organismo sea expuesto ante un estímulo o situación de aprendizaje antes experimentada a fin de evaluar los cambios conductuales, identificando si son o no semejantes a los ocurridos durante la exposición original (i.e., adquisición; Abel & Lattal, 2001). La coherencia entre la ejecución en la adquisición y la prueba es un indicador de la calidad de la memoria y diferentes tipos de memoria (e.g., MT, MCP, MLP, MR) pueden ser evaluados en función del intervalo de retención utilizado antes de una prueba.

Parte sustancial de la investigación en consolidación, reconsolidación y recuperación trata de descubrir las estructuras neuronales así como los mecanismos celulares y moleculares involucrados en dichos procesos. Al respecto, se ha demostrado la participación del hipocampo en todos ellos, con diferencias por ejemplo en el nivel de participación de la síntesis de proteínas, el momento crítico de la síntesis, o el tipo de receptor involucrado (e.g., AMPA, NMDA, GABA_A, receptores metabotrópicos; Abel & Lattal, 2001; Izquierdo et al., 2006; McGaugh, 2000; Moscovitch et al., 2006; Szapiro et al., 2002). Es también reconocida la presencia de consolidación, reconsolidación y recuperación dependientes del tipo de tarea empleada, lo que sugiere la existencia de diversos mecanismos propios a diferentes categorías de memoria (Alberini, 2005).

Empleando roedores expuestos al laberinto de agua, diversos estudios han aportado evidencia acerca de la ocurrencia de consolidación y reconsolidación en la memoria espacial, y otros más han demostrado que su recuperación es también susceptible de ser interferida. En estos trabajos se ha resaltado el papel del hipocampo en dichos procesos. El diseño experimental típicamente empleado en estos estudios consiste en conducir un entrenamiento en la tarea hasta que los animales hayan alcanzado el nivel asintótico.

Cuando se pretende evaluar la consolidación, la manipulación es llevada a cabo antes de una prueba. Si se trata de investigar la reconsolidación, se realizan dos pruebas pero entre una y otra se manipula la variable de interés. En cambio, si lo que se busca es afectar la recuperación, la manipulación tiene lugar inmediatamente antes de la prueba. Siendo el hipocampo la estructura meta, los estudios en consolidación han demostrado el perjuicio durante la prueba en la conducta adquirida al nivel asintótico con la inactivación temporal de receptores AMPA (Riedel et al., 1999), por bloquear sus canales de sodio dependientes de voltaje en forma unilateral (Cimadevilla, Miranda, López & Arias, 2005) y bilateral (Cimadevilla, Miranda, López & Arias, 2008), ya sea en forma temprana o tardía (i.e., respectivamente 20 a 30 vs. 30 a 120 min posteriores al entrenamiento (Cimadevilla, López, Nieto, Aguirre & Fernández, 2009), por administrar un agente que interfiere con la transmisión sináptica del área CA3 (Florian & Roulet, 2004), o por administrar un antagonista a los receptores de orexina-A en el área CA1 (Akbari, Naghdi & Motamedi, 2006). Un resultado semejante ha sido demostrado cuando inmediatamente después de una prueba se administra en el área CA1 un agente bloqueador de la síntesis de proteínas y entonces se realiza una segunda prueba tras un intervalo de 24 o 120 h (Rossato, Bevilaqua, Medina, Izquierdo & Cammarota, 2006). Estos datos indican que la interrupción de la reconsolidación afecta negativamente tanto a la MLP (24 h) como a la MR (120 h) del tipo espacial y sugiere la participación del hipocampo en este último tipo de memoria (cf., Moscovitch et al., 2006). La reconsolidación de la memoria espacial se ha visto también interrumpida por la administración de un agente inhibidor de la proteína cinasa C (Bonini et al., 2007) o un inhibidor de la expresión de genes (DaSilva, 2008), ambos en el área CA1. Igualmente se demostró que la reducción en la expresión de la proteína c-Fos en el hipocampo dorsal previo a una prueba 24 h después de la adquisición perjudica la

recuperación de la memoria espacial (Cholvin et al., 2014). Este resultado también se obtuvo con la administración de lidocaína antes de una prueba demorada 5 horas o 30 días respecto al entrenamiento (Broadbent et al., 2006). Este último dato indica la participación del hipocampo en la recuperación de la MR de tipo espacial. Moser y Moser (1998) reportaron con ratas que la recuperación de la memoria espacial requiere la integridad de cerca del 70% del hipocampo (i.e., en conjunto la parte ventral y dorsal) en contraposición a la requerida para su adquisición, que es menor al 25% de dicha estructura.

Otra función propuesta para el hipocampo es la del procesamiento de la información contextual (Good, 2002; Hirst, 1974; Nadel & Hardt, 2004). El procesamiento de este tipo de información se ha supuesto central a la función de la memoria espacial y de la memoria episódica (Nadel & Hardt, 2004). El término *contexto* generalmente se ha definido como los estímulos y aspectos ambientales presentes en una situación experimental (e.g., Good, 2002; Maren & Holt, 2000; Rosas, Callejas-Aguilera, Ramos-Álvarez & Fernández-Abad, 2006), aunque también hace referencia a cualquier estímulo que influya en el control que ejercen otros estímulos sobre la conducta (Rosas et al., 2006). Fantino (2001) agregó a esto los eventos históricos que afectan la conducta ante los estímulos actuales, dotando de una dimensión temporal al concepto en cuestión, y otros autores han incluido en el término estados internos como el hambre, la sed, o el creado por la administración de alguna droga (e.g., Hirst, 1974; Kennedy & Shapiro, 2004). Recientemente se ha ofrecido una taxonomía más ordenada acerca de este concepto que indica la existencia de un contexto interno y uno externo (Maren, Phan & Liberzon, 2013). El contexto interno comprende al cognitivo y al interoceptivo, que se refieren respectivamente a las expectativas mantenidas durante una situación de aprendizaje y a las condiciones hormonales/fisiológicas del organismo. El contexto externo incluye el espacial (i.e., donde ocurren los eventos), el temporal (i.e., el

orden en que ocurren y el paso del tiempo), y el sociocultural (i.e., interacción entre individuos).

En relación con la memoria, es conocida la influencia que sobre ésta tiene el contexto. Por ejemplo, Godden y Baddeley (1975) demostraron que buzos recuerdan mejor una lista de palabras cuando el entrenamiento y la prueba se realizan ambos en el mismo contexto y no cuando uno es conducido fuera y el otro dentro del agua o viceversa (ver también Baker, Bezance, Zellaby & Aggleton, 2004). Tal resultado ilustra el efecto de *recuperación dependiente del contexto*, esto es, que la información adquirida en un ambiente particular se recupera más fácilmente en ese mismo ambiente y no en otro (Tulving & Thompson, 1973). Este efecto se ha reportado en humanos y en animales no humanos (para una revisión ver Bouton & Moody, 2004).

Con animales no humanos el papel del hipocampo en el procesamiento de la información contextual se ha investigado a través de la preparación de condicionamiento contextual del miedo (Fanselow, 2000). En esta preparación, una rata es expuesta a un contexto particular y entonces se le administra uno o varios choques eléctricos para después retirarla de la situación. Cuando el animal es retornado a dicho contexto se aprecia una respuesta de congelamiento (*freezing*), la cual no ocurre si previo al condicionamiento el hipocampo fue lesionado (para una revisión ver Maren, Anagnostaras, & Fanselow, 1998). Aunque datos de este tipo argumentan a favor del papel del hipocampo en el procesamiento de la información contextual, Good (2002) ha señalado que la lesión en esta estructura lleva a un estado de hiperactividad en ratas. Así, la ausencia de congelamiento puede no necesariamente reflejar el déficit para procesar la información contextual, sino ser solo un artefacto producto de la hiperactividad. En contra de esta explicación alterna hay evidencia de que la pre-exposición al contexto antes de la lesión hipocampal preserva el

condicionamiento al contexto (Young, Bohenek & Fanselow, 1994), pero si el hipocampo es farmacológicamente inactivado durante la pre-exposición, entonces se impide el condicionamiento (Matus-Amat, Higgins, Barrientos & Rudy, 2004). A lo anterior hay que agregar que el condicionamiento al contexto ocurre también en preparaciones apetitivas y que la lesión del hipocampo impide su adquisición (Good & Honey, 1991). También, en acuerdo con el planteamiento de un contexto interno, Kennedy y Shapiro (2004) demostraron que ratas son capaces de discriminar entre un estado de privación de alimento y uno de privación de líquido y entonces realizar una respuesta de aproximación a un comedero o a un bebedero en forma coherente con el estado percibido. La transección del fórnix o la lesión del hipocampo impiden este reconocimiento interoceptivo.

Respecto al procesamiento de la información contextual en humanos, diversos estudios colocan también al hipocampo como la estructura responsable de dicha función. Chun y Phelps (1999) entrenaron a participantes control y con lesión hipocampal en una tarea perceptiva dependiente de estructuras extrahipocampales. El estímulo a percibir podía aparecer entre otros más en una configuración aleatoria o en una configuración constante que hizo el papel de contexto espacial. Ambos grupos aprendieron la tarea, pero sólo el grupo control pudo beneficiarse del efecto facilitador que la información contextual aportaba. En un estudio de caso, un paciente con daño hipocampal perinatal fue expuesto a un EV que debía recorrer, observado diversos objetos colocados en sitios específicos. En una prueba de retención, el participante fue capaz de recordar los objetos vistos con una elevada precisión, pero fue incapaz de reconocer el sitio (contexto) en el que éstos se encontraban (King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem & Burgess, 2004). A personas sanas, Davachi, Mitchell y Wagner (2003) les presentaron diversos adjetivos y les solicitaron que imaginaran para cada uno un contexto apropiado (e.g., adjetivo: sucio →

contexto: basurero) o que ordenaran sus sílabas en forma inversa (e.g., sucio → cio-su). Al mismo tiempo se registró la actividad neuronal vía imágenes de resonancia magnética funcional (fMRI). En una prueba demorada se encontró que la activación del hipocampo fue el mejor predictor del correcto recuerdo de los adjetivos ligados a un contexto, mientras que la activación de la corteza perirrinal hizo lo mismo para los adjetivos cuyas sílabas fueron reordenadas.

2.2 Sistema táxico vs. Sistema local: rutas y mapas

El punto de partida de “*The Hippocampus as a Cognitive Map*” (O’Keefe & Nadel, 1978), es la distinción hecha por sus autores entre dos tipos de sistemas que permiten a un animal desplazarse en el entorno: el sistema táxico y el sistema local. El primero permite el trazado de rutas y el uso de una estrategia de desplazamiento llamada *táxica*, mientras que el segundo facilita la generación de mapas y su estrategia asociada es nombrada *cartográfica*. Ambos, rutas y mapas, habilitan al animal para desplazarse en un entorno a fin de alcanzar una meta, aunque la naturaleza del conocimiento que subyace a la conducta involucrada para ello difiere de manera sustancial.

Se asume que el sistema táxico tiene su base neuronal en los sistemas sensoriales y motores en el encéfalo, así como en estructuras extrahipocampales (O’Keefe & Nadel, 1978). Este sistema permite la generación de una *ruta*, la cual puede ser entendida como un camino inequívoco a seguir para alcanzar una meta e involucra una secuencia de estímulos y respuestas que encadenados dirigen el desplazamiento del animal. La indicación “*caminar (respuesta) hasta el semáforo (estímulo) y girar a la derecha (respuesta) para llegar a la tienda (meta)*” ilustra una ruta, misma que tiene dos formas a través de las cuales puede generarse, la de guía y la de orientación. En el primer caso el animal dirige su

atención a una clave en el ambiente que señala la ubicación de una meta, entonces debe aproximarse o distanciarse de ella. En el segundo caso, se trata de una respuesta específica (e.g., caminar hasta la esquina y doblar a la izquierda) que el animal debe realizar para alcanzar una meta, la cual además puede o no estar señalada por una clave. Estas formas implican un aprendizaje de tipo asociativo, y se identifican respectivamente con el aprendizaje de lugar (Tolman, 1932) y el aprendizaje de respuesta (Hull, 1943).

Cuando un animal se desplaza a partir de una ruta, sea una guía o una orientación, está empleando una estrategia táctica. Una ruta ocurre en un espacio egocéntrico, y así como puede ser simple en su ejecución, es también inflexible y vulnerable. Esto último implica que debe realizarse en forma estereotipada, y ante cambios en las claves ambientales, la pérdida de información sobre cómo ejecutarla, o la dificultad para convertir las instrucciones en conducta, la probabilidad de alcanzar la meta se ve disminuida. También se considera que al centrarse la atención del animal en una clave a seguir (guía) o en una respuesta a realizar (orientación), el contexto espacio-temporal circundante no es integrado en el conocimiento que acerca del entorno se obtiene. Esto es, la estrategia táctica no procesa información contextual. De acuerdo con O'Keefe y Nadel (1978) el uso de rutas no representa un verdadero aprendizaje espacial.

El legítimo aprendizaje espacial es permitido por el sistema local, cuya base neuronal es el hipocampo. Esta estructura participa en la construcción de mapas, los cuales consisten en “la representación de un conjunto de lugares conectados que están sistemáticamente relacionados unos con otros por un grupo de reglas de transformación espacial” (O'Keefe & Nadel, 1978, p. 86). El uso de un mapa permite a los animales la auto-localización en el espacio, la localización de una meta, y el trazo de un camino eficiente (directo) para alcanzarla, todo ello percibido desde una perspectiva allocéntrica.

Además, en un mapa se integra el contexto espacio-temporal del entorno. Cuando un animal se desplaza en el ambiente a partir del uso de un mapa se dice que está empleando una estrategia cartográfica.

Al ser potencialmente multimodales (i.e., integrar información visual, auditiva, olfativa, táctil), los mapas contienen tanta información que permiten trazar diversos caminos para desplazarse del punto A al punto B, mismos que incluyen atajos o nuevas vías cuando la típicamente empleada no está disponible. Esto refleja la complejidad y flexibilidad del conocimiento generado a partir de un mapa, cualidades que eliminan la estereotipia en la conducta de aproximación (o distanciamiento) a una meta propia del uso de rutas. Además, se asume que en el sistema local pueden existir diversos mapas, cada uno asociado a un entorno distinto incluyendo la información específica al contexto en que se generó, y pueden ser recuperados cuando la ocasión así lo requiera. Esto significa que mapas de entornos actualmente no presentes son conservados y de acuerdo con O'Keefe y Nadel (1978) el paso del tiempo no tiene efecto sobre la información que contienen. Adicionalmente, con base en datos que indican un cambio abrupto del nivel de azar al nivel asintótico en la ejecución de ratas al resolver laberintos (cf., Mackintosh, 1974), se plantea que la adquisición del conocimiento espacial representado en un mapa es discreto (i.e., todo o nada), contrario al conocimiento adquirido para generar rutas, que es incremental.

El sistema táxico y el sistema local se encuentran presentes en animales sanos, por lo que las estrategias asociadas a ellos (i.e., táxica y cartográfica) pueden ser empleadas para localizar una meta en el entorno. Las condiciones bajo las cuales se encuentren distribuidos los elementos del entorno en relación a una meta son un factor importante que determina el tipo de estrategia a seguir por los animales. Adicionalmente, ante un daño hipocampal el sistema local queda inhabilitado por lo que el desplazamiento es entonces

dirigido por el sistema táxico; O'Keefe y Nadel (1978) no hicieron explícita la posibilidad de una situación inversa.

O'Keefe y Nadel (1978) también discutieron el papel del reforzamiento en cada uno de estos sistemas durante la adquisición del aprendizaje espacial. Para el sistema táxico, el reforzamiento se encarga de fortalecer las sinapsis subyacentes permitiendo la potenciación o el decremento en su eficacia para controlar la conducta. En el caso del sistema local, el reforzador tiene un valor meramente informativo, lo cual significa que su presencia no afecta o se ve afectada por estados motivacionales en los animales (e.g., activación por privación de alimento). En cambio, su localización se codifica como un sitio más en el mapa. Tras la adquisición, la presencia de un reforzador en el entorno que ha sido codificada en un mapa puede motivar al animal para trazar una ruta a fin de alcanzarlo.

Datos que demuestran conductualmente la existencia de ambos tipos de sistemas son ofrecidos por Poucet (1985). Este autor entrenó a dos grupos de gatos a resolver un laberinto en forma de cruz (+), creando las condiciones para que uno de ellos empleara el sistema local y el otro el sistema táxico en la solución de la tarea. Para ello, colocó una meta oculta en la parte distal de uno de los brazos y utilizó como salida cualquiera de los otros tres. En el grupo 1 (sistema local) se situó una clave distal y a 135° respecto a la meta, mientras que en el grupo 2 (sistema táxico) la clave se ubicó justo por encima de la meta (proximal). En uno de sus experimentos, se registró el número de sesiones de entrenamiento necesarias para alcanzar un criterio de estabilidad en la localización de la meta, así como la orientación de la cabeza hacia la clave tanto desde el punto de salida como desde el punto central del laberinto. El registro de esta última variable permitió al investigador inferir el tipo de sistema empleado por el animal. La orientación hacia la clave desde el punto de salida indicaría que el animal la empleaba para orientarse a sí mismo en

el espacio y así localizar la meta (i.e., sistema local, espacio allocéntrico); esa misma respuesta, pero realizada en el punto central del laberinto indicaría el uso del sistema táxico, con su espacio egocéntrico asociado. Los resultados no mostraron diferencias en el número de sesiones requeridas para alcanzar una ejecución estable, pero sí las hubo en la conducta de orientación de la cabeza. Esta última variable se ajustó a las predicciones, el grupo 1 miró hacia ella al inicio del recorrido lo que sugiere el uso del sistema local y el grupo 2 lo hizo al llegar al centro del laberinto, lo que indica el empleo del sistema táxico. El autor también evaluó el uso de atajos para verificar la creación de un mapa cognitivo en los animales. Para ello modificó el laberinto de modo que desde dos de las tres salidas hubiera disponible una ruta larga y una corta para llegar a la meta. Los resultados mostraron que aquellos gatos que emplearon el sistema local fueron también más proclives a emplear el atajo, contrario a lo sucedido con aquellos animales que emplearon el sistema táxico. Estos datos son consistentes con la propuesta de O'Keefe y Nadel (1978) acerca de la existencia de dos tipos de sistemas que permiten a los animales el desplazamiento en un entorno, aunque no comprueban la diferencia supuesta en la velocidad de adquisición del aprendizaje espacial al emplearse uno u otro sistema.

Otra estrategia que ha permitido detectar el uso de sistemas de navegación diferentes es mediante lesiones en estructuras neuronales. Devan, Goad y Petri (1996) emplearon ratas con lesión en el fórnix/fimbria (FF), ratas con lesión en el caudado-putamen (CP), y ratas control con falsa cirugía (FC), para analizar el aprendizaje en la versión espacial y no espacial del laberinto de agua. Con la versión espacial, los autores reportaron latencias de escape elevadas en los grupos FF y CP respecto al grupo FC, lo que indica un efecto perjudicial durante el entrenamiento en cualquiera de las áreas lesionadas. Durante una prueba, no obstante y en comparación con los grupos CP y FC, el grupo FF

mostró una permanencia disminuida (aunque por encima del nivel del azar) en el cuadrante reforzado, misma que se acompañó por un bajo número de cruces sobre el sitio en que se localizó la plataforma y un alto número de ellos en sitios equivalentes de control ubicados en los cuadrantes restantes del laberinto. Esto indica una reducción en la capacidad del grupo FF para utilizar la información disponible en el entorno a fin de localizar en forma precisa la ubicación de una meta (i.e., uso de estrategia cartográfica). Con la versión no espacial, el grupo CP presentó un severo déficit de aprendizaje durante la parte inicial del entrenamiento que puede ser interpretado como producto del daño al sistema encargado del tipo de aprendizaje Estímulo-Respuesta (i.e., uso de estrategia táctica).

2.2.1 El mapa cognitivo de O'Keefe y Nadel

La teoría del mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978) se sustenta en el sistema local, y fue formulada a partir del descubrimiento en ratas de las células de lugar realizado por O'Keefe y Dostrovsky (1971). Las células de lugar son neuronas que se localizan en la región CA1 y CA3 en el hipocampo y presentan una alta tasa de disparo cuando los animales se encuentran ubicados en un lugar específico de su entorno, referido campo de disparo (*firing field*), en tanto que su actividad es nula en cualquier otro sitio. Su activación inicia tras pocos minutos luego de que un animal se encuentra en un punto en el ambiente, y la pertinencia entre esa neurona y ese lugar puede preservarse por meses. La exposición a un entorno novedoso lleva a una reorganización en la actividad de estas células presentando nuevos campos de disparo (Anderson & Jeffery, 2003). Entre los estímulos que pueden influenciar la actividad de las células de lugar se encuentran claves distantes y próximas de naturaleza olfativa, auditiva, y visual, así como información propioceptiva (Best, White & Minai, 2001). La función mayormente asociada a las células del lugar es la auto-

localización de un animal en el espacio (Eichenbaum et al., 1999; Poucet et al., 2004). A la fecha se ha descubierto su presencia en diversas especies de mamíferos incluyendo primates (Ludvig, Tang, Gohil & Botero, 2004), murciélagos (Yartsev & Ulanovsky, 2013), y humanos (Ekstrom et al., 2003).

En el descubrimiento de las células de lugar, O'Keefe y Dostrovsky (1971) colocaron microelectrodos para el registro individual de células en el hipocampo dorsal (área CA1-CA4) y en el giro dentado de ratas y entonces expusieron a los animales a una plataforma en la que podían desplazarse libremente. El registro reveló que algunas células alcanzaban una tasa máxima de disparo dependiente de la localización del animal en el entorno. Esta activación selectiva fue confirmada en otro estudio (O'Keefe, 1976), que además reveló la ausencia de actividad sistemática en dichas células ante cambios en las condiciones estímulares (e.g., iluminación) del entorno o en factores motivacionales en los animales (i.e., exposición a diferentes reforzadores). Posteriormente fue también descubierto que una misma célula de lugar puede participar en la representación de más de un ambiente y que el área por ella representada no mantiene una relación topográfica con éste (O'Keefe & Conway, 1978). Tales resultados llevaron a la propuesta de que las células de lugar tenían la función de establecer un mapa mental del entorno.

En la teoría del mapa cognitivo, O'Keefe y Nadel (1978) plantearon que cuando un animal es expuesto a un entorno novedoso y células de lugar específicas se activan en puntos particulares del ambiente, entonces se define un punto en el espacio referido como *representación de lugar* (O'Keefe & Conway, 1978). Esta representación muestra las características del entorno que son percibidas por el animal desde esa posición. A través de la conducta exploratoria es que se van formando nuevas representaciones de lugar, y un conjunto de ellas constituye un mapa cognitivo. Aunque la exploración ocasiona una

perspectiva egocéntrica del entorno, una vez constituido el mapa éste posee una métrica euclidiana y tridimensional, en la que figuran las relaciones de distancia, dirección y el ángulo de posición entre los objetos presentes en el ambiente. Todo mostrado desde la perspectiva alocéntrica que el sistema local, como generador de mapas, permite (Figura 2).

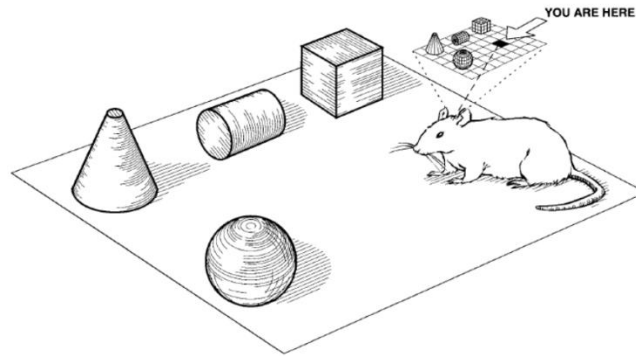


Figura 2. Representación del mapa cognitivo generado por el hipocampo a través del sistema local en la teoría de O'Keefe y Nadel (1978). Adaptada de Eichenbaum, Dudchenko, Wood, Shapiro y Tanila (1999).

Una tesis importante de esta propuesta es que la configuración inicial del mapa cognitivo está dada por la conducta exploratoria del animal al ser expuesto a un entorno novedoso (Nadel, 1991). A través de ella, cada percepción egocéntrica, lograda por sistemas visuales dirigidos por sistemas motores, se iría incorporando a la representación cartográfica (bajo la forma de una representación de lugar) hasta completarse un mapa total del ambiente. Los diversos elementos del entorno no interfieren entre sí ya que son representados de manera independiente en el mismo mapa o en mapas diferentes para circunstancias distintas. Ante el cambio o incorporación de un elemento novedoso, la

exploración permite al animal actualizar el mapa con la información disponible en el ambiente, de tal manera que cada elemento sea igualmente útil para la orientación.

Una vez constituido el mapa cognitivo, para desplazarse funcionalmente en el entorno que el mapa representa lo primero que un animal debe hacer es localizar su propia ubicación. Ello puede hacerse por visualizar las claves disponibles en el ambiente. Luego debe localizar la meta, para finalmente trazar un camino para alcanzarla en forma eficiente. Esto generalmente implica utilizar la vía más corta.

De acuerdo a O'Keefe y Nadel (1978), una representación de lugar puede activarse de dos formas, una externa y otra interna. En el caso de la activación externa, una representación de lugar es recuperada mediante la percepción visual o de cualquier otro tipo (e.g., táctil, olfativa, auditiva) egocéntrica de dos o más claves en el ambiente que mantienen una única relación espacial entre sí (cf., Poucet et al., 2004). Estas claves poseen dos propiedades importantes. Por una parte, ninguna clave o conjunto de ellas es específica para que el animal pueda ubicarse en el entorno, cualquiera puede eliminarse sin que esto afecte la capacidad de las restantes para orientar al animal. Ello hace diferente el uso de un mapa respecto al de una ruta, en la cual la pérdida de una clave puede impedir el desplazamiento funcional del animal en el entorno. Por otra parte, la relación espacial entre claves permanece fija e intacta a pesar de que el animal se mueva o perciba egocéntricamente el entorno desde puntos distintos. En el caso de la activación interna, dada la continuidad del espacio cartográfico la activación de una representación de lugar le permite al animal predecir el contenido del entorno que le sucede, activando una nueva representación de lugar sin necesidad de desplazarse o percibir directamente tal contenido.

2.2.1.1 Evidencia a favor

2.2.1.1.1 Animales no humanos

Incluye estudios conductuales sobre la actividad exploratoria y la adquisición del aprendizaje espacial en animales sanos (e.g., Jacobs, Laurance & Thomas, 1997; Morris, 1981; Poucet, 1985; Poucet, Chapuis, Durup & Thinus-Blanc, 1986; Suzuki, Augerinos & Black, 1980) y con lesión hipocampal (e.g., Glickman, Higgins & Isaacson, 1970; Goodrich-Hunsaker et al., 2009; Morris et al., 1982; O'Keefe & Conway, 1980), estudios con registro individual de actividad celular (e.g., Manns & Eichenbaum, 2009; O'Keefe & Speakman, 1987; Ono, Tamura & Nakamura, 1991; Yartsev & Ulanovsky, 2013), trabajos sobre los mecanismos neuronales asociados al uso de una estrategia táctica y de una estrategia cartográfica (e.g., Devan et al., 1996; Kesner, Bolland & Dakis, 1993; Nadel & Hardt, 2004; Packard & McGaugh, 1996; Portegal, 1972; Poucet, 1985), y trabajos en ecología conductual (e.g., Jacobs, Gaulin, Sherry & Hoffman, 1990; Krebs, 1990; Krebs, Sherry, Healy, Perry & Vaccario, 1989).

Una tesis de la teoría del mapa cognitivo es que la exposición a un entorno novedoso induce conducta de exploración en los animales, a través de la cual se construye el mapa cognitivo. Evidencia favorable proviene de un estudio con hámsteres (Poucet et al., 1986), los cuales fueron expuestos durante dos sesiones consecutivas a un entorno con estímulos discretos arreglados en una relación espacial particular. De una a otra sesión la conducta exploratoria en los animales disminuyó significativamente en su frecuencia y duración. No obstante, ante el cambio en el arreglo de los objetos durante una sesión final de prueba, dicha conducta se recuperó. Este resultado es compatible con la idea de que los animales codificaron una representación (mapa) del arreglo original de los estímulos durante las sesiones iniciales, misma que fue incongruente con la presente durante la última

sesión. Ante tal circunstancia, una nueva representación debió ser elaborada con la información obtenida del entorno a través de la conducta de exploración.

La teoría del mapa cognitivo se sustenta en el descubrimiento originalmente en ratas de las células de lugar (O'Keefe, 1976; O'Keefe & Conway, 1978; O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Actualmente se cuenta con evidencia de la presencia de este tipo de células en otras especies: en libre desplazamiento en una cámara, células hipocampales de la región CA1 presentaron un patrón dependiente de la ubicación en el espacio durante el vuelo en murciélagos egipcios de la fruta (Yartsev & Ulanovsky, 2013) y del recorrido de monos ardilla (Ludvig et al., 2004). Estos datos, además de ser consistentes con los registrados en ratas, demuestran que la actividad de las células de lugar no se restringe al mapeo de entornos bidimensionales (e.g., plataforma), sino también al de ambientes tridimensionales.

Respecto a la adquisición del aprendizaje espacial, uno de los primeros trabajos empíricos que evaluó el uso de un mapa cognitivo en la localización de una meta fue el de Morris (1981). Este autor entrenó a cuatro grupos de ratas para localizar una plataforma en el laberinto de agua bajo condiciones distintas y que alentaban o no el uso de información, distal o proximal, disponible en el entorno. Durante el entrenamiento en la tarea, en los grupos Clave + Lugar y Lugar la plataforma se mantuvo fija en una posición, pero en el primero ésta era visible (i.e., encima del nivel del agua) y solo se requería aproximarse a ella para resolver la tarea; en cambio, en el segundo la plataforma era invisible (i.e., debajo del nivel del agua) por lo que era necesario atender a información del entorno para localizarla. En los grupos Clave y Lugar + Azar la plataforma fue visible e invisible respectivamente, pero para ambos nunca estuvo en una posición fija sino que ensayo a ensayo era colocada en un sitio distinto en el laberinto. Nuevamente, con el primer arreglo resolver la tarea requería simplemente aproximarse a la meta visible (i.e., plataforma); pero

en el segundo, ni el uso de la información del entorno ni la localización previa de la plataforma misma era útil para predecir su ubicación futura. Al inicio de cada ensayo los animales eran colocados en un punto distinto del laberinto, lo que desalentó el uso de una respuesta estereotipada para completar la tarea (i.e., seguir una misma ruta). Los resultados mostraron que cuando la plataforma mantenía una posición fija en el laberinto, independientemente de que fuera o no visible (i.e., Clave + Lugar y Lugar) o cambiara su posición ensayo a ensayo pero se mantuviera visible (i.e., Clave), la latencia de escape se reducía en forma sistemática y el recorrido se tornaba directo del punto de partida a la meta. Sin embargo, cuando la plataforma era invisible y no se mantenía fija (i.e., Lugar + Azar), los animales presentaron una ejecución deficiente con latencias de escape y recorridos mayores a los presentados en los grupos restantes. Posterior al entrenamiento se condujo una prueba exponiendo a los animales al laberinto sin la plataforma y se evaluó la preferencia por un cuadrante, la cual fue presentada en los grupos Clave + Lugar y Lugar, mas no en los restantes. El resultado más importante de este estudio en relación con la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) fue el correspondiente al grupo Lugar. Ante la ausencia de una clave proximal que definiera el sitio exacto en que se localizaba la plataforma, los animales fueron capaces de utilizar la información en el entorno (i.e., claves distales), percibida desde diferentes puntos de partida, para alcanzar una meta. Lo anterior es consistente con la idea de la conformación de un mapa que permitiera al animal desplazarse en el laberinto a partir de una estrategia cartográfica.

La importancia del hipocampo en el aprendizaje espacial fue demostrada en un estudio en el que tres grupos de ratas fueron entrenadas en el laberinto de agua a localizar una plataforma que mantenía una relación constante con la información del entorno (Morris et al., 1982). Un grupo fue lesionado en el hipocampo, otro en la corteza, y uno más fungió

como control. En la primera parte del entrenamiento la plataforma fue invisible y los dos últimos grupos redujeron sistemáticamente su latencia de escape, que además fue significativamente menor en comparación a la mostrada por el primero. En la segunda parte, la plataforma fue visible y no hubo diferencia entre grupos para alcanzarla. En la última parte, la plataforma fue nuevamente invisible pero se ubicó en una posición novedosa, y solo los dos últimos grupos redujeron la latencia de escape a lo largo de los ensayos. Una prueba que consistió en retirar la plataforma del laberinto y contar el número de cruces sobre el sitio exacto en que se localizó ésta y en áreas control fue realizada al término de la primera y la segunda parte del entrenamiento. Sus resultados mostraron que solo los grupos de lesión cortical y control cruzaron un número de veces significativamente mayor sobre el área meta respecto a las áreas de control. En el grupo con lesión hipocampal no se registró una preferencia similar. Estos datos son consistentes con la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) por dos motivos. Por una parte, demuestran la necesidad del hipocampo para aprender la localización de una meta a partir de la información disponible en el entorno. Por otra parte, evidencian que una lesión en dicha estructura impide la adquisición de este aprendizaje, mas no afecta la ejecución de la respuesta de aproximación a una meta.

Junto a lo anterior, existe evidencia de que el hipocampo y el núcleo caudado en el cuerpo estriado son las estructuras que soportan respectivamente el empleo de una estrategia cartográfica y de una estrategia táctica. En un estudio, dos grupos de ratas fueron entrenadas para resolver un laberinto en forma de cruz colocado en una habitación con múltiples claves distales y durante sesiones diarias la salida fue siempre el brazo norte y la meta el brazo oeste. Para resolver la tarea los animales podían ejecutar simplemente un giro a la derecha (i.e., estrategia táctica) o podían ubicarse a partir del uso de las claves disponibles en el entorno (i.e., estrategia cartográfica). En una prueba posterior al

entrenamiento, la salida fue el brazo sur por lo que alcanzar la meta requería del uso de una estrategia cartográfica pero no de una táxica. Antes de una prueba, vía la administración de lidocaína, se inactivó el núcleo caudado en un grupo y el hipocampo en el otro reportándose en forma sistemática una incapacidad para ejecutar una respuesta táxica o una cartográfica en el primer y segundo grupo respectivamente (Packard & McGaugh, 1996).

Finalmente, Krebs (1990; ver también Krebs et al., 1989) analizó el hipocampo en aves que almacenan o no alimento y detectó un volumen mayor de esta estructura en las primeras. Ello es consistente con la demanda de habilidades espaciales requeridas para recuperar el alimento que esconden y que son soportadas por el hipocampo y su elevada especialización para la generación de mapas cognitivos (Nadel, 1991). Este resultado es coherente con el principio de la masa apropiada (Jerison, 1976) que indica que a mayor complejidad en la conducta y procesamiento de información, mayor tejido neuronal será asignado para ello, y permite colocar a la teoría del mapa cognitivo dentro de un marco evolutivo de las capacidades de orientación en los animales (e.g., Shettleworth, 2002).

2.2.1.1.2 Humanos

La demostración en humanos de los procesos descritos en la teoría del mapa cognitivo ha procedido generalmente a partir del uso de EV. Uno de los primeros trabajos al respecto fue el de Jacobs, Laurance y Thomas (1997), quienes empleando un laberinto virtual de agua realizaron una réplica sistemática al trabajo de Morris (1981). Estos autores demostraron que como las ratas, humanos son capaces de aprender la ubicación de una plataforma oculta a partir del uso de claves distales distribuidas en una habitación virtual y cuyo valor informativo no fue alterado por la presencia de claves proximales en el entorno. Igualmente, reportaron un empleo funcional de las claves distales aun cuando durante el

entrenamiento se utilizó un mismo punto de partida pero en una prueba se usó un punto diferente (i.e., transferencia instantánea). Dos trabajos posteriores confirmaron que una vez aprendida la ubicación de la plataforma, el remover durante una prueba un subconjunto de las claves distales no interfirió con el aprendizaje espacial adquirido (Jacobs, Thomas, Laurance & Nadel, 1998; Nadel et al., 1998). Estos resultados son consistentes con el uso por humanos de un mapa cognitivo generado mediante el empleo de una estrategia cartográfica y que incluye todos los elementos del entorno.

Resultados como los anteriores obligan a la pregunta de si el aprendizaje espacial en humanos es dependiente del hipocampo tal como ocurre en ratas. Una estrategia para responder a dicha cuestión ha sido el uso de técnicas de imagen neuronal (e.g., tomografía por emisión de positrones, fMRI) aplicadas a humanos mientras resuelven una tarea espacial. En un estudio, Maguire, Frackowiak y Frith (1997) detectaron una alta activación del hipocampo derecho cuando solicitaron a taxistas que describieran la ruta más corta entre dos puntos en su ciudad. En cambio, al mencionar monumentos famosos que nunca hubieran visitado, la activación neuronal correspondió a estructuras extrahipocampales. Estos datos sugieren que la descripción del desplazamiento en el espacio se basa en el hipocampo, pero no el recuerdo de puntos fijos de referencia (para datos semejantes ver también Maguire, Frackowiak & Frith, 1996). Coherente con estos datos, Thomas, Hsu, Laurance, Nadel y Jacobs (2001) reportaron la alta activación de la región posterior hipocampal² derecha durante la adquisición del aprendizaje espacial en un laberinto virtual de agua. La actividad del hipocampo puede asociarse a momentos distintos del desplazamiento en un EV, Xu, Evensmoen, Lehn, Pintzka y Håberg (2010) reportaron que

² La región posterior del hipocampo en humanos es análoga a la región dorsal en ratas.

la porción anterior fue más activa durante la auto-localización y planeación de una ruta mientras que la mayor activación de la porción posterior ocurrió durante el desplazamiento.

La morfología del hipocampo también se ha vinculado a las habilidades espaciales. En taxistas con un elevado entrenamiento en su profesión el volumen del hipocampo se ha detectado ser mayor respecto al de una población control. Además, se detectó una correlación positiva entre el tamaño del hipocampo posterior derecho y el tiempo desempeñándose como taxista, así como una correlación negativa entre esta última variable y el tamaño de la porción anterior hipocampal. Tales resultados cobran sentido al considerar que la parte posterior del hipocampo está involucrada en el uso de conocimiento antes adquirido acerca del entorno y la parte anterior participa en la planeación de una ruta (Maguire et al., 2000).

La dependencia del aprendizaje espacial en la adecuada función del hipocampo ha sido también confirmada para humanos. En un estudio, se expuso a tres grupos de participantes a un EV que recorrieron hasta que sintieron estar seguros de conocerlo. Dos grupos estaban formados por pacientes con una lobotomía unilateral del lóbulo temporal, uno de ellos operado en el temporal derecho y el otro en el temporal izquierdo. El tercer grupo incluyó participantes control. En diversas pruebas que requerían desplazarse de un punto A hasta un punto B en el EV, el peor desempeño fue registrado para el grupo con la operación en el lóbulo temporal derecho (Spiers et al., 2001). Este resultado fue extendido al demostrarse que pacientes con una amigdalohipocampectomía unilateral, ya fueran en el lóbulo temporal derecho o izquierdo (Astur et al., 2002), o con daño bilateral en el hipocampo producto de una lesión cerebral anóxica (Goodrich-Hunsaker et al., 2009) mostraron un pobre desempeño durante el entrenamiento y la prueba en un laberinto virtual de agua respecto al mostrado por participantes control.

Una de las evidencias más potentes en favor de la formación de un mapa cognitivo en humanos es la demostración de células de lugar en su hipocampo. Estudiando pacientes con epilepsia intratable que tenían insertados electrodos para registro electroencefalográfico intracraneal, Ekstrom et al. (2003) demostraron la presencia de estas células en humanos. Los participantes en su estudio fueron expuestos a un EV, que consistió en un juego en el que simulaban ser taxistas y debían desplazarse por un pueblo para buscar pasaje y transportarlo a su destino. Durante la ejecución de la tarea, se registró la actividad de neuronas individuales del hipocampo, la región parahipocampal, la amígdala y los lóbulos frontales. De todas ellas, un 11% respondió exclusivamente en función de la localización del participante en el EV, al margen de su orientación (i.e., vista egocéntrica del entorno), y la totalidad de estas neuronas se ubicó en el hipocampo. El uso por humanos células de lugar para la detección de la propia ubicación es consistente con uno de los supuestos fundamentales de la teoría del mapa cognitivo.

La distinción entre una estrategia táctica y una cartográfica como posibles medios para alcanzar una meta, así como la dependencia de la primera en el núcleo caudado ha recibido también evidencia empírica en humanos. Hartley, Maguire, Spiers y Burgess (2003) reportaron que participantes que recorrieron un EV libremente mostraron una mayor activación del hipocampo posterior derecho, mientras que la mayor activación para participantes que siguieron una ruta preestablecida ocurrió en el núcleo caudado. En un laberinto virtual de agua, pacientes con lesión hipocampal bilateral (Goodrich-Hunsaker et al., 2009) y con lesión cerebral traumática (Livingstone & Skelton, 2007) fueron incapaces de localizar la plataforma oculta cuando una clave distal señaló su ubicación pero no cuando esta función correspondió a una clave proximal. En participantes sanos expuestos a un laberinto radial virtual, cuando para alcanzar la meta se empleó una estrategia

cartográfica basada en el uso de claves distales la mayor activación correspondió al hipocampo, pero si la tarea era resuelta a partir de una estrategia táctica basada en la ejecución de una respuesta específica fue el núcleo caudado la estructura más activa (Bohbot, Iaria & Petrides, 2004; Iaria, Petrides, Dagher, Pike & Bohbot, 2003).

El patrón de los resultados antes descritos refleja los datos obtenidos en animales no humanos y apoya la idea de la existencia de un mapa cognitivo en humanos mediado por la función hipocampal. Esta generalidad de resultados entre especies supone una continuidad en los mecanismos vinculados al aprendizaje espacial.

2.2.1.2 Controversias

Una crítica temprana a la teoría del mapa cognitivo fue hecha por Morris (1981) al señalar la ausencia de un mecanismo explícito con el cual convertir el conocimiento espacial en acción motora y así permitir a un animal alcanzar una meta. Esta omisión se ha intentado salvar por proponer un modelo neuronal con tres componentes que complementa a la función hipocampal (Poucet et al., 2004). En esta propuesta, el primer componente es el hipocampo que permite la autolocalización en el entorno. El segundo componente permite localizar la meta en el ambiente así como trazar la ruta para alcanzarla y su base neuronal es la corteza prefrontal, específicamente la porción prelímbica e infralímbica, pues presentan aferencias desde el hipocampo ventral, y en ellas se ha detectado la presencia de células relacionadas a una meta (*goal-related cells*) que mantienen una correlación entre su activación y la ubicación de una meta (Poucet et al., 2004). El tercer componente es el núcleo accumbens, encargado de convertir la ruta ideada en actividad locomotora que permita al animal desplazarse hasta la meta. Otra omisión señalada en la teoría del mapa cognitivo es que al ser una teoría de adquisición, es poco su desarrollo acerca de la

extinción y recuperación del aprendizaje espacial (Lattal, Mullen & Abel, 2003). En el contexto de las teorías de la función hipocampal (incluyendo la del mapa cognitivo), se ha propuesto que durante la adquisición del aprendizaje espacial se fortalecen las sinapsis células de lugar-células relacionadas a una meta, mismas que son debilitadas durante la extinción (Burgess, Jackson, Hartley & O'Keefe, 2000; Foster, Morris & Dayan, 2000). Sin embargo, evidencia demuestra la recuperación espontánea del aprendizaje espacial en una prueba demorada posterior a la extinción (Lattal et al., 2003), efecto para el cual no se ha descrito mecanismo alguno y que no puede ser explicado a partir de la elaboración teórica actualmente propuesta desde las teorías hipocampales.

Otras críticas versan sobre conductas demostradas incompatibles con los supuestos de la teoría del mapa cognitivo. Clark, Hines, Hamilton y Whishaw (2005) demostraron que la lesión en el hipocampo no perjudica a la expresión de la conducta exploratoria de ratas. Esto implica que dicha conducta no necesariamente está basada en la función hipocampal y por extensión, que su aportación a la creación de mapas está controlada al menos parcialmente por estructuras extrahipocampales. También existe evidencia de aprendizaje espacial basado en claves distales en ratas con lesión hipocampal. Alyan, Jander y Best (2000) entrenaron a ratas en una plataforma circular para localizar una meta visible que mantenía una relación espacial constante con un conjunto de claves distales para posteriormente retirar la meta y conducir una serie de pruebas. Ratas hipocampales y ratas control fueron capaces de aproximarse en forma precisa a la localización de la meta empleado el conjunto de claves o un subconjunto de ellas. Ramos (2002) ha revisado trabajos que demuestran que ratas con lesión hipocampal son capaces de resolver un laberinto en forma de cruz empleando una estrategia de navegación compleja, cuando durante el entrenamiento se emplea una clave intralaberinto. Estos resultados indican la

presencia de procesos extrahipocampales en la localización de una meta. Se ha reportado que la distancia entre la meta y las claves distales que señalan su ubicación juega un papel importante en el control de la conducta espacial: tanto en ratas (e.g., Sansa & Prados, 2003) como en humanos (e.g., Chamizo et al., 2011) a mayor distancia claves-meta menor grado de aprendizaje espacial. Esto es incompatible con el supuesto de la teoría del mapa cognitivo que afirma que cualquier elemento del entorno es igualmente informativo para la orientación de un animal. La tesis de la constante actualización del mapa cognitivo se abrió también a debate, pues existen datos que demuestran el poco control que sobre la conducta de búsqueda de una plataforma en el laberinto de agua tienen claves distales que son incorporadas posterior a un entrenamiento inicial (ratas: Horne & Pearce, 2009; humanos: Hamilton & Sutherland, 1999). Sin embargo, en humanos este efecto no ocurre si explícitamente se instruye a los participantes a mantener una exploración activa del entorno (Hardt et al., 2009). El carácter informativo diferencial de distintas claves y el impedimento para utilizar una clave novedosa para orientarse en el entorno es coherente con los efectos de ensombrecimiento y de bloqueo, respectivamente, reportados en la literatura de aprendizaje asociativo y se encuentran en directa oposición a la tesis de la teoría del mapa cognitivo que sugiere que en el aprendizaje espacial no participan procesos asociativos (Biegler & Morris, 1999).

Las propiedades de los sistemas táctico y local también han sido objeto de debate. En un estudio, participantes humanos expuestos a un laberinto radial virtual resolvieron la tarea ya fuera por emplear una estrategia cartográfica o una táctica, pudiendo intercambiar espontáneamente una estrategia por la otra en el curso del entrenamiento (Bohbot et al, 2004). Al respecto, Nadel y Hardt (2004) han señalado que si bien los sistemas táctico y local han sido ampliamente investigados, es cierto que no están del todo claras las

condiciones bajo las cuales un organismo puede apoyarse en uno u otro para localizar una meta. Resulta también potencialmente controversial el descubrimiento de que ratas (Hamilton, Rosenfelt & Whishaw, 2004) y humanos (Hamilton et al., 2009) emplean en un mismo ensayo del laberinto de agua una estrategia cartográfica y una táxica. Además, se ha registrado el momento del recorrido en que se pasa de una estrategia a otra, precisando que la primera (i.e., cartográfica) es empleada para la auto-localización del animal en el entorno mientras que la segunda (i.e., táxica) le permite a éste alcanzar la meta. Esta interacción cooperativa entre sistemas táxico y local puede ser opuesta [aunque no necesariamente, ver Miyoshi et al. (2012)] a la interacción competitiva propuesta originalmente por O'Keefe y Nadel (1978). Es posible que el sistema local permita procesar la información espacial y el sistema táxico sea el encargado de ejecutar la acción correspondiente a ella, de esta forma ambos sistemas cada uno con su función particular, integran un evento conductual específico (i.e., localización de una meta). Esta última interpretación se ve reforzada por estudios que demuestran que la histórica distinción entre hipocampo y cuerpo estriado (e.g., Potegal, 1972) como base neuronal de dos sistemas de navegación independientes (táxico vs. local) no es tan contundente como originalmente se pensó. Si bien Packard y McGaugh (1996) demostraron la vinculación núcleo caudado-estrategia táxica e hipocampo-estrategia cartográfica [respetando la terminología de O'Keefe y Nadel (1978)] se ha reportado que la lesión del área dorsomedial del caudado-putamen perjudica la localización de una meta tanto a partir de claves distales (i.e., estrategia cartográfica) como a partir de claves proximales (i.e., estrategia táxica) al menos durante la adquisición inicial en el laberinto de agua. Además, esta lesión ocasiona un sesgo hacia la ejecución de una estrategia táxica durante una prueba en la que sería posible también ejecutar una estrategia cartográfica (Devan & White, 1999; Devan, McDonald & White, 1999). Este resultado indica la

participación del área dorsomedial del caudado-putamen en la forma de navegación espacial correspondiente a la estrategia cartográfica. Además, Yin y Knowlton (2004) señalaron que esta contribución proviene específicamente de la porción posterior dorsomedial, ya que la porción anterior es más bien útil para la estrategia táctica. Estos autores también señalaron que el sesgo hacia la ejecución de una estrategia táctica producto de la lesión en la porción posterior dorsomedial del caudado-putamen puede ser debido no a la incapacidad para adquirir conocimiento a partir de claves distales (estrategia cartográfica), sino por la imposibilidad de ejecutar la respuesta de navegación acorde a ellas. En un estudio más reciente, Miyoshi et al. (2012) confirmaron que la lesión del hipocampo y la lesión del estriado dorsolateral perjudican respectivamente el aprendizaje en la versión espacial y no espacial del laberinto de agua. Sin embargo, con la lesión conjunta de dichas estructuras la ejecución en ambas tareas es todavía peor. Este resultado refuerza la propuesta de que el hipocampo y el estriado pueden trabajar en forma conjunta durante el aprendizaje espacial.

Finalmente, se ha detectado la presencia de células cuya activación es dependiente de la localización de un animal (i.e., células de lugar) ubicadas en el cuerpo estriado (Mizumori, Puryear & Marting, 2009; Wiener, 1993), específicamente en su porción dorsal y lateral (ver Miyoshi et al., 2012). Lo que es consistente con la idea y evidencia de la participación de estructuras extrahipocampales en el aprendizaje espacial.

3. Aproximación asociativa del aprendizaje espacial

La aproximación asociativa parte del supuesto de que en el aprendizaje espacial operan procesos propios al aprendizaje asociativo (para una revisión ver Pearce, 2009), término que hace referencia a la capacidad en los animales para aprender que dos o más

eventos que ocurren en su entorno mantienen cierto grado de relación entre sí. En esta relación, uno de ellos puede funcionar como un predictor, o bien como una consecuencia (Mitchell, De Houwer & Lovibond, 2009). Para el caso concreto del aprendizaje espacial, la tesis principal de la aproximación asociativa es que una clave en el entorno se convierte en un confiable predictor de la ubicación de una meta por su asociación con ella.

El aprendizaje asociativo comprende al condicionamiento instrumental (e.g., Thorndike, 1911) y al condicionamiento pavloviano (e.g., Pavlov, 1927), aunque este último es el que tradicionalmente ha servido como marco de referencia para conceptualizar al aprendizaje espacial (Chamizo, 2002; Leising & Blaisdell, 2009).

3.1 Condicionamiento pavloviano

En un experimento típico de condicionamiento pavloviano un animal es expuesto a dos estímulos, uno de ellos arbitrario (e.g., un tono) que recibe el nombre de estímulo condicionado (EC), mientras que el otro posee relevancia biológica (e.g., alimento) y es referido como estímulo incondicionado (EI). Este EI es capaz de ocasionar en forma innata una respuesta (e.g., salivación) que es considerada incondicionada (RI); en cambio, generalmente lo que al inicio produce el EC es una respuesta de orientación. Luego de cierto número de emparejamientos EC-EI, el primero adquiere la capacidad de suscitar una respuesta semejante³ a la RI (i.e., salivación). Esta respuesta adquirida recibe el nombre de respuesta condicionada (RC; Pavlov, 1927) y se ha supuesto como el resultado del establecimiento de un enlace excitatorio entre la representación mental del EC y del EI (Figura 3a; Conwill & Motzkin, 1994; Hall, 2002; Konorski, 1974).

³ Aunque en ocasiones, la forma de la RC es opuesta a la RI, como en el caso de las respuestas compensatorias (e.g., Siegel, 1982).

En el pensamiento e investigación actual acerca del condicionamiento pavloviano se encuentran cuatro nociones fundamentales: la contigüidad, la información, la saliencia y la inhibición (Rescorla, 1988). El término contigüidad se refiere a eventos que ocurren en proximidad temporal o espacial (Rescorla & Holland, 1982). En el primer caso se habla de contigüidad temporal y supone una sucesión entre estímulos cuya localización espacial no es relevante, pero sí el tiempo que transcurre entre su presentación (cf., Mackintosh, 1974); en el segundo caso, la posición absoluta de los estímulos determina su asociación. Marshall, Gokey, Green y Rashotte (1979; ver también Rescorla & Cunningham, 1979; Williams, Butler & Overmier, 1990) demostraron la eficacia de ambos tipos de contigüidad para generar una RC en palomas sometidas a un condicionamiento de segundo orden. Inicialmente, los animales adquirieron una RC de picoteo sobre una tecla que al iluminarse (EC_1) anticipaba la presentación de alimento (EI). Posteriormente, se omitió el EI y la ocurrencia del EC_1 era precedida por la de un EC_2 novedoso. Este último ocurría en la misma tecla en que se presentaba el EC_1 con un intervalo entre ellos (i.e., contigüidad temporal), o en una tecla adyacente (i.e., contigüidad espacial). Aunque la RC de segundo orden fue adquirida más rápidamente cuando ambos estímulos se presentaban sobre la misma tecla, el nivel asintótico no difirió entre condiciones.

Por información debe entenderse el grado con que un EC predice la ocurrencia de un EI, mientras más informativo sea el primero mayor intensidad tendrá la RC. El efecto de bloqueo es útil para ilustrar esta noción (Kamin, 1969). El condicionamiento a un EC_1 previo al uso de un estímulo compuesto EC_1EC_2 , impide la asociación del componente novedoso (EC_2) con el EI. En su demostración, un grupo de ratas fue condicionado empleando una luz (EC_1) que anticipaba la ocurrencia de una descarga eléctrica (EI). Una vez adquirida la RC, entonces un ruido (EC_2) se presentó a la par que la luz por varios

ensayos (i.e., Luz/Ruido \rightarrow Descarga). A pesar de su emparejamiento con la descarga, una prueba ante el ruido reveló la ausencia de RC contrario a lo que sucedió en otro grupo expuesto desde el principio a un entrenamiento $EC_1EC_2 \rightarrow EI$. Una interpretación de este resultado (Kamin, 1969; Rescorla & Wagner, 1972) sugiere que durante el condicionamiento original, el EC_1 se volvió un confiable predictor del EI, de tal forma que la posterior presencia del EC_2 no ofrecía información adicional al animal. Esto ocasionó la ausencia del establecimiento de una asociación EC_2 -EI, a pesar de que ambos estímulos se presentaron en forma contigua.

La saliencia indica la cualidad de algunos pero no otros EC para asociarse más fácilmente con un EI. Pavlov (1927) ofreció una demostración a través de un efecto que llamó ensombrecimiento, en el cual un EC_2 produjo una RC de menor intensidad al ser presentado durante el entrenamiento en compuesto con un EC_1 de mayor saliencia. En su experimento, un perro fue expuesto en forma simultánea a un estímulo táctil (EC_1) y a uno auditivo (EC_2), ambos seguidos de alimento (EI). Tras varios emparejamientos cada EC fue probado en forma individual, detectándose que el componente auditivo (menos saliente) generó una RC débil en comparación con el componente táctil (más saliente). El concepto de saliencia se ha relacionado con la atención que se presta a un EC (Mackintosh, 1975; Sutherland & Mackintosh, 1971), y se ha supuesto que la saliencia cambia (aumenta o disminuye) en función de la experiencia con dicho estímulo. También se ha reportado que algunos estímulos funcionan en forma más efectiva como predictores para una consecuencia en comparación con otros. Ejemplo de ello es la demostración de García y

Koelling (1966) acerca de que ratas asocian más fácilmente un sabor (EC) con un malestar gástrico que con una descarga eléctrica⁴.

En el condicionamiento pavloviano típicamente el emparejamiento EC-EI lleva a la adquisición de una RC (i.e., condicionamiento excitatorio); sin embargo, es posible también que dadas ciertas contingencias experimentales un EC en realidad ocasione la no emisión de una RC. Esto último es referido como condicionamiento inhibitorio (Rescorla, 1968). El efecto típico que lo demuestra es la inhibición condicionada (Pavlov, 1927; para una revisión ver Rescorla, 1969), la cual involucra la mezcla de dos tipos de ensayos, uno excitatorio y otro inhibitorio. El primero consiste en la presentación de un EC_1 seguido de un EI, en el segundo se presenta un compuesto EC_1EC_2 y se omite el EI. Tras varios ensayos de tipo inhibitorio el animal deja de presentar la RC que el EC_1 produce cuando ocurre en aislado, esto debido a que el EC_2 señala la ausencia del reforzador y por tanto inhibe la respuesta. Para verificar tal interpretación, Pavlov (1927) diseñó dos tipos de prueba. En la prueba de sumación se establece una RC ante un EC_3 y posteriormente se presenta el compuesto EC_2EC_3 ; bajo dichas contingencias la RC no ocurre (i.e., es inhibida) debido a la presencia del estímulo inhibitorio EC_2 . En la prueba de retardo de la adquisición el EC_2 es ahora emparejado a un EI, de forma que si antes dicho estímulo señalaba la ausencia de un reforzador ahora señala su presencia. El resultado es la tardía adquisición de una RC. La extinción del EC es también una forma de ocasionar un condicionamiento inhibitorio (Rescorla, 1988). Dada la importancia de dicho efecto para el trabajo que aquí se presenta, éste se desarrolla en la siguiente sección.

⁴ Un resultado como este cobra importancia para la teoría del aprendizaje pues demuestra la existencia de sesgos preexistentes que facilitan la asociación de ciertos estímulos pero no de otros (Rescorla, 1988) y contradice ideas como el principio de la equipotencialidad de Thorndike (1911) que sugiere que las leyes del aprendizaje son independientes al tipo de estímulos empleado.

3.1.1 Extinción experimental

La extinción experimental fue descubierta por Pavlov (1927) y consiste en un efecto post-adquisición en el cual la intensidad y/o frecuencia de una RC disminuye ante las repetidas presentaciones de un EC que no se acompaña más por el EI (Lovibond, 2004). Este efecto ha sido demostrado en numerosos procedimientos de condicionamiento pavloviano e instrumental (apetitivos y aversivos) y con especies que van de invertebrados a humanos (Rescorla 2001). Junto a los efectos conductuales de la extinción, actualmente también se han documentado diversos cambios a nivel neuronal (Myers & Davis, 2002).

El procedimiento original de Pavlov (1927) para el estudio de la extinción consistió, posterior al emparejamiento EC-EI, en la presentación repetida del EC en ausencia del EI. Este procedimiento puede ser referido como extinción simple y efectivamente produce la supresión de la RC. A la fecha se han diseñado otros procedimientos distintos a la extinción simple, con los mismos efectos conductuales sobre la RC e incluso conceptualmente semejantes. Este es el caso del contracondicionamiento (Peck & Bouton, 1990) y el aprendizaje de reversión de la discriminación (Bouton & Brooks, 1993). En el contracondicionamiento, inicialmente se empareja un EC con un EI de un valor afectivo dado, por ejemplo Tono → Alimento. El establecimiento de una asociación entre estos estímulos ocasiona una RC de aproximación al comedero. Posteriormente, el mismo EC se presenta ahora precedido por un EI de un valor afectivo opuesto, por ejemplo Tono → Descarga eléctrica. La RC originalmente adquirida (aproximación al comedero) es incompatible con las nuevas condiciones, de forma que es suprimida y sustituida por una nueva RC (congelamiento) coherente con el actual significado del EC. En el aprendizaje de reversión de la discriminación, se presenta un par de estímulos, pero sólo uno de ellos es asociado al reforzador (i.e., X+Y-). Tras la adquisición de la RC pertinente, las condiciones

se invierten de manera que ahora el mismo reforzador se asocia al segundo estímulo (i.e., X-Y+). En consecuencia, la RC adquirida ante este último estímulo suprime la RC original.

La extinción modifica a la conducta originalmente aprendida, esto implica un cambio en la o las asociaciones EC-EI que fueron originalmente establecidas. Resulta de relevancia teórica y empírica detectar cuáles son esas posibles asociaciones EC-EI y de qué manera son modificadas. Diversos autores han señalado distintas dimensiones para las posibles asociaciones EC-EI. Konorski (1974) distinguió entre RC apetitivas y consumatorias, representadas respectivamente por respuestas de aproximación o distanciamiento y la ejecución de una conducta semejante al reflejo, ante un EC. Por tanto, es posible un cambio en las asociaciones que involucran los aspectos apetitivos o en aquellas que se establecen con conductas consumatorias, o en ambas. A la fecha existe evidencia de que los aspectos afectivos de un estímulo pueden ser representados a nivel neuronal (Berridge & Kringelbach, 2013), por lo que es también posible el establecimiento de una asociación EC-valor hedónico del EI. Esto representa otra modalidad para establecer y modificar asociaciones EC-EI. Hay también evidencia del aprendizaje acerca de la relación temporal (Pavlov, 1927), espacial (Williams et al., 1990) y sensorial (Scarlet, Campese & Delamater, 2009) de los estímulos condicionado e incondicionado, estas son otras asociaciones que pueden ser modificadas por la extinción.

Lo previamente expuesto tiene un impacto directo sobre las teorías a la fecha propuestas para explicar la extinción, las cuales se pueden agrupar en dos grandes categorías (Hall, 2002). La primer categoría incluye aquellas que conciben a la extinción como un desaprendizaje o destrucción de la asociación EC-EI originalmente adquirida [e.g., Rescorla & Wagner, 1972 (ver Delamater & Westbrook, 2014); Skinner, 1938]; mientras que en la segunda categoría se engloban aquellas que suponen que la extinción ocasiona un

segundo aprendizaje (Bouton, 1993; Konorski, 1948, 1967; Pavlov, 1927; Rescorla, 2001), aunque la naturaleza de este aprendizaje se ha considerado diversa de acuerdo a la teoría en cuestión. Un grupo de teorías no asociativas (e.g., Amsel, 1958; Capaldi, 1966) también tratan de dar cuenta de la disminución en la RC producto de la extinción. Sin embargo, estas últimas se enfocan más en el efecto conductual de la extinción que en lo que el animal aprende durante ésta.

Las teorías del desaprendizaje asumen que si bien durante el condicionamiento se establece una asociación excitatoria EC-EI (Rescorla & Wagner, 1972) o un incremento en la fuerza de un reflejo dada la presentación de un reforzador (Skinner, 1938, 1950), tal asociación o fuerza es reducida en la extinción hasta desaparecer, regresando al animal a su *status quo ante*. Por ejemplo, Rescorla y Wagner (1972) proponen que la fuerza de la RC refleja la fuerza del enlace (i.e., fuerza asociativa) entre la representación interna EC-EI. En cada ensayo de condicionamiento la fuerza asociativa aumenta hasta alcanzar un nivel asintótico, pero durante la extinción la sola presencia del EC ocasiona su reducción hasta llegar a cero o a un valor muy cercano a cero. En ese momento el EC pierde la capacidad de generar una RC. Para Skinner (1938, 1953), si se presentan dos estímulos juntos (EC-EI) y uno de ellos (EI) pertenece ya a un reflejo que posee cierta fuerza en el organismo (EI-R), entonces un nuevo reflejo (EC-R) será fortalecido; posteriormente, el retiro del estímulo reforzante ocasionará la disminución (extinción) en la fuerza de este reflejo.

El concepto de inhibición desarrollado por Pavlov (1927), resulta medular para algunas de las teorías acerca de la extinción que proponen ésta como un segundo aprendizaje. Esto por afirma que es justamente la adquisición de una inhibición lo que la extinción produce. Pavlov (1927) consideró a la extinción como un tipo de aprendizaje por el cual un EC ocasionaba la inhibición de la RC. Consistente con ello Delamater (1996; ver

también Rescorla 1997) ha demostrado que posterior a su extinción, un EC perdió su capacidad para generar en ratas una RC de aproximación a un dispensador de alimento. Pese al trabajo previo de Pavlov, fue Konorski (1948) quien formalizó la idea de la inhibición como un tipo de aprendizaje adquirido durante la extinción (Hall, 2002). Para Konorski (1948), el emparejamiento EC-EI produce el establecimiento de un enlace excitatorio entre la representación neuronal de ambos estímulos (Figura 3a). Durante la extinción, la presentación del EC se empareja con el rápido decremento en la activación de la representación neuronal del EI ocasionado por su ausencia. Así, se establece un enlace inhibitorio entre ambos, el cual al aumentar su fuerza impide la generación de una RC ante el EC. Esto por imposibilitar la activación del enlace excitatorio originalmente formado (Figura 3b). Evidencia favorable a esta postura proviene de estudios (e.g., Calton, Mitchell & Schachtman, 1996; Schachtman, Threlkeld & Meyer, 2000) que demuestran que prolongar la extinción de un EC, hace que este último se comporte como un inhibidor condicionado (cf., Rescorla, 1969) superando las pruebas de sumación y de retardo de la adquisición (pero ver Aguado, de Brugada & Hall, 2001 para evidencia opuesta). En esta misma línea, Bouton (1993) también ha propuesto que la extinción crea una asociación inhibitoria EC-EI, la cual, sin embargo, es dependiente del contexto. Esto último ocasiona que el contexto de la extinción adquiera una función moduladora (Figura 3c) del enlace EC-EI adquirido en extinción. La supresión de la RC, vía la asociación inhibitoria EC-EI, se mantiene en tanto que el contexto en que se llevó a cabo la extinción esté presente. Ante un cambio de contexto, la asociación excitatoria EC-EI originalmente adquirida es expresada y por tanto la RC es recuperada (Bouton, 2004; Bouton & Moody, 2004; Pearce & Bouton, 2001). La evidencia favorable a esta postura proviene del estudio de los llamados efectos de recuperación, que comprenden, entre otros, a la renovación y a la

recuperación espontánea (para una revisión ver Sánchez-Carrasco & Nieto, 2009). En la renovación, la adquisición de una RC se lleva a cabo en un contexto particular (A), mientras que su extinción se conduce en un contexto diferente (B). Una prueba final realizada en el contexto de la extinción (B) mantiene la supresión de la RC; en cambio, la RC se recupera cuando el contexto de prueba es el mismo que de la adquisición (A; e.g., Bouton & King, 1983) o uno novedoso (C; e.g., Bouton, Todd, Vurbic & Winterbauer, 2011). Estos casos ilustran el tipo de renovación ABA y ABC respectivamente, donde cada letra indica un contexto dado. En un tercer caso, referido como renovación AAB, tanto la adquisición como la extinción se realizan en el mismo contexto (A), y es sólo la prueba la que ocurre en un contexto diferente (B; e.g., Thomas, Larsen & Ayres, 2003). En la recuperación espontánea (Pavlov, 1927; para una revisión ver Rescorla, 2004), el interponer un intervalo de retención entre el término de la extinción y una prueba final con el EC es suficiente para que ocurra nuevamente una RC. Para Bouton (2004; Bouton & Moody, 2004), la recuperación espontánea es un caso de renovación AAB, lo cual se fundamenta en la propuesta de que contexto físico y tiempo son funcionalmente equivalentes. Esto implica que a mayor demora entre la extinción y la prueba, mayor será la diferencia en el contexto temporal entre ambas y por tanto será mayor probabilidad de recuperación de la RC.

Otra perspectiva, desde esta segunda categoría de teorías, es aquella que supone que si bien durante la adquisición se establece una asociación excitatoria EC-EI, en la extinción se forma una asociación EC-EI también excitatoria pero de naturaleza diferente. El contenido de esta nueva asociación es lo que interfiere con la ejecución de la RC originalmente adquirida (Figura 3d). Un caso que ilustra esta posición es la propuesta de Konorski (1967) para quien la extinción establece la asociación EC-noEI, la cual compete con la asociación original EC-EI. En términos meramente conductuales es difícil obtener

evidencia favorable a una propuesta como ésta. Sin embargo, en estudios neurofisiológicos se ha detectado la existencia de células ubicadas en el núcleo basal de la amígdala (NBA) cuya actividad correlaciona de manera importante con la adquisición de la extinción (Henry et al., 2008). Estas células son llamadas neuronas de extinción. Dicho descubrimiento cobra importancia no sólo porque existe evidencia de que el NBA es necesario para la adquisición de la extinción (Henry et al., 2008), sino también porque dichas células pueden ser la base neuronal de un nodo noEI como el propuesto por Konorski (1967). A pesar de lo anterior, Delamater y Westbrook (2014) han señalado que la función de las neuronas de extinción puede ser también interpretada a favor de una asociación inhibitoria EC-EI (e.g., Konorski, 1948). Otra forma en que una asociación excitatoria EC-EI puede subyacer a la extinción es por suponer que durante la adquisición la asociación original es de valor motivacional dado, mientras que en la extinción la nueva asociación es de un valor motivacional opuesto al primero (Figura 3e; Rescorla, 2001). Si inicialmente se empareja un EC con un EI apetitivo, la RC será una de aproximación posiblemente mediada por el valor hedónico del reforzador. Si posteriormente se presenta el EC en ausencia del EI, la RC de aproximación será suprimida, posiblemente debido a un estado motivacional adverso (e.g., frustración).

Junto a esta diversidad de teorías asociativas de la extinción, se han propuesto otras teorías basadas en mecanismos no asociativos (e.g., Robbins, 1990). Sin embargo, la explicación de estas últimas rebasa el objetivo de este trabajo. A pesar de las diferencias incluso entre aquellas que pertenecen a la misma aproximación asociativa, es altamente probable que la extinción sea un efecto multifactorial que implique procesos tanto asociativos como no asociativos.

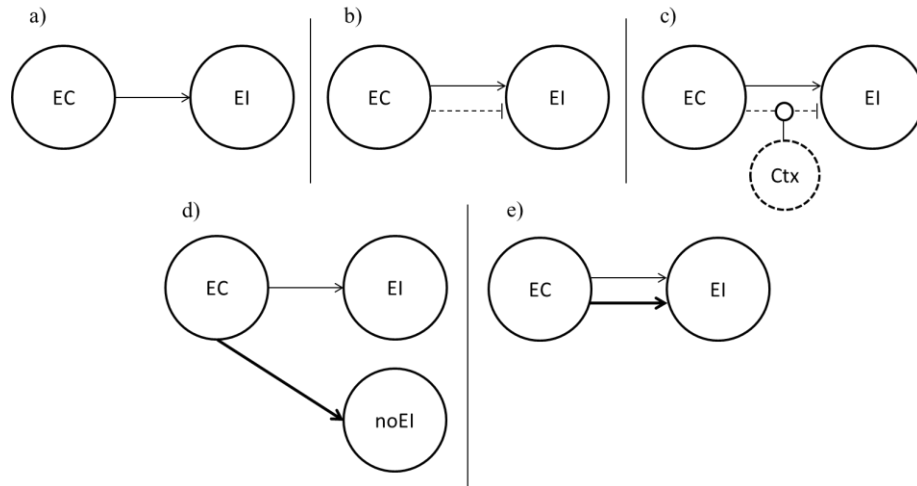


Figura 3. Representación del enlace excitatorio (flecha sólida) e inhibitorio (flecha punteada) que se ha propuesto es establecido entre la representación mental del EC y EI. El grosor del enlace excitatorio representa su fuerza. En (c) se muestra además el contexto (Ctx) como un nodo que modula la activación del enlace inhibitorio.

3.2 Modelos teóricos de aprendizaje asociativo

A la fecha se han desarrollado diversos modelos teóricos de aprendizaje asociativo que pretenden describir y explicar los mecanismos cognitivos que permiten a los organismos establecer una asociación entre estímulos. El valor de cada uno puede apreciarse por la cantidad y tipo de efectos que permite explicar. Además, es posible que un mismo efecto conductual pueda ser explicado por dos modelos originalmente antagonistas en sus principios, si cada uno es enfocado a un momento distinto de la RC (e.g., Pearce & Mackintosh, 2010).

Diferentes clasificaciones han sido elaboradas para los modelos de aprendizaje asociativo actualmente desarrollados, las cuales se basan en los procesos que éstos señalan

como causales al aprendizaje (e.g., Pearce & Bouton, 2001). Una de tales clasificaciones distingue entre modelos de adquisición y modelos de actuación (para una revisión ver Miller & Escobar, 2001).

3.2.1 Modelos de adquisición

Los modelos de adquisición (e.g., Mackintosh, 1975; Pearce & Hall, 1980; Rescorla & Wagner, 1972) se enfocan en los procesos cognitivos que ocurren en un organismo durante el entrenamiento. Este tipo de modelos se fundamentan en el cambio del valor de la asociación EC-EI que ocurre ensayo a ensayo, de acuerdo a las condiciones de entrenamiento. Una característica importante de ellos es que mantienen un sistema de memoria limitado. La información preservada en memoria es aquella que corresponde al ensayo actual del entrenamiento, eliminando la obtenida en exposiciones previas a los estímulos condicionado e incondicionado. En consecuencia, no es posible recuperar información acerca de relaciones estimulares pasadas. Por tales características es que la mayoría de estos modelos pueden predecir efectos propios a la adquisición (e.g., competición entre estímulos, extinción) pero no a la recuperación de la información (e.g., renovación, recuperación espontánea).

Se ha considerado al modelo desarrollado por Rescorla y Wagner (1972) como el más influyente en la teoría asociativa del aprendizaje. Esto debido al amplio número de efectos que explica y predice. Como consecuencia de lo anterior, este modelo es empleado como paragón para contrastar otros modelos posteriormente desarrollados (Miller, Barnet & Grahame, 1995).

El modelo de Rescorla y Wagner (1972) parte de dos supuestos fundamentales. El primero asume que el aprendizaje está determinado por el grado de “sorpresa”, definida

como la discrepancia entre lo que el animal espera y lo que el animal recibe en la situación de condicionamiento. A mayor sorpresa, mayor aprendizaje y viceversa. El segundo supuesto es que en una situación de condicionamiento todos los estímulos presentes (A, B, C,...Z) compiten entre sí por convertirse en el mejor predictor del EI. Aquel estímulo que logre convertirse en un EC efectivo para producir la RC será porque fue el que estableció la mayor asociación con el EI. El grado de asociación EC-EI recibe el nombre de fuerza asociativa (V), y en un ensayo de condicionamiento n , el aumento en la fuerza asociativa (ΔV_A^n) va a depender de la saliencia del EC_A (α_A), de las características del EI (β) y de la máxima fuerza de asociación que pueda establecerse (λ) menos la que ya ha sido establecida para el total de los estímulos presentes en el ensayo previo (V_T^{n-1}). Este proceso queda establecido por la ecuación

$$V_A^n = V_A^{n-1} + \Delta V_A^n \quad (1)$$

donde

$$\Delta V_A^n = \alpha_A \beta (\lambda - V_T^{n-1}) \quad (2)$$

Esto implica que el estímulo más saliente obtendrá la mayor fuerza asociativa respecto al resto de los estímulos, pero sobre el curso de los ensayos de condicionamiento, cuanta más fuerza asociativa un EC haya ganado, menos sorprendente será la presentación del EI. Este proceso continuará hasta alcanzar un nivel asintótico.

A partir de este modelo puede explicarse el ensombrecimiento por asumir que de un estímulo compuesto AB, el componente más saliente acapara la mayor fuerza asociativa lo

que le permite producir una RC más intensa en comparación con la producida por el componente menos saliente. En forma semejante, el bloqueo es explicado por suponer que el entrenamiento previo con un EC(A) agota la mayor cantidad de fuerza asociativa aprovechable. De esta manera, la cantidad de fuerza asociativa disponible es mínima para el momento en que se incorpora el estímulo EC(B), por lo que no puede establecerse su asociación con el EI. En consecuencia, este último EC es incapaz de producir una RC. Este modelo permite explicar también la extinción. Ante el retiro del EI y la sola presentación del EC, el valor de la fuerza asociativa decae hasta llegar a 0 ó a un nivel muy cercano a 0. Ello tiene como consecuencia la incapacidad del EC para producir una RC. Debido a esta conceptualización de la extinción es que el modelo de Rescorla y Wagner es considerado como una teoría de desaprendizaje.

Si bien este modelo puede explicar un número importante de efectos de adquisición (para una revisión ver Miller et al., 1995), su éxito es menor para predecir efectos de recuperación, como es el caso de la renovación (Rosas et al., 2006) o la recuperación espontánea (pero ver Delamater & Westbrook, 2014).

3.2.2 Modelos de actuación

Los modelos de actuación (e.g., Bouton, 1993; Miller & Matzel, 1988; Rescorla, 1968) se centran en los procesos cognitivos que operan al momento en que un organismo realiza una prueba. Para estos modelos, la conducta es producida por la fuerza o valor de múltiples asociaciones entre estímulos que es representada en sistemas de memoria amplios que permiten almacenar los cambios en la relación EC-EI producidos a lo largo del entrenamiento. Esta cualidad de su sistema de memoria posibilita a algunos de estos modelos explicar los efectos de recuperación (e.g., Bouton, 1993; Rescorla, 1968).

Rescorla (1968) propuso un modelo de contingencia en el cual la RC de los animales en una situación de condicionamiento pavloviano está mediada por el cómputo de la frecuencia de cuatro tipos de ensayos posibles. Central a este modelo es el concepto de contingencia que se refiere a “la probabilidad relativa de ocurrencia del EI en presencia del EC [$p(\text{EI}|\text{EC})$], contrastada con su probabilidad en ausencia del EC [$p(\text{EI}|\text{noEC})$]” (Rescorla, 1968, p. 1⁵). Los cuatro ensayos antes aludidos son aquellos en que: a) EC y EI se presentan; b) EC y EI no se presentan; c) EC se presenta sólo; y, d) EI se presenta sólo. Los dos primeros tipos favorecen la adquisición de una RC por establecer una asociación EC-EI; en cambio, los dos últimos tipos establecen una asociación EC-noEI que previene la RC. Este modelo puede explicar tanto la adquisición (ensayos a y b) como la extinción (ensayo c) de una RC. Respecto a efectos de recuperación, el modelo no puede predecir la renovación, pero sí la recuperación espontánea. Esta última se explica por asumir que el intervalo de retención antes de la prueba es un “ensayo b” que fortalece la asociación EC-EI establecida durante la adquisición (“ensayos a y b”), al mismo tiempo que disminuye el impacto de la extinción (“ensayo c”). Esto ya que como se mencionó antes, los modelos de actuación conservan en su sistema de memoria el conjunto de experiencia obtenida durante todo el condicionamiento.

Otro modelo de actuación es el de la recuperación de la información (Bouton, 1993). Este modelo plantea que durante la fase de adquisición se forma un enlace excitatorio EC-EI, el cual permanece intacto durante la fase de extinción aunque en ésta, un enlace inhibitorio EC-EI es establecido. Lo anterior lleva a que un mismo EC tenga un doble significado con respecto a un único EI (i.e., el EC señala la presencia y la ausencia del EI). El contexto es un elemento que permite restar ambigüedad a esta situación. Esta

⁵ La información entre corchetes no aparece en la fuente original.

función es adquirida ya que existe evidencia de que el aprendizaje que ocurre en segundo lugar, en una situación de condicionamiento, se vuelve dependiente del contexto (Bouton, 2004). Así, mientras el animal permanezca en el contexto en que se condujo la extinción, el significado del EC respecto al EI será inhibitorio, lo que interferirá con la expresión de una RC. Empero, el cambio de contexto ocasionará que el enlace excitatorio EC-EI se active y por tanto ocurra una RC. A partir de esta teoría puede explicarse el efecto de renovación y de recuperación espontánea (Bouton, Westbrook, Corcoran & Maren, 2006). En la renovación, la prueba conducida en un contexto físico diferente al de la extinción activa la asociación EC-EI excitatoria. En la recuperación espontánea, es el cambio en el contexto temporal lo que ocasiona la activación de esta asociación.

Si bien el modelo de la recuperación de la información ha tenido mucho éxito en la explicación de los efectos de recuperación, su gran limitante es que no puede predecir efectos de adquisición.

3.3 Aplicación del condicionamiento pavloviano al aprendizaje espacial

En estudios en aprendizaje espacial conducidos desde la aproximación asociativa se asume que una clave en el entorno es análoga al EC y la meta al EI, siendo la RC y la RI la aproximación al sitio que ocupa la meta. Debido a que la meta (EI) se encuentra oculta, tras repetidas presentaciones del EC en una relación espacial constante con respecto a la ubicación del EI, es como se establece una asociación EC-EI y por tanto la clave se vuelve un confiable predictor de la meta (Figura 4).

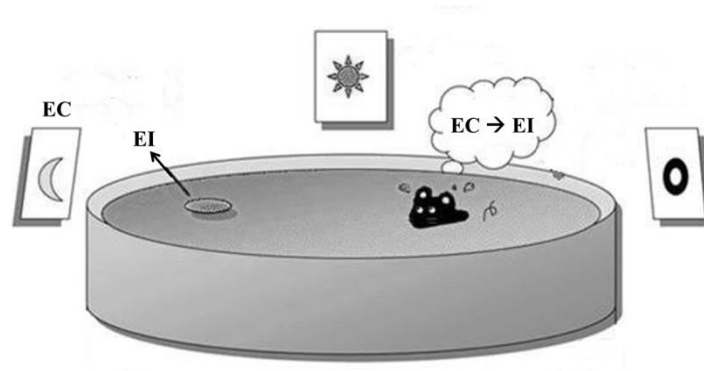


Figura 4. Representación de la asociación entre clave (EC) y meta (EI) propuesta en la aproximación asociativa del aprendizaje espacial.

La ocurrencia de una RC de aproximación en tareas espaciales es consistente con la que se presenta en preparaciones de automoldeamiento (e.g., Brown & Jenkins, 1978), de condicionamiento sexual (e.g., Domjan, Lyons, North & Bruell, 1986) y de supresión condicionada positiva (e.g., Karpicke, Christoph, Peterson & Hearst, 1977). Además, este tipo de respuesta ha sido incorporada a modelos teóricos de condicionamiento pavloviano (e.g., Konorski, 1974), con los que se pretende legitimar su carácter condicionado.

Igual que en el caso de tareas pavlovianas, en tareas espaciales aplican las cuatro nociones descritas en la sección previa (i.e., contigüidad, información, saliencia e inhibición). Entre una clave en el entorno (EC) y una meta (EI) se establece una contigüidad de tipo espacial (cf., Marshall et al., 1979; Rescorla & Cunningham, 1979), y a mayor contigüidad mayor será la probabilidad del establecimiento de una asociación entre estos estímulos. Al respecto, en un estudio (Artigas, Aznar-Casanova & Chamizo, 2005, Experimento 1) se entrenó a universitarios para localizar una plataforma oculta en el laberinto virtual de agua. Los participantes fueron distribuidos en seis grupos, y para cada uno la distancia entre una clave en el EV y la plataforma iba en aumento. La lógica de este

diseño fue que la clave sería más informativa respecto a la localización de la meta mientras mayor proximidad (i.e., contigüidad) hubiera entre ellas. Consistente con esto, la latencia de escape fue mayor y el nivel asintótico se alcanzó tardíamente a medida que la distancia entre la clave y la meta aumentaba. En forma semejante, durante una prueba sin plataforma se detectó que la mayor distancia clave-meta producía el menor control de la primera sobre la conducta de búsqueda en los participantes.

El valor informativo de una clave en el entorno para señalar la ubicación de una meta fue demostrado por la ocurrencia de bloqueo en el aprendizaje espacial. Hamilton y Sutherland (1999) emplearon un laberinto virtual de agua para entrenar a sus participantes a localizar una plataforma oculta. Durante la primera fase del entrenamiento del grupo experimental, un conjunto de claves (A) señaló la ubicación de la meta y posteriormente un conjunto de claves novedosas (B) fue colocado distal al primero. En un grupo control se utilizó un conjunto diferente de claves (C) al inicio del entrenamiento y después se incorporó el conjunto B. En otro grupo control, los conjuntos de claves A y B se emplearon en una única fase de condicionamiento. En una prueba empleando solo el conjunto de claves B, el grupo experimental mostró una ejecución deficiente en la búsqueda de la plataforma en comparación con los grupos control.

La demostración de ensombrecimiento en el aprendizaje espacial indica que cuando distintas claves señalan la ubicación de una meta, la desigualdad en su saliencia puede ocasionar un grado diferencial de condicionamiento ante cada una. Sansa y Prados (2003) entrenaron a dos grupos de ratas en el laberinto de agua para localizar una plataforma oculta. Uno de ellos disponía de 2 pares de claves para hacerlo (AB y CD), uno próximo y otro distal respecto a la meta, mientras que en el otro se empleó solo el distal. Tras el entrenamiento, una prueba sin plataforma fue realizada en presencia únicamente de las

claves distales. Los resultados mostraron una diferencia entre grupos en el control que éstas ejercían sobre su conducta de búsqueda, la cual estuvo al nivel del azar en el grupo que fue entrenado con dos conjuntos. Una interpretación de tal resultado es que las claves próximas a la meta fueron más salientes que las distantes, mismas que fueron ensombrecidas y por tanto hubo un menor aprendizaje ante ellas. Sin embargo, los autores señalaron también el decremento de generalización (Pearce, 1987) como una posible explicación a sus resultados.

Finalmente, la demostración con ratas de inhibición condicionada en el laberinto de agua (Sansa, Rodrigo, Santamaría, Manteiga & Chamizo, 2009) indica que en el aprendizaje espacial es posible tanto el condicionamiento excitatorio como el de tipo inhibitorio. En este caso, la plataforma oculta fue señalada por una clave A en ensayos del tipo excitatorio, pero ante el compuesto AB ésta no estaba presente. Dicho arreglo tuvo como resultado una RC de aproximación a la meta en presencia de A, pero de distanciamiento ante AB. Esta última respuesta ocurrió nuevamente cuando el estímulo inhibitorio B se presentó en compuesto con uno excitatorio novedoso (i.e., CB, prueba de sumación). Igualmente, el condicionamiento ante B fue tardío cuando su presencia ahora señalaba la ubicación de la meta (i.e., prueba de retardo de la adquisición).

3.3.1 Evidencia a favor

La evidencia a favor de la aproximación asociativa del aprendizaje espacial proviene de diversos estudios realizados principalmente con ratas, y otros más con aves y humanos (para una revisión ver Leising & Blaisdell, 2009). Estos trabajos pueden categorizarse en dos grupos, aquellos centrados en la demostración de efectos de adquisición y aquellos dedicados al estudio de la extinción y los efectos de recuperación.

3.3.1.1 Efectos de adquisición

Los efectos de adquisición más investigados en el aprendizaje espacial son el ensombrecimiento y el bloqueo, cuya evidencia tanto para ratas como para humanos se describió parcialmente en una sección previa. Estos efectos en el aprendizaje espacial pueden ser bien explicados por el modelo de Rescorla y Wagner (1972). Para el ensombrecimiento, cuando 2 o más claves señalan una meta oculta, todas ellas compiten entre sí por convertirse en el mejor predictor de la ubicación de ésta. La clave más saliente será la que mejor controle la conducta de búsqueda, ensombreciendo a las claves de menor saliencia. En el caso del bloqueo, el entrenamiento inicial con una clave A ocasiona el establecimiento de su asociación con la meta, agotando (o al menos reduciendo en forma importante) la fuerza asociativa disponible en la situación de condicionamiento. Debido a esto, se dificulta el que una clave B posteriormente incorporada al entorno pueda asociarse también con la meta. Otros estudios que aportan evidencia favorable a los efectos de ensombrecimiento y bloqueo en el aprendizaje espacial se muestran en la Tabla 1.

Reportes adicionales demuestran en el aprendizaje espacial los efectos de desbloqueo (Rodrigo, Arall & Chamizo, 2005), preconditionamiento sensorial (Sawa, Leising & Blaisdell, 2005), inhibición latente (Chamizo & Mackintosh, 1989; Prados, 1999; Prados, Artigas & Sansa, 2007) y condicionada (Horne & Pearce, 2010; Sansa et al., 2009), y supercondicionamiento (Horne & Pearce, 2010). Estos efectos son predichos por diversos modelos teóricos para la adquisición desarrollados en el contexto del condicionamiento pavloviano (e.g., Mackintosh, 1975; Pearce & Hall, 1980; Rescorla & Wagner, 1972; para un modelo asociativo propio al aprendizaje espacial ver Miller & Shettleworth, 2007) por lo que con tales trabajos se refuerza la idea de la participación de procesos asociativos en la adquisición del aprendizaje espacial.

Tabla 1.

Estudios que demuestran ensombrecimiento y bloqueo en el aprendizaje espacial.

	Sujetos	Referencia
Ensombrecimiento	Ratas	Crespo, Rodríguez y Chamizo (2013)
		Kosaki, Austen y McGregor (2013)
		Pearce, Graham, Good, Jones y McGregor (2006)
		Rodríguez, Chamizo y Mackintosh (2011)
		Sánchez-Moreno, Rodrigo, Chamizo y Mackintosh (1999)
	Palomas	Leising, Garlick y Blaisdell (2011)
		Spetch (1995)
	Humanos	Chamizo et al. (2003)
		Prados (2011)
		Redhead, Hamilton, Parker, Chan y Allison (2013)
	Spetch (1995)	
Sapos	Daneri y Muzio (2013)	
Bloqueo	Ratas	Horne & Pearce (2009)
		Pearce et al. (2006)
		Rodrigo, Arall y Chamizo (2005)
		Rodrigo, Chamizo, McLaren y Mackintosh (1997)
		Rodríguez et al. (2011)
	Humanos	Alexander, Wilson y Wilson (2009)
		Prados (2011)
		Readhead y Hamilton (2009)
	Sapos	Daneri y Muzio (2013)

3.3.1.2 Extinción del aprendizaje espacial

Al igual que la inhibición condicionada, la extinción del aprendizaje espacial es un caso que ilustra la posibilidad de establecer un condicionamiento de naturaleza inhibitorio en el aprendizaje espacial. La extinción del aprendizaje espacial fue originalmente demostrada por Lattal y Abel (2001) con ratones expuestos al laberinto de agua. Estos autores emplearon dos procedimientos para el estudio de la extinción espacial. En extinción simple, posterior al entrenamiento se retiró la plataforma (ver también Suzuki et al., 2004);

en cambio, en aprendizaje de reversión de la discriminación, una vez que el animal hubiera aprendido la ubicación de la plataforma, ésta fue movida a una posición novedosa en el laberinto (ver también Lattal, Honarvar & Abel, 2004). Ambos procedimientos tuvieron como consecuencia la pérdida por la preferencia del cuadrante reforzado durante la adquisición original. Un caso particular a la extinción, el efecto de resistencia a la extinción por reforzamiento parcial, fue también demostrado en el aprendizaje espacial. Empleando el laberinto de agua, dos grupos de ratas fueron entrenadas para localizar una plataforma oculta. Un grupo fue expuesto a un programa de reforzamiento continuo (i.e., la plataforma siempre estuvo presente) mientras que el otro fue expuesto a un programa de reforzamiento parcial (i.e., ensayos reforzados y no reforzados entremezclados). Durante una fase de extinción, los animales del segundo grupo mantuvieron una mayor persistencia en la búsqueda de la plataforma en el cuadrante reforzado, en comparación a los del otro grupo que rápidamente mostró una ejecución al nivel del azar (Prados, Sansa & Artigas, 2008). El conjunto de estos datos es consistente con una supresión de la RC (i.e., extinción).

La extinción del aprendizaje espacial es posible de explicar en términos del modelo de Rescorla y Wagner (1972). Esto por suponer que cuando una clave se ha asociado a la ubicación de una meta, entonces al retirar esta última y presentar sólo la primera, el valor de la fuerza asociativa Clave-Meta se reduce y por ello la RC se suprime. La supresión de la RC de aproximación al sitio en que se ubicó la meta puede ser también explicada por cualquiera de las teorías que proponen que en la extinción es adquirido un segundo aprendizaje. Este último estaría representado por una nueva asociación Clave-Meta de naturaleza inhibitoria (e.g., Konorski, 1948) o incluso excitatoria (i.e., Clave-noMeta; Konorski, 1967). De esta forma, la extinción del aprendizaje espacial puede ser predicha también por los modelos de actuación (e.g., Bouton, 1993; Rescorla, 1968).

3.3.1.3 Efectos de recuperación

Los efectos de recuperación han sido también estudiados, aunque en menor medida en comparación a los de adquisición e incluso respecto a los que investigan la extinción del aprendizaje espacial. La renovación ABA fue demostrada en roedores empleando un procedimiento de aprendizaje de reversión de la discriminación (Lattal et al., 2003) y uno de extinción simple (Prados, Manteiga & Sansa, 2003). En estos trabajos, la fase de adquisición se llevó a cabo en un contexto A, mientras que un contexto B fue empleado durante la extinción. Consistente con los estudios descritos en la sección anterior, en esta última fase se reportó la pérdida por la preferencia del cuadrante originalmente reforzado. Una prueba en el mismo contexto B no ocasionó cambio alguno en la conducta de los animales (i.e., recuperación de la extinción), pero con la re-exposición al contexto A dicha preferencia fue recuperada. Existe también evidencia favorable a la ocurrencia de recuperación espontánea del aprendizaje espacial en roedores. Tras las fases de adquisición y de extinción, en una prueba inmediata se detectó una búsqueda aleatoria de la plataforma. En cambio, durante una prueba demorada 96 (Prados et al., 2003) o 336 h se recuperó la preferencia por el cuadrante originalmente reforzado. Adicionalmente, este efecto de recuperación espontánea no ocurrió cuando durante la extinción y la prueba demorada se presentó un estímulo discreto no presente en la adquisición (Prados et al., 2003). Estos resultados pueden ser explicados en términos del modelo de la recuperación de la información (Bouton, 1993). Para la renovación y la recuperación espontánea el cambio de contexto físico o temporal, respectivamente, permitió recuperar la asociación excitatoria Clave-Meta originalmente adquirida, a la par que la asociación inhibitoria entre esos elementos construida durante la extinción fue inactivada. Cuando una clave fue compartida

entre la extinción y la prueba demorada, la no recuperación de la RC puede explicarse por la ausencia de un cambio de contexto entre dichas fases.

2.2.2.2 Controversias

A pesar de los datos que indican la presencia de procesos asociativos en el aprendizaje espacial, existen otros más sugieren explicaciones no asociativas a este tipo de aprendizaje. La mayoría de dichos datos se han obtenido al investigar efectos de competición entre estímulos, aunque existen también importantes controversias respecto a la ocurrencia de la recuperación espontánea en el aprendizaje espacial.

Un estudio en conducta humana (Hardt et al., 2009) que utilizó un laberinto virtual de agua cuestionó el efecto de bloqueo entre claves para localizar la plataforma oculta. En este trabajo, los participantes fueron entrenados en forma similar al estudio de Hamilton y Sutherland (1999) con la salvedad de que además fueron instruidos para explorar el laberinto. Bajo tales condiciones no hubo el bloqueo, y los participantes pudieron localizar la meta empleando cualquier clave disponible en el entorno. Esto es esperado desde la teoría del mapa cognitivo.

Sansa y Prados (2003) demostraron en ratas que un conjunto de claves distales controló en menor medida la conducta de búsqueda de una plataforma oculta en el laberinto de agua, si durante el entrenamiento estuvo también presente un conjunto de claves proximal a ésta. Este resultado puede interpretarse como efecto del ensombrecimiento de las claves distales por las proximales. Sin embargo, una explicación alterna es por un efecto de decremento de generalización (Pearce, 1987). El decremento de la generalización consiste un déficit en la conducta cuando se percibe una diferencia entre las condiciones de entrenamiento y las de prueba. Este efecto no implica procesos de naturaleza asociativa.

Para verificar dicha explicación, Chamizo, Rodríguez, Espinet y Mackintosh (2012) entrenaron a ratas para localizar una plataforma oculta en el laberinto de agua a partir de un par de claves distales o a partir de un par de claves proximales. Tras la adquisición, una prueba se llevó a cabo agregando el par de claves complementario al originalmente empleado. Los autores razonaron que si durante el entrenamiento se estableció una asociación entre el conjunto de claves y la meta, entonces el agregar un conjunto nuevo no tendría efecto en la conducta de los animales. Sin embargo, en la prueba se reveló un déficit en la conducta de búsqueda de la meta. La explicación más parsimoniosa a este resultado es el decremento de generalización.

Resultados también incompatibles con un efecto de ensombrecimiento fueron reportados con ratas por McGregor, Horne, Esber y Pearce (2009) y por Graham, Good, McGregor y Pearce (2006; ver también Pearce, Graham, Good, Jones & McGregor, 2006). Los primeros autores emplearon un laberinto de agua modificado de tal forma que tuviera una forma triangular y colocaron la plataforma oculta por debajo de una clave discreta adyacente a una esquina. De esta manera, las ratas entrenadas tuvieron dos fuentes de información para localizar la meta, la clave discreta y el ángulo formado por los muros del laberinto. La lógica de esta preparación implica que si una de estas fuentes de información fuera más saliente que la otra, entonces la competición entre ellas por convertirse en el mejor predictor de la meta llevaría a un efecto de ensombrecimiento; en cambio, si procesos no asociativos operaran en la adquisición del aprendizaje espacial entonces sería posible localizar la meta cualquiera de estas dos fuentes disponibles. Una prueba en la que se presentó cada una por separado reveló una alta eficiencia en la búsqueda de la plataforma en cada caso. Con un diseño semejante, Graham et al. (2006) omitieron el uso de una clave discreta y en cambio colorearon el ángulo que en el laberinto modificado

señalaba la localización de la plataforma oculta. Así las dos fuentes de información eran el ángulo formado por los muros y su color. Durante una prueba se reveló que la presencia del color facilitó el aprendizaje ante el ángulo para señalar la meta (ver también Brown, Yang & DiGian, 2002), resultado que se asemeja más a la potenciación (Durlach & Rescorla, 1980) que al ensombrecimiento. En una reinterpretación de los resultados previos Rodríguez, Chamizo y Mackintosh (2011) señalaron el posible papel del sexo en el ensombrecimiento entre una clave discreta e información geométrica. Estos autores emplearon un diseño parecido al de McGregor et al. (2009) y demostraron que en ratas hembra la clave discreta ensombreció a la información geométrica mientras que en ratas macho el resultado fue inverso. Tal resultado indica un papel modulador del sexo en la competición entre estímulos discretos y geométricos en el aprendizaje espacial.

Respecto a las controversias existentes acerca de los efectos de recuperación en el aprendizaje espacial, hay que mencionar que éstas giran exclusivamente en torno a la recuperación espontánea. Si bien existe evidencia de renovación ABA en el aprendizaje espacial, aún se requieren estudios que investiguen si los tipos de renovación restantes (i.e., ABC y AAB) ocurren también en este tipo de aprendizaje.

Con roedores entrenados en el laberinto de agua y expuestos a un procedimiento de extinción simple o de aprendizaje de reversión de la discriminación, existe evidencia contradictoria sobre la ocurrencia de recuperación espontánea de la preferencia por el cuadrante originalmente reforzado. Los datos favorables antes mencionados (i.e., Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003) contrastan con otros más que demuestran la ausencia de este mismo efecto (i.e., Lattal et al., 2003; Méndez-Couz, Conejo, Vallejo & Arias, 2014; Rossato et al. 2006). Los datos obtenidos con humanos son también controvertidos y difíciles de interpretar. Empleando un laberinto virtual de agua en el cual se implementó un

procedimiento de aprendizaje de reversión de la discriminación, durante una prueba inmediata los participantes permanecieron un tiempo por debajo del nivel del azar en el cuadrante originalmente reforzado. Esto es consistente con un efecto de extinción. No obstante, durante una prueba demorada, el tiempo de permanencia en este cuadrante incrementó aunque no más allá del esperado por azar (Alvarado, Vila, Strempler-Rubio & López-Romero, 2011). Este último resultado puede ser bien interpretado como un efecto de recuperación espontánea al nivel del azar o como una estrategia de búsqueda aleatoria de la plataforma. Los resultados de todos estos estudios son difíciles de comparar entre sí, debido a múltiples diferencias metodológicas en variables fundamentales que afectan los procesos de aprendizaje y memoria. Un resumen de éstos se ofrece en la Tabla 2.

Hay varios aspectos que deben ser considerados en la evaluación de estos resultados. Primero, el número de ensayos de adquisición y de extinción son diferentes entre dichos estudios, y en algunos de ellos la fase de extinción se llevó a cabo en una (i.e., Prados et al., 2003; Rossato et al., 2006; Alvarado et al., 2011) o varias (i.e., Lattal et al., 2003; Méndez-Couz et al., 2014) sesiones. De tal forma, es difícil suponer y comparar el grado de aprendizaje adquirido por los sujetos en una u otra fase, y el presente al momento en que realizaron la prueba demorada. Segundo, los resultados obtenidos durante la prueba demorada indican una interacción entre el IR y el número de ensayos de extinción. Tercero, múltiples estudios han reportado que la extinción simple en el laberinto de agua ocasiona inmovilidad en ratas (Schulz, Buddenberg & Huston, 2007; Schulz, Houston, Buddenberg & Topic, 2007; Schulz, Topic, De Souza Silva & Huston, 2004), lo cual puede interferir con la detección de la recuperación espontánea (Lattal et al., 2003). Cuarto, aunque todos los trabajos citados emplean la permanencia en el cuadrante reforzado como variable dependiente, algunos autores (Hardt et al., 2009) han sugerido lo inapropiado de esta

variable como indicador de aprendizaje espacial. Si bien la permanencia por debajo del nivel del azar puede indicar un pobre aprendizaje espacial, puede indicar también un muy preciso conocimiento de la ubicación de la plataforma el cual puede motivar a los animales a buscarla en otro lugar si ésta no se encuentra en el sitio en que se esperaba localizarla. A esto hay que agregar que existe evidencia empírica de la poca sensibilidad de esta variable para revelar el grado adquirido de aprendizaje espacial (Maei, Zaslavsky, Teixeira, & Frankland, 2009). Finalmente, algunos autores recomiendan no utilizar esta variable cuando un procedimiento de aprendizaje de reversión de la discriminación es empleado (Lattal et al., 2004). Esto ya que el tiempo de permanencia en el cuadrante reforzado durante la fase de discriminación no es independiente del permanecido en el cuadrante reforzado en la fase de reversión y por tanto no es fácil inferir lo que el animal ha aprendido en cada fase. Por todo ello, no es fácil diferenciar entre recuperación espontánea y recuperación de la extinción y por consiguiente no es fácil inferir la presencia de procesos asociativos en la extinción del aprendizaje espacial.

El conjunto de estos trabajos, tanto de competición entre estímulos como de recuperación, indican por una parte la posible participación de procesos no asociativos en el aprendizaje espacial, y por otra que no son del todo claras las condiciones bajo las cuales dichos procesos pueden ocurrir en este tipo de aprendizaje.

Tabla 2.

Características metodológicas de los estudios que demuestran o no recuperación espontánea del aprendizaje espacial.

Procedimiento	Referencia	Org.	E.Ad.	E.Ext.	IR (h)	Rec.
Extinción simple	Méndez-Couz et al. (2014)		20	16		No
				4	24	Si
	Rossato et al. (2006)		40	8		Si
		R		16		No
	Prados et al. (2003)		20	8	96	Si
Aprendizaje de reversión de la discriminación					2	Si
	Rossato et al. (2006)		40	8	24	No
					120	No
	Lattal et al. (2003)	Ra	40	40	24	No
					336	Si
	Alvarado et al. (2011)	H	8	8	24	Ind.

Nota. Org.: Organismo. E.Ad.: Número de ensayos de adquisición. E.Ext.: Número de ensayos de extinción. IR (h): Intervalo de retención. Rec.: Recuperación espontánea. R: Ratas. Ra: ratones. H: Humanos. Ind.: indeterminado.

Planteamiento del problema

En el aprendizaje espacial, actualmente las principales teorías desde las cuales se ha conducido la investigación experimental que pretende revelar sus mecanismos son la teoría del mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978) y la aproximación asociativa del aprendizaje espacial (Chamizo, 2002). La primera propone que a través de la conducta de exploración y la activación de neuronas especializadas llamadas células de lugar, un animal es capaz de formar una representación mental (mapa) de su ambiente para así desplazarse funcionalmente en éste y localizar una meta partiendo desde un punto cualquiera del entorno. Además, el conocimiento acerca de las relaciones espaciales de los objetos representados en el mapa es de naturaleza no asociativa (Nadel, 1991). En cambio, la segunda se fundamenta en el aprendizaje asociativo (Leising & Blaisdell, 2009) y supone que una clave en el entorno puede convertirse en un confiable predictor de la ubicación de una meta a través de los mismos procesos de asociación entre estímulos que operan en el condicionamiento pavloviano.

La mayor cantidad de evidencia favorable para cada postura ha sido obtenida a través de estudios que se centran en la adquisición del aprendizaje espacial (e.g., Chamizo, Sterio & Mackintosh, 1985; Morris et al., 1982). Lo mismo sucede en investigaciones que confrontan las predicciones de ambas aproximaciones a fin de verificar la pertinencia de una u otra en la explicación de este tipo de aprendizaje (e.g., Hardt et al., 2009). En cambio, el conocimiento obtenido acerca de lo que sucede durante la extinción del aprendizaje espacial es casi nulo (Lattal et al., 2003) debido a una omisión sistemática de estudios que se enfoquen en dicho efecto.

De acuerdo con la aproximación asociativa y específicamente en el contexto de las teorías de la inhibición (Bouton, 1993; Konorski, 1948; Pavlov, 1927), la extinción se trata

de un segundo aprendizaje de naturaleza inhibitoria que interfiere con la expresión de la RC originalmente adquirida. Esto implica que la RC no se elimina, sino sólo se dificulta su expresión. Si una prueba es realizada fuera del contexto de extinción o luego de un intervalo de retención, la presencia del EC es capaz de recuperar la RC. Estos efectos se conocen respectivamente como renovación y recuperación espontánea. A partir de este marco conceptual es posible predecir que si la extinción en el aprendizaje espacial sigue principios asociativos, al realizar una prueba en un contexto distinto al presente durante la extinción o tras un intervalo de retención, la respuesta de aproximación a una meta debería recuperarse. Hay que agregar que esta aproximación no supone diferencias en los mecanismos de aprendizaje cuando se emplea una estrategia táctica o cartográfica [en la terminología de O'Keefe y Nadel (1978)], por lo que dichos efectos son esperados a partir de cualquiera de ellas.

A diferencia de la aproximación asociativa, la teoría del mapa cognitivo es menos clara al conceptualizar la extinción, por lo que tampoco hace predicciones específicas sobre lo que ocurre durante ésta con el aprendizaje espacial adquirido (cf., Lattal et al., 2003). De hecho, al considerar el papel del reforzamiento como meramente informativo de un elemento más en el entorno, no se precisa en forma detallada la consecuencia de su retiro post-adquisición. Sin embargo, la revisión de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) permite inferir ciertas predicciones. Al asumir que: a) la localización del reforzador se codifica como un elemento más del mapa cognitivo y que; b) ante cambios en el entorno el mapa se actualiza, entonces es posible predecir que la extinción llevaría a la eliminación de la información acerca de su ubicación en el mapa. Si a lo anterior se agrega; c) que los mapas son resistentes al paso del tiempo, se puede predecir la ausencia de una recuperación en la respuesta de aproximación a la meta al presentar una prueba posterior a la extinción luego

de un intervalo de retención. Esto es, la teoría del mapa cognitivo no predice el efecto de recuperación espontánea. Por otra parte, la teoría del mapa cognitivo supone: a) que el alcanzar una meta a través de una estrategia táctica no implica verdadero aprendizaje espacial; y, b) que el uso de esta estrategia tampoco permite al organismo adquirir información acerca de las características espacio-temporales del entorno (i.e., contexto). Así, esta teoría no predice el efecto de renovación a partir del uso de una estrategia táctica en la localización de una meta.

En este contexto, el objetivo general de esta investigación de tesis doctoral fue identificar los procesos de aprendizaje que operan en la extinción del aprendizaje espacial.

A fin de cumplir el objetivo general fueron conducidos cuatro experimentos empleando como tarea experimental un laberinto virtual de agua al que fueron expuestos participantes humanos. El objetivo del Experimento 1 fue demostrar la adquisición de aprendizaje espacial en humanos cuando una plataforma oculta es confiablemente señalada por un par de claves (Experimento 1a) o por una sola de ellas (Experimento 1b) en el entorno. El Experimento 2 fue diseñado con el objetivo de demostrar la extinción del aprendizaje espacial antes adquirido, ya fuera por extinción simple (Experimento 2a) o por el uso de un procedimiento de aprendizaje de reversión de la discriminación (Experimento 2b). En el Experimento 3 se buscó demostrar un efecto de renovación en el aprendizaje espacial al emplear una estrategia táctica, cuando el cambio entre contextos no fue señalado por claves lingüísticas (Experimento 3a) y cuando sí lo fue (Experimento 3b). Finalmente, el Experimento 4 buscó demostrar la ocurrencia de un efecto de recuperación espontánea en el aprendizaje espacial al emplear una estrategia cartográfica.

Justificación de la investigación

De acuerdo a Bouton y Moody (2004) el estudio de la extinción es importante por derecho propio pues se trata de un mecanismo más de aprendizaje que permite a los animales ajustarse a un entorno cambiante en el que los eventos no siempre van a ser seguidos de consecuencias. En el contexto del aprendizaje espacial, el estudio de la extinción cobra importancia no sólo debido a que ha sido poco analizado a la fecha. Es un efecto más a través del cual es posible contrastar la teoría del mapa cognitivo y la aproximación asociativa en la explicación del aprendizaje espacial. Dado que la mayor cantidad de evidencia de procesos asociativos en el aprendizaje espacial proviene de estudios en adquisición, su extinción no ha sido bien caracterizada y es posible que lo que haga específico (único) al aprendizaje espacial sea la naturaleza de su extinción (Lattal et al., 2003). La extinción en el aprendizaje espacial ha sido estudiada sólo en ratas. Al enfocarse esta investigación en la conducta humana, permitirá verificar si existen o no paralelismos en el comportamiento entre una y otra especie que a su vez permitan evaluar la generalidad de los mecanismos de aprendizaje vinculados a este efecto.

Finalmente, la comprensión de la extinción del aprendizaje espacial y su posible recuperación tiene implicaciones clínicas también. Los desórdenes de ansiedad son comúnmente tratados con terapias basadas en la extinción (e.g., Barad, 2005; Rothbaum & Schwartz, 2002) y las recaídas pueden ser al menos parcialmente explicadas a partir de efectos de recuperación (Kehoe & Macrae, 1997). El aprendizaje espacial se ha considerado un componente de la memoria declarativa (Morellini, 2013; Nadel & Hardt, 2004; O'Keefe & Nadel, 1978) y desórdenes en este tipo de memoria se han relacionado a desórdenes de ansiedad (Bremner, Vermetten, Afzal & Vythilingam, 2004; Ehlers & Clark, 2000). De esta manera, el uso de un modelo de memoria declarativa, como lo es el laberinto de agua, en la

investigación de la extinción y recuperación del aprendizaje puede ser útil para fortalecer los tratamientos clínicos actualmente disponibles.

Método general

Participantes

Se requirió la colaboración voluntaria e informada de 240 estudiantes de pregrado inscritos en la Universidad del Desarrollo Empresarial y Pedagógico (UNIVDEP; Experimento 1-3) y en el Instituto Politécnico Nacional (IPN; Experimento 4), en la Ciudad de México (56% ♀ y 44% ♂; edad promedio = 21.08 años, D.E = 1.16). Con ellos se conformaron los grupos correspondientes a cada experimento, cuidando de incluir un número semejante o equivalente de hombres y mujeres en cada uno. Todos los participantes fueron ingenuos en la tarea experimental y en los objetivos de la investigación, contaron con vista normal o corregida, un buen estado de salud y estuvieron libres de medicamentos u otras sustancias que pudieran afectar su desempeño cognitivo o motor. Durante la conducción de los experimentos se tomaron en cuenta los principios legales y éticos de investigación con humanos siguiendo los lineamientos de la American Psychological Association (APA) y del Código Ético del Psicólogo (Sociedad Mexicana de Psicología, 2010).

Situación experimental

Los experimentos fueron conducidos en una sala de 2 x 3 m (UNIVDEP) y en un salón de 3 x 4 m (IPN) bien iluminados, libres de distractores y amueblados con una silla y

una mesa. Una vez sentados, la vista de los participantes estuvo en línea recta al monitor de una computadora a una distancia aproximada de 60 cm.

Aparatos y materiales

En el diseño y desarrollo de la tarea experimental se empleó el programa MazeSuite v.2.3.0.1 (Ayaz et al., 2011) implementado en una computadora configurada con el sistema operativo Windows 7.

Tarea experimental

Se empleó una tarea de aprendizaje espacial que consistió en una versión virtual del laberinto de agua. En ésta se mostraba desde una perspectiva de primera persona un piso color azul que simulaba ser la alberca en la cual los participantes “nadaban”, delimitada por un zoclo de color negro; los muros y el plafón que la circundaban eran de color blanco lo que hacía indistinguible el límite del entorno externo. Una línea imaginaria dividía el laberinto en cuatro cuadrantes, y suspendida al centro de cada uno podía estar una clave que era un sofá (W), una mesa (X), una silla (Y), una puerta (Z). También una plataforma, ya fuera visible u oculta “por debajo del nivel del agua”, podía estar presente en el laberinto (ver Figura 5). Todo esto fue presentado en un monitor de 14 plg. con una resolución de 1024 x 768 pixeles a 32 bits de profundidad en color.

El laberinto tuvo un área de 81,225 unidades virtuales cuadradas (i.e., uv^2 ; unidad de medida propia al programa empleado), mientras que la plataforma tuvo 90 uv^2 . El movimiento fue controlado a través de las flechas de dirección en el teclado de la computadora: Las teclas \uparrow y \downarrow permitían el desplazamiento adelante y atrás respectivamente, y las teclas \leftarrow y \rightarrow rotaban el eje de los participantes a la izquierda y

derecha en forma respectiva, sin acompañarse de locomoción (cf., Chamizo et al. 2003; Hardt et al., 2009). El presionar en forma simultánea una tecla para desplazarse y una para cambiar el eje permitía el movimiento acompañado del cambio en la orientación de los participantes en el laberinto.

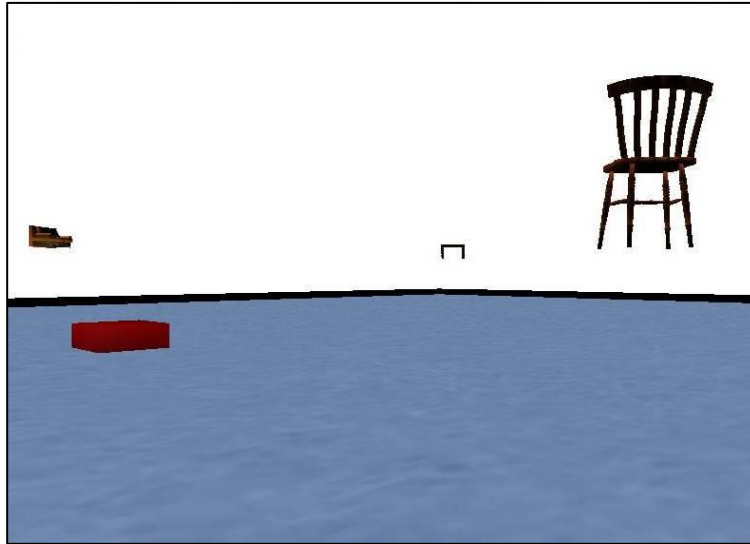


Figura 5. Ilustración del laberinto virtual de agua diseñado. Se aprecian tres claves (i.e., W, X, Y) y la plataforma visible. La imagen muestra la perspectiva real que los participantes tenían en el laberinto.

Bajo estas directrices fueron diseñadas dos versiones del laberinto virtual nombradas “local” y “guía”. En la primera de ellas la plataforma fue colocada entre un par de claves que podía ser WY, WX, XZ, o YZ; en la segunda, la plataforma se colocó debajo de una de cuatro las claves (i.e., W, X, Y, Z; ver Figura 6).

La elección de la tarea se basó por una parte en la consideración de su pertinencia para evaluar el aprendizaje espacial (Rodrigo & Prados, 2003), y por otra en que ésta ha sido eficazmente empleada en estudios en conducta humana que comparan las predicciones

de la teoría del mapa cognitivo y de la aproximación asociativa del aprendizaje espacial (e.g., Hamilton & Sutherland, 1999; Hardt et al., 2009). Aunque el laberinto virtual de agua, o preparaciones análogas, típicamente es redondo (e.g., Astur et al., 2004) se ha empleado también en diferentes formas ya sean regulares (e.g., Redhead & Hamilton, 2009) o irregulares (e.g., Wilson & Alexander, 2008). Un ambiente virtual cuadrangular semejante al aquí desarrollado fue empleado por Wilson y Alexander (2010).

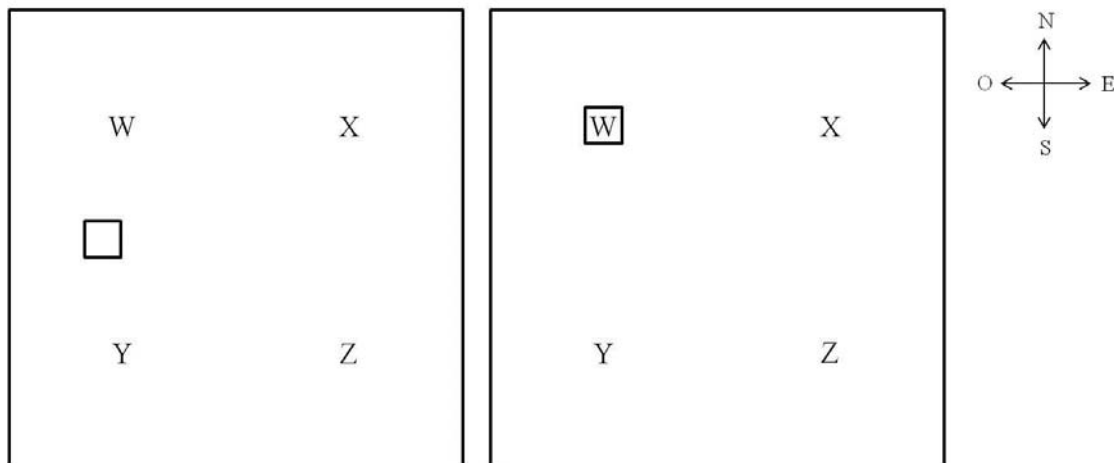


Figura 6. Representación esquemática de las dos versiones del laberinto virtual de agua desarrolladas. Se muestran los cuatro marcadores (W, X, Y, Z) y la plataforma (cuadro pequeño de línea sólida). La imagen de la izquierda corresponde al laberinto “local” y la de la derecha al laberinto “guía”.

Procedimiento

Salvo que se especifique lo contrario, cada experimento consistió de una sesión de aproximadamente 15 min de duración. La participación fue de manera individual. El investigador condujo a los participantes al ambiente experimental y tras proporcionar las instrucciones necesarias, todas impresas en papel, y resolver dudas, se retiró.

Todos los experimentos incluyeron una fase de *Práctica*, de *Pre-entrenamiento*, de *Adquisición*, y de *Prueba*. De acuerdo a los objetivos específicos de cada uno, antes de esta última, se pudo además incluir una fase de *Extinción* o una de *Reversión* (pero nunca ambas).

Práctica. Esta fue la fase inicial y se presentó a fin de que los participantes se familiarizaran con la manera en que debían desplazarse en el laberinto (Wilson & Alexander, 2008). Se entregaron las siguientes instrucciones:

Imagina que has nadado por mucho tiempo en una alberca de la que no puedes escapar y ahora te encuentras muy cansado y a punto de ahogarte. La única forma en que podrás sobrevivir será si encuentras una plataforma que se localiza dentro de la alberca. Tu tarea consiste en encontrar la plataforma. Antes de comenzar tu búsqueda quisiéramos que te familiarices con la tarea y la forma en que debes nadar. A continuación practicarás tu nado. Localiza en el teclado las flechas de desplazamiento y presiona “↑” para nadar al frente, “←” para nadar a la izquierda, “→” para nadar a la derecha, y “↓” para nadar hacia atrás. Vamos a verificar que entendiste correctamente las instrucciones. Presiona ENTER.

Así, los participantes fueron expuestos por 30 s al laberinto y pudieron “nadar” libremente en éste. No se presentaron claves ni plataforma.

Pre-entrenamiento. Los participantes tuvieron su primer contacto con la plataforma, que en este caso fue visible, y recibieron las siguientes instrucciones:

Ya que sabes nadar, ahora aprenderás a dirigirte a una plataforma. En la siguiente pantalla utiliza las flechas de desplazamiento para nadar hacia la plataforma que se encuentra en el centro de la alberca hasta hacer contacto con ella. Si lo haces bien entonces aparecerá un letrero que dice: “Sobreviviste, encontraste la plataforma” [retroalimentación positiva]. Vamos a verificar que entendiste correctamente las instrucciones. Presiona ENTER.

Entonces se presentó el laberinto sin claves y mostrando al centro una plataforma fácilmente visible. Los participantes realizaron dos ensayos, en cada uno iniciaron en una esquina con la vista orientada hacia el este y para completarlo tuvieron que aproximarse a la plataforma hasta hacer contacto con ella.

Adquisición. Con esta fase iniciaba formalmente un experimento, las instrucciones dadas a los participantes fueron las siguientes:

Ahora la plataforma estará oculta debajo del nivel del agua. Aunque no podrás verla ten la seguridad de que siempre estará en el mismo sitio. Tienes que nadar hasta localizarla antes de que te ahogues. Pon mucha atención a los objetos que se encuentran en lo alto de la alberca, ya que ellos te ayudarán a localizar la plataforma. Si encuentras la plataforma aparecerá un mensaje que dirá: “Sobreviviste, encontraste la plataforma” [Retroalimentación positiva]. Pero si se agota el tiempo y no la encuentras, te ahogará. Entonces aparecerá un letrero que dirá: “Te ahogaste. Inténtalo de nuevo” [Retroalimentación negativa]. Tendrás que localizar la plataforma tantas veces como se te pida. A veces la plataforma está un poco más profunda de lo normal, cuando esto

sucedá tú sigue buscando. El experimento terminará cuando en la pantalla aparezca el mensaje: “Gracias por participar, has terminado”. Presiona ENTER.

Antes de proseguir, el investigador preguntó si había dudas y en su caso las resolvió, además solicitó a los participantes que le explicaran con sus palabras qué debían hacer. En caso de ser necesario se entregaron nuevamente las instrucciones y otra vez se solicitó la explicación. Una vez que los participantes no tuvieron dudas, el investigador se retiró del ambiente experimental. Los participantes, tras presionar Enter comenzaron esta fase que comprendió 8 ensayos, cada uno con una duración máxima de 60 s. La plataforma se mantuvo oculta. En el caso del laberinto “local” cada ensayo se inició en alguna de las esquinas con la vista orientada hacia los muros externos; en el caso del laberinto “guía” se inició al centro del entorno con la vista orientada hacia uno de los cuatro puntos cardinales (i.e., N, S, E, O). En ambos casos, la esquina o la orientación inicial de la vista fueron programadas en forma semialeatoria de tal manera que se empleara, ensayo tras ensayo, una diferente cuidando de no presentar la misma en forma consecutiva. Si la plataforma era localizada antes de 60 s, entonces aparecía la retroalimentación positiva; en caso contrario, se presentaba la retroalimentación negativa. Ante cualquiera de las dos, los participantes debieron presionar la tecla Enter para comenzar el ensayo siguiente.

Salvo que se especifique lo contrario, la clave o el par de éstas que señaló la ubicación de la plataforma se contrabalanceó de manera que una fuera la reforzada para un cuarto de participantes en los grupos considerados en un experimento dado.

Extinción. Inició posterior a la *Adquisición* y fue semejante a ésta en todos los aspectos excepto que la plataforma fue omitida. Por consiguiente, cada ensayo terminó con la presentación de la retroalimentación negativa.

Reversión. Semejante a la *Adquisición* y presentada en forma sucesiva a ésta, pero la plataforma se ubicó en el cuadrante opuesto (ver más adelante) al originalmente empleado para ubicarla (Lattal & Abel, 2001).

Prueba. Se realizó en un único ensayo, de 60 s de duración, sin plataforma pero con las claves presentes. Terminada esta fase, se dio por concluido el experimento.

Variables dependientes

Para el registro de las variables dependientes se dividió el laberinto en cuadrantes *ad hoc* a cada una de las versiones empleadas (i.e., “local” y “guía”), manteniendo la ubicación de la plataforma al centro de uno de ellos. Estos cuadrantes fueron: A+, cuadrante reforzado; B-, cuadrante opuesto; C-, cuadrante adyacente a la izquierda; D-, cuadrante adyacente a la derecha. En el Experimento 2b, 3, y 4, el cuadrante B fue también reforzado durante una fase específica del entrenamiento (i.e., Reversión), por tanto la notación en dichos experimentos para tal cuadrante fue B+. Adicionalmente, se delimitaron cuatro zonas cuyo perímetro dobló el de la plataforma, una de ellas se ubicó circundante a esta última y las otras tres zonas se colocaron en una posición equivalente en los cuadrantes restantes. La Figura 7 muestra tal división y la ubicación de la plataforma.

Se definieron dos variables de adquisición del aprendizaje espacial: la latencia en segundos para localizar la plataforma, y la probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante reforzado. Se definieron también dos variables de extinción del aprendizaje espacial: la permanencia en segundos en el cuadrante originalmente reforzado, y la probabilidad de

elegir inicialmente dicho cuadrante. Las variables consideradas para la adquisición y para la extinción fueron registradas ensayo a ensayo del entrenamiento. Durante la prueba se registró: permanencia en segundos en cada cuadrante del laberinto virtual, y la probabilidad de elección inicial de cada uno.

El primer perímetro al centro de un cuadrante al que los participantes entraron se definió como el cuadrante elegido. Para cuantificar esta variable se codificó 1 = entró y 0 = no entró. Por ejemplo, si un participante entró primero en A+, esta acción se codificó con 1 para dicho cuadrante y 0 para el resto. Posteriormente, con estos datos se obtuvo la probabilidad media de elegir inicialmente un cuadrante dado.

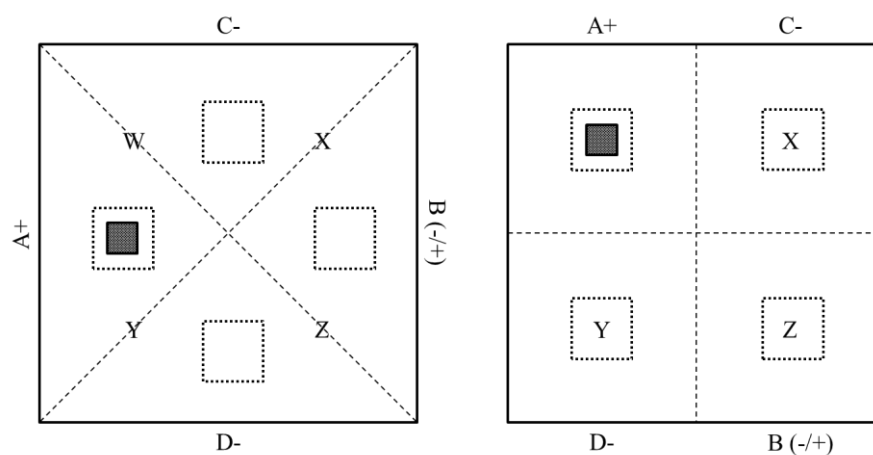


Figura 7. División en cuadrantes (línea punteada gruesa) para las versiones “local” (izquierda) y “guía” (derecha) del laberinto virtual de agua. La ubicación de la plataforma se muestra ensombrecida al centro del cuadrante A+, un perímetro circunda la plataforma y sitios equivalentes de control (línea punteada fina). LA notación (-/+) en el cuadrante B indican que este cuadrante puede o no ser reforzado de acuerdo al experimento en cuestión.

Análisis de resultados

Se utilizó análisis de varianza (ANOVA) y comparaciones múltiples *post hoc* de la diferencia honestamente significativa (DHS) de Tukey. Fueron también empleadas pruebas *t*, siempre de una cola, de un grupo cuando la comparación se hizo contra el nivel del azar y de grupos independientes o grupos relacionados para comparar dos medias. Adicionalmente, se reportó el tamaño de efecto el cual se calculó por el valor de la eta cuadrada parcial (η^2_p) en el caso de ANOVA, y por la *d* de Cohen para pruebas *t*. En su interpretación se consideró un efecto pequeño, mediano y grande una $\eta^2_p \geq a$.01, .06, .14 y una $d \geq a$.20, .50, y .80 respectivamente (Aron & Aron, 2001). El Error Tipo I (α) se ajustó a .05 y se consideró tendencia casi significativa una $p \leq .07$.

Fue eliminado de cualquier análisis el participante que: a) no aprendió a usar las flechas de desplazamiento para moverse en el laberinto; o, b) que su ejecución no reveló una curva de aprendizaje durante la fase de *Adquisición*. Esto llevó a desechar los datos de 31 participantes.

Experimento 1. Adquisición del aprendizaje espacial

Morris (1981) reportó que ratas entrenadas en el laberinto de agua son capaces de utilizar claves distales en el entorno para localizar una plataforma oculta cuando ésta y las primeras mantienen una relación espacial constante (para un resultado semejante con humanos ver Jacobs et al., 1997). Estos resultados se han considerado como una potente demostración de la existencia de un mapa cognitivo en dichos animales (Rodrigo et al., 2007). El presente experimento es una réplica del reportado por Morris (1981, Experimento 1). Además de emplear humanos como sujetos hay dos diferencias importantes con respecto al trabajo de Morris. La primera es que en la localización de la plataforma oculta se emplearon claves intencionales (i.e., un conjunto de sólo cuatro objetos específicos) que se presentaron distales (Experimento 1a) o proximales (Experimento 1b) con respecto a la ubicación de la plataforma. Por esa razón fueron utilizados el laberinto virtual “local” y “guía” respectivamente y se hizo con el propósito de demostrar y comparar la adquisición del aprendizaje espacial cuando se emplea la estrategia *cartográfica* y la estrategia *táxica* de acuerdo a la terminología de O’Keefe y Nadel (1978). La segunda diferencia es que para hacer confrontables los resultados de ambos experimentos, tales claves estuvieron suspendidas sobre el laberinto mismo y no externas a éste.

Predicción: Al mantener un par de claves distales o una proximal en una relación espacial constante respecto a la ubicación de una plataforma oculta, entonces deberá adquirirse un aprendizaje espacial que se expresará durante el entrenamiento por la disminución en la latencia para localizar la meta, y durante una prueba por la preferencia hacia el cuadrante en

que la meta se localizara, así como por entrar al perímetro de su ubicación antes que a otros perímetros de control.

Experimento 1a.

El objetivo de este experimento fue demostrar la adquisición del aprendizaje espacial cuando en un laberinto virtual de agua un par de claves distales señalaron la ubicación de una plataforma.

Método

Participantes

Colaboraron 48 participantes con las características descritas en la sección de Método general, con los cuales se conformaron cuatro grupos ($n = 12$).

Tarea experimental

Se empleó el laberinto “local” descrito en la sección de Método General.

Diseño

Cuatro grupos de participantes fueron entrenados en el laberinto virtual de agua para localizar una plataforma y posteriormente exponerse a un ensayo de prueba en el que la plataforma era retirada. Siguiendo el diseño de Morris (1981, Experimento 1), los grupos fueron: a) Clave + Lugar, en el que una plataforma visible sirvió como clave permaneciendo todo el tiempo en un punto del laberinto y su ubicación fue señalada por un par de claves distales (e.g., WY); b) Lugar, en el que la plataforma permaneció fija pero

oculta, y como en el grupo previo, su ubicación fue señalada por un par de claves distales; c) Clave, en el que la plataforma fue visible, pero ensayo a ensayo cambió de posición para ubicarse en forma semialeatoria entre un par de claves distales (e.g., XZ) con la restricción de no aparecer dos veces en forma consecutiva en el mismo punto; d) Lugar + Azar, semejante al grupo Clave, pero la plataforma se mantuvo oculta.

Procedimiento

El procedimiento fue como el descrito en la sección de Método general, para las fases de *Práctica*, *Pre-entrenamiento*, *Adquisición* y *Prueba*. Para la prueba, los participantes iniciaron el ensayo al centro del laberinto con la vista orientada hacia el cuadrante opuesto con relación al que hubiera alojado la plataforma durante la *Adquisición*. Esto implica un punto de partida no experimentado durante el entrenamiento.

Resultados

Adquisición. La Figura 8 muestra en bloques de dos ensayos la latencia requerida para localizar la plataforma en el laberinto. En ella se aprecia que la mayor eficacia para completar la tarea ocurrió en los grupos para los cuales la plataforma fue visible (i.e., Clave y Clave + Lugar). En cambio, cuando la plataforma se mantuvo oculta (i.e., Lugar y Lugar + Azar) fue necesario un tiempo mayor para localizarla. Si bien la ejecución inicial no difirió entre los grupos con plataforma visible ni entre aquellos en que se mantuvo oculta, sí fue distinta entre una y otra de estas condiciones. Al término del entrenamiento la mayor latencia para localizar la plataforma correspondió al grupo Lugar + Azar. Un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores ubicación (fija vs. móvil) y vista (visible vs. oculta) de la plataforma y bloques de ensayos (1-4) reveló un efecto principal ($p < .01$) para todos

ellos: ubicación, $F(1, 92) = 7.78$ ($\eta^2_p = .07$); vista, $F(1, 92) = 71.11$ ($\eta^2_p = .43$); bloques de ensayos, $F(3, 276) = 18.05$ ($\eta^2_p = .16$). En forma adicional se detectó la interacción Ubicación x Vista, $F(1, 92) = 6.85$, $p = .01$, $\eta^2_p = .06$, y Bloques de ensayos x Vista, $F(3, 276) = 5.35$, $p < .01$, $\eta^2_p = .05$. Para analizar la interacción Ubicación x Vista fueron conducidos dos ANOVA bifactorial. El primero fue un ANOVA 2 x (4) con los factores ubicación de la plataforma (fija vs. móvil) y bloques de ensayos (1-4), el cual reveló un efecto principal para cada factor: ubicación de la plataforma, $F(1, 94) = 4.30$, $p < .05$, $\eta^2_p = .04$; bloques de ensayos, $F(3, 282) = 17.19$, $p < .01$, $\eta^2_p = .15$. El segundo ANOVA 2 x (4) incluyó los factores vista de la plataforma (oculta vs. visible) y bloques de ensayos (1-4). Este análisis detectó un efecto principal para el factor vista de la plataforma, $F(1, 94) = 62.68$, $p < .01$, $\eta^2_p = .40$, y para el factor bloques de ensayos, $F(3, 282) = 17.79$, $p < .01$, $\eta^2_p = .15$. Para la interacción Bloques de ensayos x Vista se condujo dos ANOVA bifactorial. Una ANOVA 2 grupos con plataforma visible (Clave vs. Clave + Lugar) x (4) bloques de ensayos (1-4) reveló un efecto principal sólo para este último factor, $F(3, 138) = 6.92$, $p < .01$, $\eta^2_p = .13$, y comparaciones *post hoc* (DHS) mostraron una diferencia entre el Bloque 1 y el Bloque 4 ($p < .05$). El segundo fue un ANOVA 2 grupos con plataforma oculta (Lugar vs. Lugar + Azar) x (4) bloques de ensayos (1-4), el cual reveló un efecto principal para el factor grupos con plataforma oculta, $F(1, 46) = 7.87$, $p < .01$, $\eta^2_p = .14$, y para el factor bloques de ensayos, $F(3, 138) = 12.66$, $p < .01$, $\eta^2_p = .21$, Bloque 1 diferente del Bloque 4 (DHS, $p < .05$).

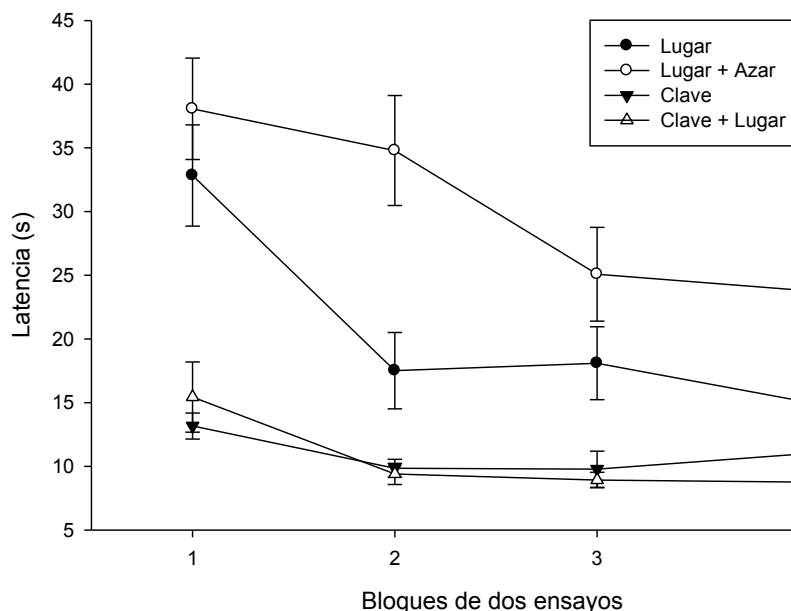


Figura 8. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición.

La barra de error (BE) indica el error estándar de la media (EEM).

Para cada grupo, la probabilidad de elegir primero el cuadrante A+ durante el entrenamiento se aprecia en la Figura 9. Un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores ubicación (fija vs. móvil) y vista (visible vs. oculta) de la plataforma y bloques de ensayos (1-4) reveló un efecto principal ($p < .01$) para ubicación: $F(1, 92) = 100.70$ ($\eta^2_p = .52$), y vista: $F(1, 92) = 16.45$ ($\eta^2_p = .15$), así como su interacción: Ubicación x Vista: $F(1, 92) = 22.06$ ($\eta^2_p = .19$). Se reveló también la interacción Bloques de ensayos x Ubicación x Vista, $F(3, 276) = 2.68$, $p < .05$, $\eta^2_p = .02$. Esta interacción triple se analizó por conducir dos ANOVA bifactorial, uno para evaluar el efecto de la vista (visible vs. móvil) sobre la ejecución en los bloques de ensayos (1-4) cuando la plataforma es fija, y el otro cuando la plataforma es móvil. El ANOVA 2 x (4) aplicado a la condición de plataforma móvil no reveló ningún tipo de efecto principal o interacción ($p > .05$). En cambio, el ANOVA 2 vistas x (4)

bloques de ensayos aplicado a la condición de plataforma fija reveló un efecto principal ($p < .01$) para el factor vista, $F(1, 46) = 39.33$ ($\eta^2_p = .46$), bloques de ensayos, $F(1, 46) = 5.65$ ($\eta^2_p = .10$), y la interacción Bloques x Vista, $F(3, 138) = 5.65$, $p < .01$ ($\eta^2_p = .10$). Esta última interacción se analizó mediante un ANOVA unifactorial de medidas repetidas con el cual se detectaron diferencias entre los bloques de ensayos para el grupo Lugar, $F(3, 69) = 5.65$, $p < .01$, $\eta^2_p = .19$, con el Bloque 1 diferente del Bloque 4 (DHS, $p < .01$). Adicionalmente, la conducción de pruebas t de una cola para un grupo revelaron que la elección inicial del cuadrante A+ no rebasó el nivel de azar (.25) en el Bloque 1 de ensayos en el grupo Lugar ($p > .05$), pero lo hizo en el Bloque 4, $t(23) = 4.23$, $p < .01$, $d = 1.76$.

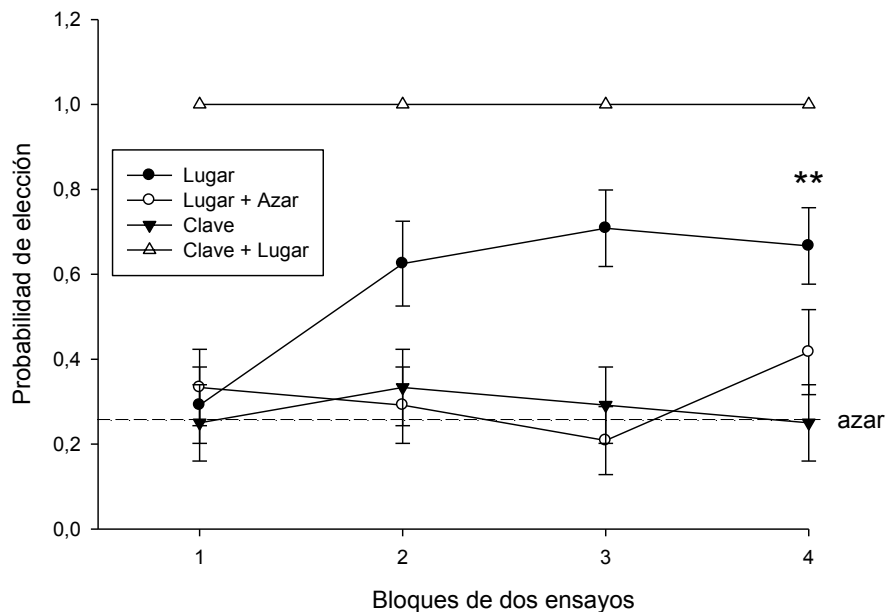


Figura 9. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ durante la fase de Adquisición. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Prueba. Para todos los grupos, el tiempo de permanencia en cada cuadrante del laberinto se muestra en la Figura 10. En ella se aprecia que el grupo Lugar pasó un lapso por encima del nivel del azar (15 s) en el cuadrante A+, $t(11) = 3.35, p < .01, d = 2.02$, lo que también ocurrió en el grupo Clave + Lugar pero en el cuadrante B-, $t(11) = 2.13, p < .05, d = 1.28$. En ningún otro caso se rebasó dicho nivel en esta variable. Para cada grupo se condujo un ANOVA unifactorial a fin de determinar diferencias en la permanencia entre cuadrantes, las cuales ocurrieron sólo en el grupo Lugar, $F(3, 44) = 14.43, p < .01, \eta_p^2 = .49$, siendo el cuadrante A+ distinto del resto (DHS, $p < .01$). Para identificar diferencias entre la permanencia en el cuadrante A+ entre los grupos Lugar y Clave + Lugar fue conducida una prueba t , que confirmó la existencia de éstas, $t(22) = 2.07, p < .05, d = 0.88$.

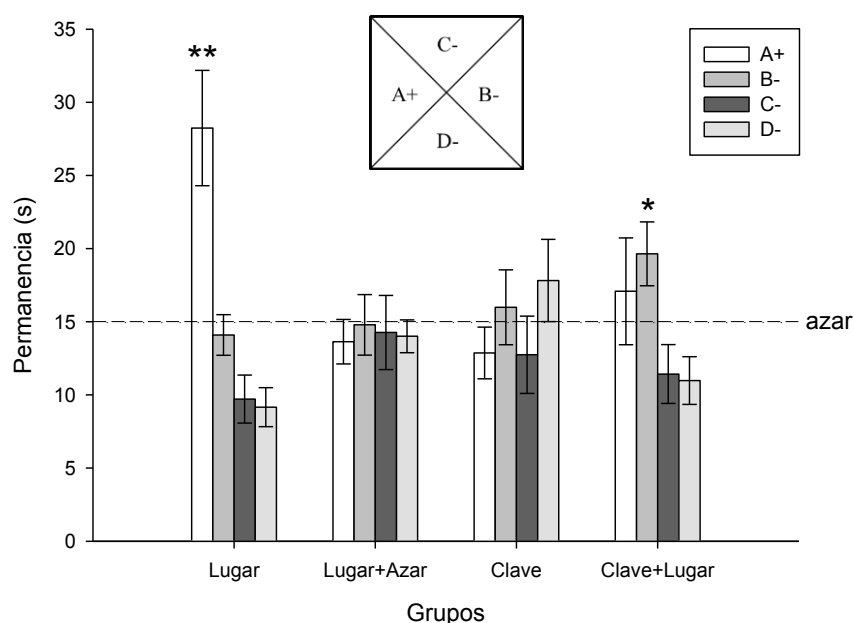


Figura 10. Permanencia en cada cuadrante durante la fase de Prueba. BE =

EEM. ** = $p < .01$. * = $p < .05$.

En la Figura 11 se aprecia la probabilidad media de elegir inicialmente cada uno de los cuadrantes del laberinto. Una prueba t de una cola para un grupo reveló que solo el grupo Lugar eligió por encima del nivel del azar (.25) el cuadrante A+, $t(11) = 3.83$, $p < .01$, $d = 2.30$. Para el mismo grupo, un ANOVA unifactorial reveló que la elección a dicho cuadrante difirió respecto a los restantes, $F(3, 44) = 14.66$, $\eta_p^2 = .50$ (DHS, $p < .01$).

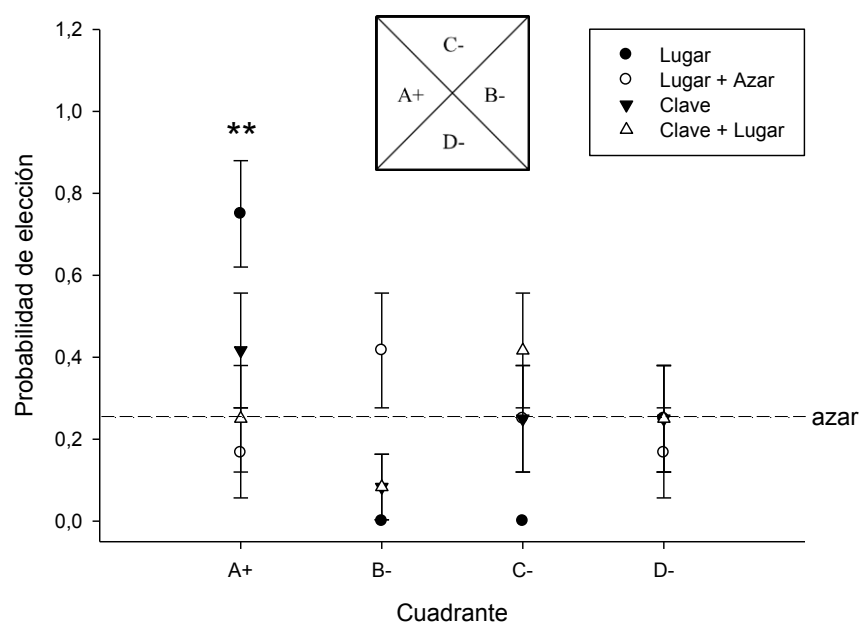


Figura 11. Probabilidad de elegir inicialmente algún cuadrante durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Finalmente, en la Figura 12 se muestra el recorrido registrado por un participante representativo de cada grupo durante el primer y último ensayo del entrenamiento, así como durante la prueba. En ésta se aprecia que en los grupos Lugar y Lugar + Azar el recorrido pasó de ser aleatorio en el primer ensayo del entrenamiento a tener una mayor dirección en el último de ellos. Esta direccionalidad estuvo presente desde el comienzo y en el ensayo

final para los grupos Clave y Clave + Lugar. Sin embargo, durante la prueba sólo el grupo Lugar mostró sentido de dirección en su recorrido.

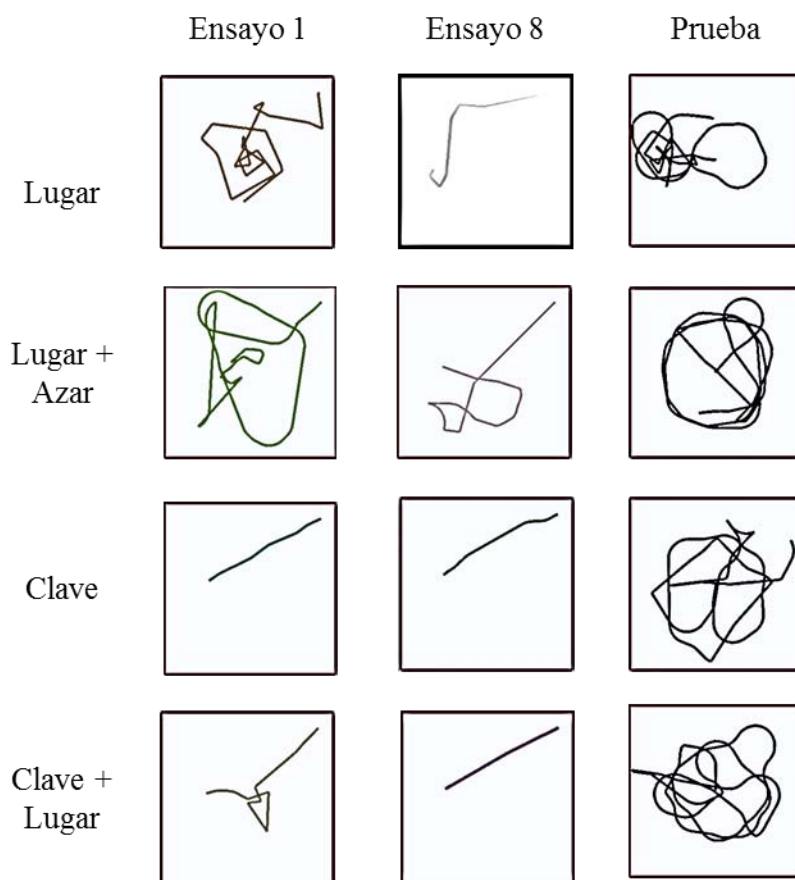


Figura 12. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1, 8 y de prueba.

Discusión

Los datos obtenidos para el grupo Lugar muestran que durante el entrenamiento ocurrió una reducción en la latencia para localizar la plataforma, así como un aumento en la probabilidad para elegir inicialmente el cuadrante que en el laberinto de agua la contenía

(i.e., cuadrante A+). Adicionalmente, durante la prueba este grupo presentó una preferencia por el cuadrante A+, así como su sistemática elección inicial. Estos datos son consistentes con los criterios que se han considerado indicadores de aprendizaje espacial en el laberinto de agua (Jacobs et al., 1997; Morris, 1981; Whishaw & Tomie, 1997). Son también semejantes a los obtenidos en otros estudios en conducta animal (e.g., Forcano, Santamaría, Mackintosh & Chamizo, 2009; Sansa et al., 2009; Sánchez-Moreno et al., 1999) y en conducta humana (e.g., Astur et al., 2004; Astur et al., 1998; Hamilton et al., 2002; Hamilton & Sutherland, 1999; Moffat, Hampson & Hatzipantelis, 1998; Sandstrom et al., 1998; Wilson & Alexander, 2010) que emplean el laberinto de agua real o virtual respectivamente. Por consiguiente es posible afirmar que el grupo Lugar adquirió un aprendizaje espacial en el curso de la solución de la tarea experimental. No es posible afirmar lo anterior para los grupos restantes. Si bien en todos ellos hubo una disminución en la latencia para alcanzar la plataforma oculta, la probabilidad de elegir el cuadrante A+ se mantuvo estable pero al nivel del azar (i.e., grupos Clave y Lugar +Azar) o por encima de éste (i.e., grupo Clave + Lugar). Esto último no indica la ocurrencia de una reorganización conductual que denote la adquisición de un aprendizaje espacial. Esto se ve confirmado por el hecho de que durante la prueba ninguno de tales grupos mostró preferencia por algún cuadrante o su sistemática elección inicial. El conjunto de estos datos demuestran la validez del laberinto virtual de agua desarrollado para el estudio experimental del aprendizaje espacial en humanos basado en el uso de claves distales.

Adicionalmente, este experimento es una replicación sistemática del Experimento 1 de Morris (1981) con ratas, así como de la posterior replicación parcial de Jacobs y cols. (Jacobs et al., 1997) con humanos. Los resultados aquí obtenidos son consistentes con los de estos dos estudios previos para al menos tres de los cuatro grupos incluidos en cada uno.

En todos los casos el grupo Lugar mostró la disminución en la latencia para localizar la plataforma al igual que una preferencia por el cuadrante en que ésta se ubicó. Los grupos Clave y Lugar + Azar mostraron también un comportamiento semejante en los tres estudios: la disminución en la latencia para alcanzar la meta, que además durante la prueba no se acompañó de la preferencia por algún cuadrante específico en el laberinto. Al respecto, el resultado del grupo Clave implica que el adecuado manejo de la computadora (aspecto motor), la motivación a completar la tarea (alcanzar la plataforma) y el reforzamiento entregado (retroalimentación), no son suficientes para la adquisición del aprendizaje espacial, sino son sólo condiciones necesarias a ello. Los resultados del grupo Lugar + Azar indican que los participantes fueron capaces de aprender a usar las claves distales para localizar la plataforma, aun cuando la ubicación actual de ésta no pudo ser inferida a partir de prestar atención a dichas claves. Este último resultado es consistente con otros obtenidos con ratas sanas (Morris, 1981) y con ratas con lesión hipocampal (Morris et al., 1982). Una diferencia entre los datos aquí obtenidos y los reportados por Morris (1981) y por Jacobs y cols. (Jacobs et al., 1997) corresponde al grupo Clave + Lugar, pues si bien en estos estudios para dicho grupo hubo un comportamiento semejante durante la adquisición, no ocurrió lo mismo para la prueba: mientras que las ratas y humanos mostraron una preferencia por el cuadrante reforzado, esto no ocurrió en nuestros participantes, en quienes no fue detectada preferencia alguna. Tal resultado indica un control diferencial de las claves distales presentes en el laberinto respecto a la plataforma visible.

Experimento 1b.

Con el experimento previo se aportó evidencia de que la ubicación de una meta puede ser aprendida a partir del uso de un par de claves distales cuando existe una relación espacial constante entre ellas. El objetivo de este experimento fue demostrar la adquisición del aprendizaje espacial cuando en un laberinto virtual de agua una clave proximal señaló la ubicación de una plataforma.

Método

Participantes

Semejante al Experimento 1a, salvo que nuevos participantes fueron reclutados.

Tarea experimental

Se empleó el laberinto “guía” descrito en la sección de Método General.

Diseño

Con la excepción de que en este caso la ubicación de la plataforma fue señalada por una clave (i.e., se colocó debajo de ésta), se emplearon los mismos grupos bajo condiciones semejantes que en el Experimento 1a.

Procedimiento

El empleado en el Experimento 1a, salvo que para la prueba los participantes iniciaron el ensayo con la vista orientada a 135° respecto a la clave que señalara la ubicación de la meta (grupo Lugar) o una clave equivalente de control (grupos restantes).

Resultados

Adquisición. La latencia de cada grupo para localizar la plataforma se muestra en bloques de dos ensayos en la Figura 13. La ejecución de los grupos Clave y Clave + Lugar fue más eficaz tanto al inicio como en la parte media del entrenamiento (i.e., bloques de ensayos 1-3) en comparación con los grupos Lugar y Lugar + Azar. Un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores ubicación (fija vs. móvil) y vista (visible vs. oculta) de la plataforma y bloques de ensayos (1-4), reveló un efecto principal para los factores vista, $F(1, 92) = 30.58$ ($\eta^2_p = .25$), y bloques de ensayos, $F(3, 276) = 32.24$ ($\eta^2_p = .26$), así como la interacción Vista x Bloques de ensayos, $F(3, 276) = 4.62$ ($\eta^2_p = .04$), en todos los casos con una $p < .01$. Esta interacción fue analizada por conducir dos ANOVA bifactorial. El primero fue un ANOVA 2 grupos con plataforma visible (Clave vs. Clave + Lugar) x (4) bloques de ensayos (1-4), que reveló un factor principal sólo para el factor bloques de ensayos, $F(3, 138) = 14.23$, $p < .01$, $\eta^2_p = .23$, siendo el Bloque 1 diferente del Bloque 4 (DSH, $p < .01$). El segundo ANOVA fue un 2 x (4) con los factores grupos con plataforma oculta (Lugar vs. Lugar + Azar) y bloques de ensayos (1-4), que reveló un efecto principal sólo para el último factor, $F(3, 138) = 20.09$, $p < .01$, $\eta^2_p = .30$, con diferencias entre el Bloque 1 y 4 (DSH, $p < .01$).

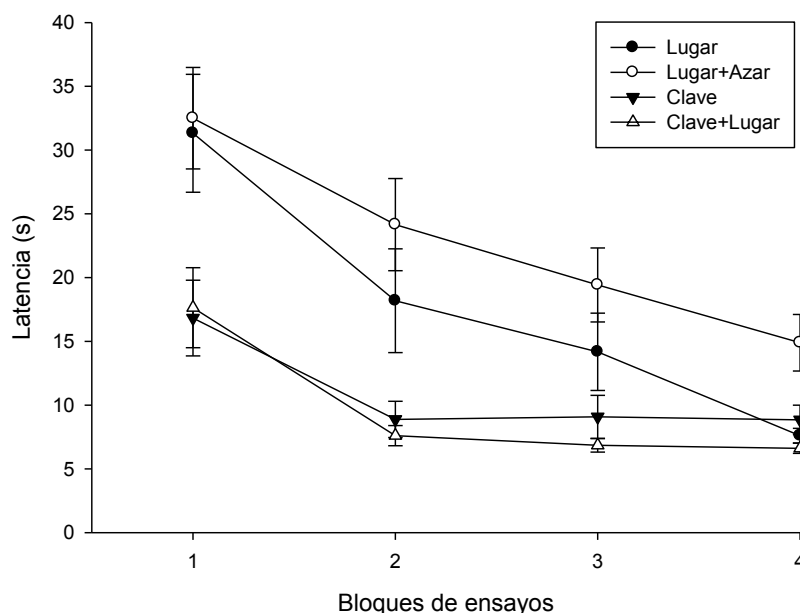


Figura 13. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición. BE = EEM.

La probabilidad de elegir el cuadrante A+ antes que cualquier otro durante el entrenamiento se muestra para cada grupo en la Figura 14. Un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores ubicación (fija vs. móvil) y vista (visible vs. oculta) de la plataforma y bloques de ensayos (1-4), reveló un efecto principal para los factores ubicación, $F(1, 92) = 212.35$ ($\eta^2_p = .69$), vista, $F(1, 92) = 20.37$ ($\eta^2_p = .18$), así como la interacción Ubicación x Vista, $F(1, 92) = 20.37$ ($\eta^2_p = .18$). En el análisis de esta interacción, un ANOVA 2 x (4) con los factores vista de la plataforma (visible vs. oculta) y 4 bloques de ensayos (1-4) no reveló efectos principales o interacciones ($p > .05$) cuando la plataforma fue móvil. En cambio, el mismo análisis reveló un efecto principal ($p < .01$) para los factores vista, $F(1, 46) = 36.73$ ($\eta^2_p = .44$), y bloques de ensayos, $F(3, 46) = 8.06$ ($\eta^2_p = .14$), así como su interacción, Vista x Bloques de ensayos, $F(3, 46) = 8.06$ ($\eta^2_p = .14$). Un ANOVA unifactorial conducido

sobre los bloques de ensayos del grupo Lugar reveló diferencias, $F(3, 69) = 8.06, p < .01$, $\eta^2_p = .26$, entre el primero y el último (DHS, $p < .01$). Finalmente, pruebas t de una cola para un grupo revelaron que la probabilidad media de elegir inicialmente el cuadrante A+ no rebasó el nivel del azar (.25) en el grupo Lugar durante el primer bloque de ensayos, pero sí lo hizo en el último bloque, $t(23) = 9.06, p < .01, d = 3.77$.

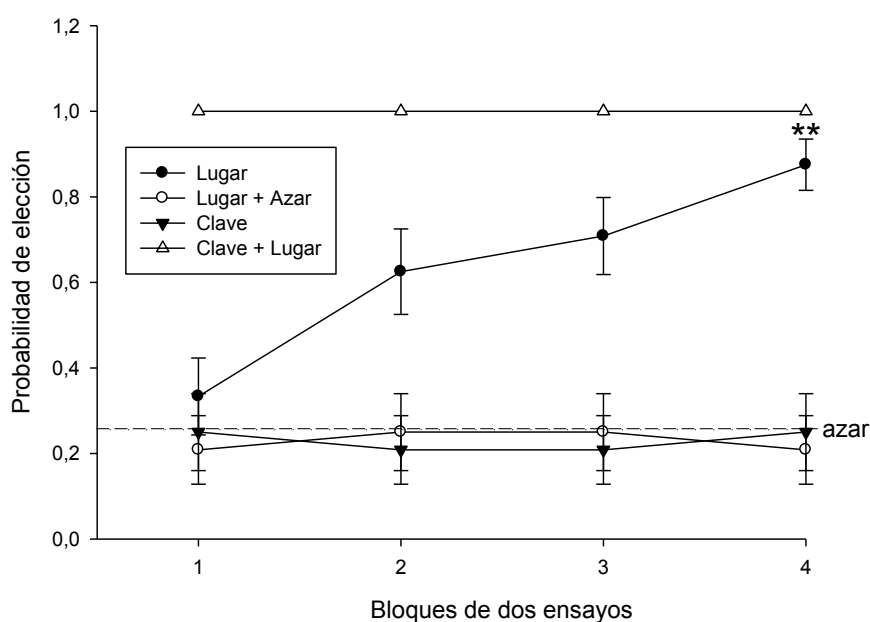


Figura 14. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ durante la fase de Adquisición. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Prueba. En la Figura 15 se muestra para cada grupo el tiempo de permanencia en cada cuadrante del laberinto. El tiempo de permanencia en el cuadrante A+ rebasó el nivel del azar (15 s) en los grupos Lugar y Clave + Lugar, $t(11) = 6.18$ ($d = 3.72$), 4.44 ($d = 2.67$), respectivamente, $p < .01$, sin diferencias entre estos grupos ($p > .05$). Un ANOVA unifactorial para cada grupo reveló que en el tiempo de permanencia en los cuadrantes

existieron diferencias ($p < .01$) sólo en el grupo Lugar: $F(3, 44) = 26.32$, $\eta^2_p = .64$, y en el grupo Clave + Lugar: $F(3, 44) = 21.38$, $\eta^2_p = .59$, en ambos casos siendo el cuadrante A+ distinto de los restantes (DHS, $p < .01$).

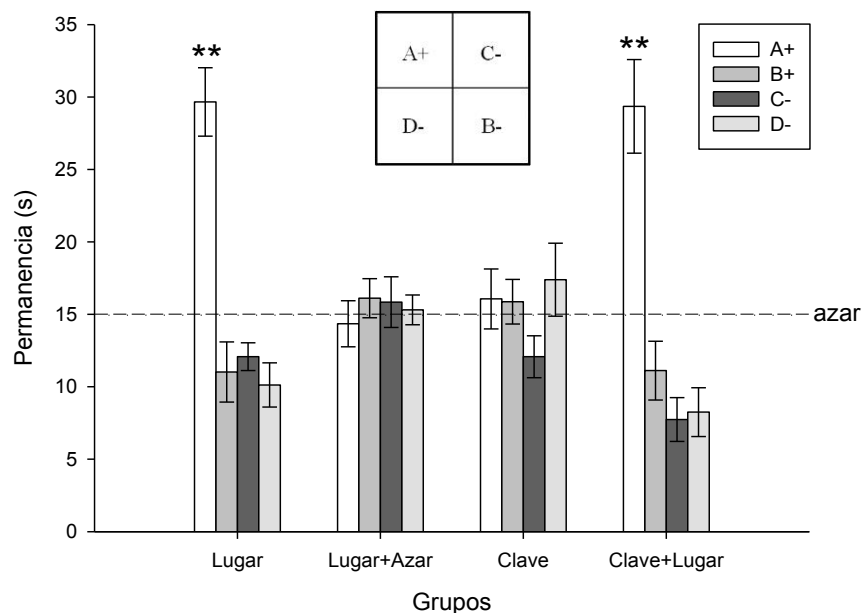


Figura 15. Permanencia en cada cuadrante durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Consistente con el resultado previo, la elección del cuadrante A+ al inicio de la prueba rebasó el nivel del azar (.25) únicamente en los grupos Lugar y Clave + Lugar, $t(11) = 5.19$ ($d = 3.12$), 3.83 ($d = 2.30$), respectivamente, $p < .01$. En ambos grupos la elección por dicho cuadrante fue mayor ($p < .01$) respecto a los cuadrantes restantes, Lugar: $F(3, 44) = 57.33$, $\eta^2_p = .79$; Clave + Lugar: $F(3, 44) = 16.81$, $\eta^2_p = .53$, (DHS $p < .01$). Esto se aprecia en la Figura 16.

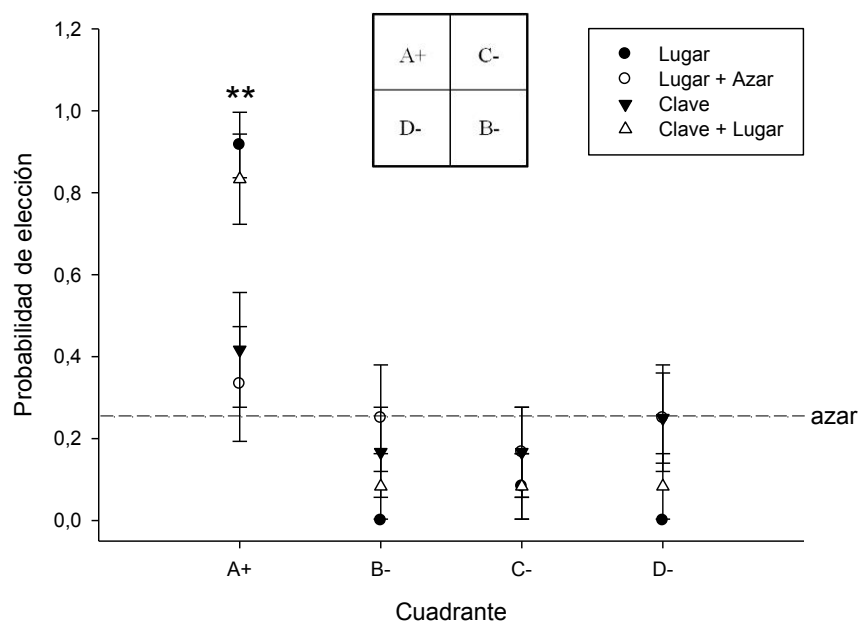


Figura 16. Probabilidad de elegir inicialmente algún cuadrante durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Finalmente, en la Figura 17 se muestra el recorrido registrado por un participante representativo de cada grupo durante el primer y último ensayo del entrenamiento, así como durante la prueba. Para los grupos Lugar y Lugar + Azar es clara la reorganización de la conducta de búsqueda del ensayo 1 al 8, siendo inicialmente más amplio el recorrido y al término corto y dirigido a un punto específico del entorno. Ocurre también una mayor semejanza entre los grupos Clave y Clave + Lugar en los ensayos antes mencionados, con recorridos cortos y dirigidos. En contraparte, durante la prueba se aprecia una similitud entre los grupos Lugar y Clave + Lugar, así como entre los grupos Lugar + Azar y Clave en la conducta de búsqueda de la meta.

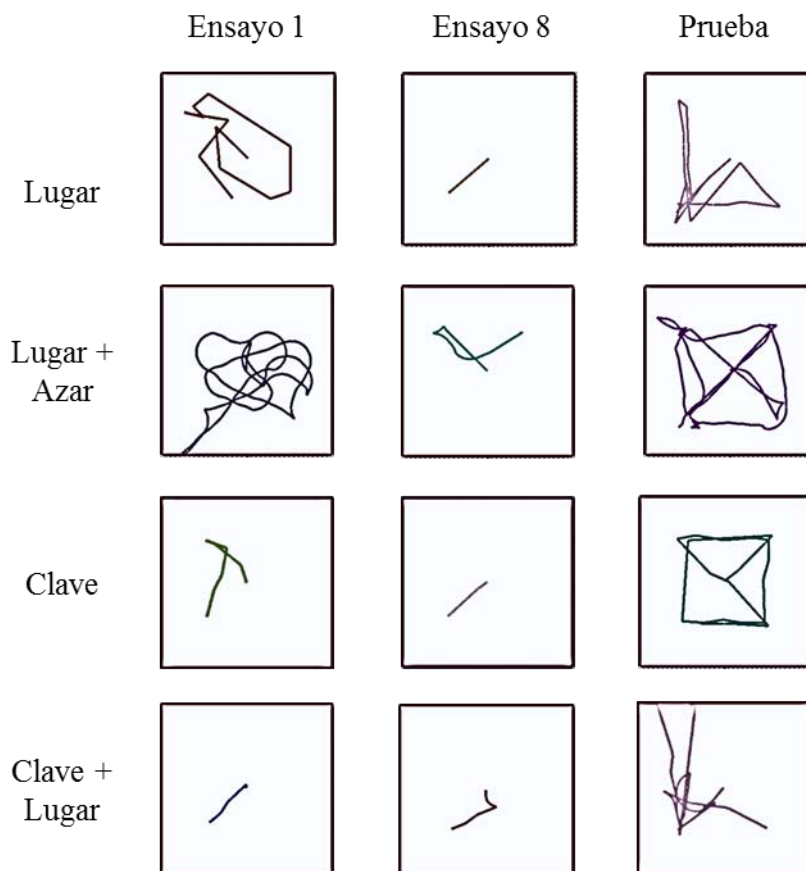


Figura 17. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1, 8 y de prueba.

Discusión

Durante la fase de Adquisición todos los grupos mostraron una disminución en la latencia para localizar la plataforma en el laberinto virtual. Sin embargo, sólo el grupo Lugar mostró un cambio sistemático en la probabilidad de elegir el cuadrante reforzado (A+). Los grupos restantes mantuvieron esta variable estable al nivel del azar (i.e., grupos Clave y Lugar +Azar) o por encima de éste (i.e., grupo Clave + Lugar). Hasta aquí los resultados son bastante semejantes a los reportados para el Experimento 1. Durante la

prueba, dicha semejanza se mantuvo aunque sólo para los grupos Lugar, Clave, y Lugar + Azar: el primero mostró una preferencia por el cuadrante A+ y su inicial elección, lo que es consistente con la adquisición de un aprendizaje espacial; lo mismo no ocurrió en los grupos Clave y Lugar + Azar, cuyo comportamiento para ambas variables fue aleatorio. Esto resulta indicativo de una ausencia de adquisición de aprendizaje espacial en ambos grupos. Sin embargo, el grupo Clave + Lugar mostró tanto una preferencia por el cuadrante reforzado como su sistemática elección inicial. Tales datos son consistentes con la adquisición de un aprendizaje espacial por este grupo, y es en este aspecto que difieren de los obtenidos para el mismo grupo pero del experimento previo.

Algunas de las consideraciones elaboradas para el Experimento 1a parecen aplicar también para este Experimento 1b, estas son: a) la tarea diseñada es válida para el estudio experimental del aprendizaje espacial en humanos, matizando aquí el uso de claves proximales más que distales; b) el adecuado aspecto motor, motivacional y de reforzamiento en los participantes no es suficiente para la adquisición del aprendizaje espacial; c) tampoco es suficiente el sólo aprender que las claves en el entorno son útiles en la búsqueda de la meta.

Experimento 2. Extinción del aprendizaje espacial

En los experimentos anteriores se demostró que cuando un par de claves (Experimento 1a) o sólo una de ellas (Experimento 1b) mantienen una relación espacial constante con una plataforma oculta, entonces los participantes son capaces de aprender su ubicación, a pesar de que nunca la hayan visto. Esto se reflejó por un sesgo en la permanencia en el cuadrante reforzado así como por entrar antes que a otro sitio al perímetro en que se localizó la plataforma. Estos resultados son consistentes con la adquisición de un aprendizaje espacial. El presente experimento fue diseñado para estudiar su extinción. Con este propósito se emplearon los dos procedimientos desarrollados por Lattal y Abel (2001), a fin de comparar sus efectos en el aprendizaje espacial en humanos y validar uno o ambos en el estudio de este efecto. En el Experimento 2a se empleó el procedimiento de extinción simple, mientras que en el Experimento 2b se utilizó el de reversión. Además, mientras en los trabajos previos (Lattal & Abel, 2001; Lattal et al., 2003) la meta había sido señalada por claves distales, en este experimento fue una clave proximal la que indicó su posición. Por una parte, esta manipulación permitió extender la generalidad del efecto de la extinción del aprendizaje espacial en ratas a humanos, y por otra verificar su ocurrencia en humanos bajo las condiciones descritas.

Predicción: tras la implementación de la fase de extinción, ya sea por extinción simple o reversión, desaparecerá la preferencia adquirida por el cuadrante reforzado durante la adquisición así como el entrar en primer lugar al perímetro en que ésta se alojó.

Experimento 2a

El objetivo de este experimento fue demostrar la extinción del aprendizaje espacial cuando en un laberinto virtual de agua, tras la adquisición inicial, la plataforma oculta es retirada (i.e., extinción simple).

Método

Participantes

Colaboraron 24 participantes con las características descritas en la sección de Método general, con los cuales se conformaron dos grupos ($n = 12$).

Tarea experimental

Se empleó el laberinto “guía” descrito en la sección de Método General.

Diseño

Dos grupos de participantes fueron entrenados en el laberinto virtual de agua para localizar una plataforma oculta cuya ubicación fue señalada por una clave proximal. Posteriormente, uno de ellos (i.e., grupo Ext) fue expuesto a una fase de extinción simple en la cual la plataforma fue retirada, mientras que el otro (i.e., grupo Con) se expuso a un tiempo de espera equivalente a la duración de la extinción. Entonces se realizó una prueba.

Procedimiento

El descrito en la sección de Método general, para las fases de *Práctica*, *Pre-entrenamiento*, *Adquisición*, *Extinción* y *Prueba*, en el grupo Ext. Para el caso del grupo

Con, la extinción fue omitida y en su lugar los participantes debieron esperar un lapso equivalente (i.e., 8 min) antes de la prueba. En esta última, el punto de partida fue el mismo que en el Experimento 1b.

Resultados

Adquisición. La latencia requerida por ambos grupos para localizar la plataforma oculta en el laberinto se aprecia en la Figura 18. Esta variable disminuyó sin diferencias entre grupos a lo largo de cuatro bloques de dos ensayos cada uno. Un ANOVA 2 grupos (Ext vs. Con) x (4) bloques de ensayos (1-4) confirmaron un efecto principal para este último factor, $F(3, 138) = 41.29, p < .01, \eta_p^2 = .47$, y comparaciones múltiples *post hoc* (DHS) revelaron que el Bloque 1 difirió del 4, $p < .01$.

La probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ por los grupos Ext y Con fue analizada mediante un ANOVA 2 grupos x (4) bloques de ensayos, el cual reveló un efecto principal sólo para este último factor, $F(3, 138) = 48.44, p < .01, \eta_p^2 = .51$. Comparaciones múltiples *post hoc* (DHS) revelaron diferencias entre el Bloque 1 y 4, $p < .01$. Debido a la ausencia de diferencias entre grupos los datos fueron colapsados y se muestran en la Figura 19. La probabilidad de elegir el cuadrante A+ se mantuvo al nivel del azar (.25) al inicio del entrenamiento, pero superior a éste a su término, $t(47) = 16.53, p < .01, d = 4.82$.

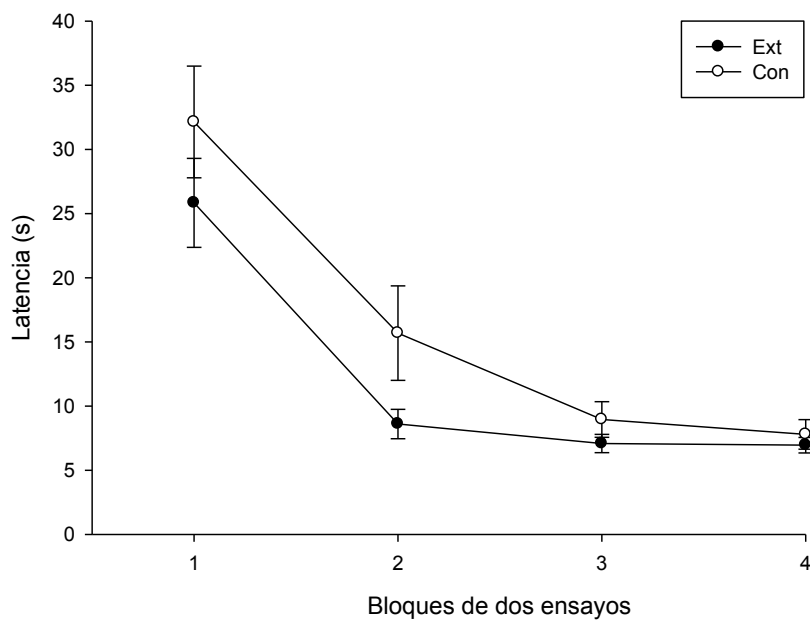


Figura 18. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición. BE = EEM.

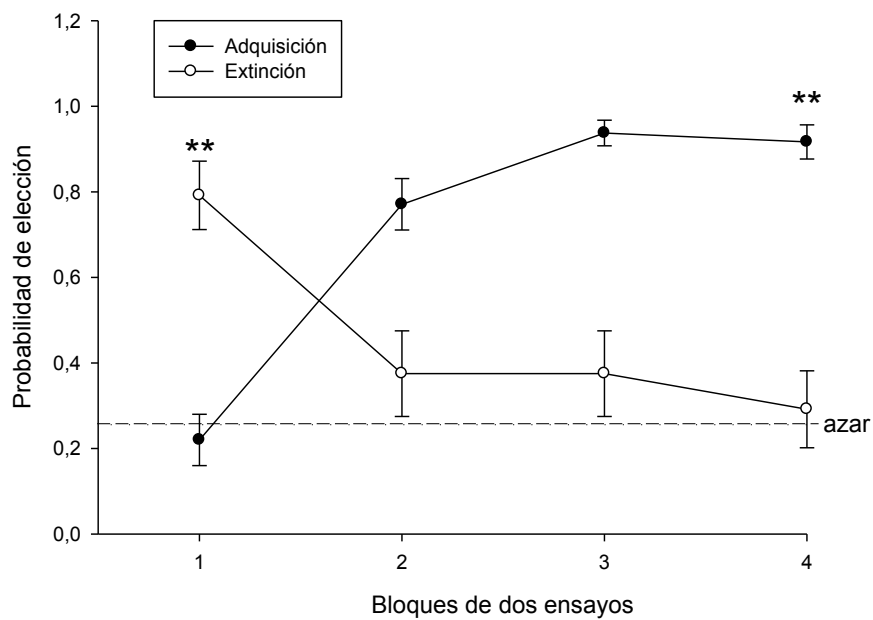


Figura 19. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ en cada fase del entrenamiento. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Extinción. Para el grupo Ext, el tiempo de permanencia en el cuadrante A+ (Figura 20) y la probabilidad su elección inicial (Figura 19) disminuyó a lo largo de la extinción. Esto fue confirmado por conducir un ANOVA unifactorial de medidas repetidas para cada caso, que reveló diferencias ($p < .01$) entre bloques de ensayos para estas variables [permanencia: $F(3, 69) = 5.62$, $\eta^2_p = .19$; probabilidad de elección: $F(3, 69) = 5.16$, $\eta^2_p = .18$], con el Bloque 1 y 4 distintos entre sí (DHS, $p < .01$). Una prueba t de una cola para un grupo reveló que tanto la permanencia en, $t(23) = 6.67$ ($d = 2.78$), como la elección a, $t(23) = 6.39$ ($d = 2.66$), este cuadrante rebasó el nivel del azar (15 s y .25 respectivamente) durante el primer bloque de ensayos. Lo mismo ocurrió durante el último bloque de ensayos para la permanencia en dicho cuadrante, $t(23) = 2.72$, $p < .01$ ($d = 1.13$), pero no para la probabilidad de elección la cual alcanzó el nivel del azar.

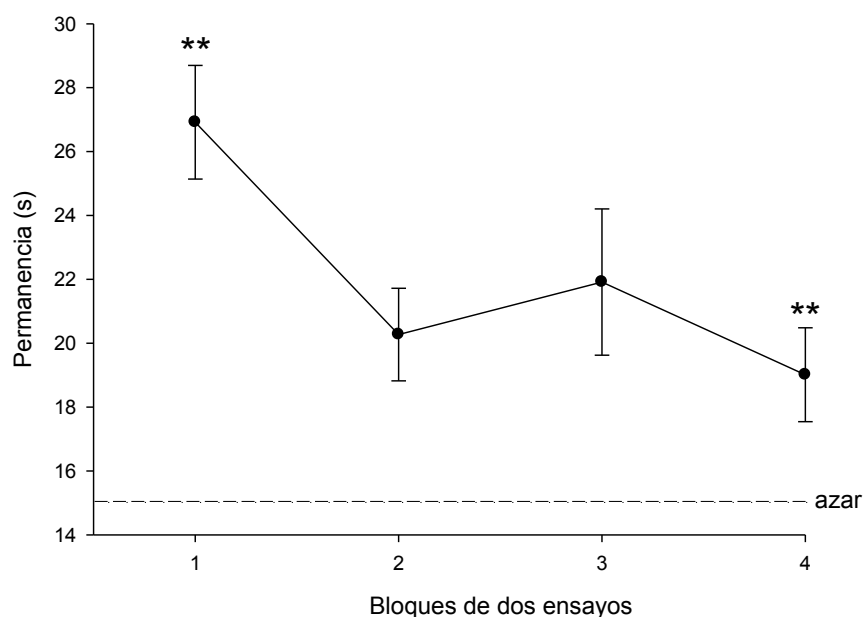


Figura 20. Permanencia en el cuadrante A+ durante la extinción. BE = EEM.

Prueba. Para los grupos Ext y Con el tiempo de permanencia en el cuadrante A+ se muestra en la Figura 21, el cual no mostró diferencias entre grupos ($p > .05$). Una prueba t confirmó la diferencia con respecto al nivel del azar (15 s) en el grupo Cont, $t(11) = 2.32$, $p < .05$, $d = 1.39$, pero no en el grupo Ext para el cual, sin embargo, se detectó una tendencia casi significativa, $p = .07$.

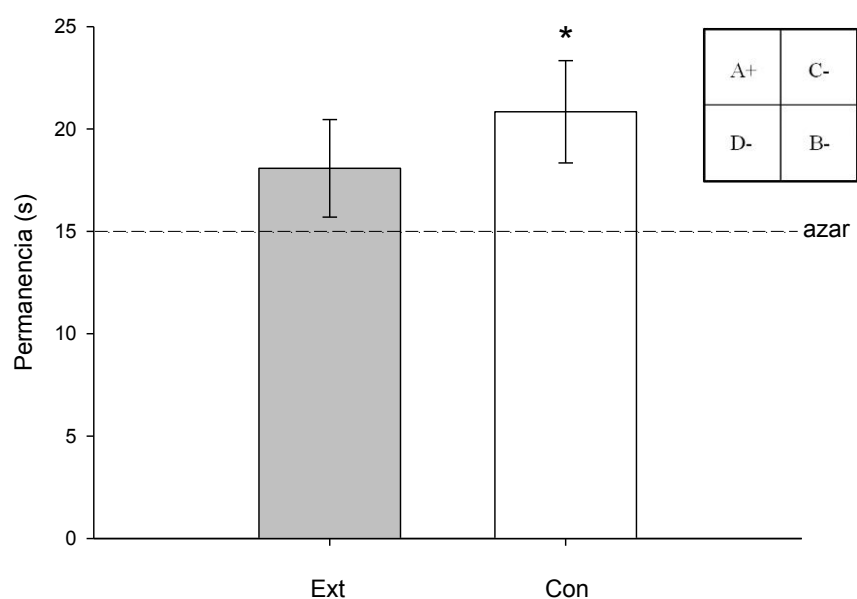


Figura 21. Permanencia en el cuadrante A+ durante la fase de prueba. BE = EEM. * = $p < .05$

La Figura 22 muestra la probabilidad media de elegir inicialmente el cuadrante A+. Sólo el grupo Con rebasó el nivel del azar (.25) en su elección a este cuadrante, $t(11) = 3.83$, $p < .01$, $d = 2.30$. Además, ambos grupos difirieron entre sí, $t(22) = 3.38$, $p < .01$, $d = 1.44$.

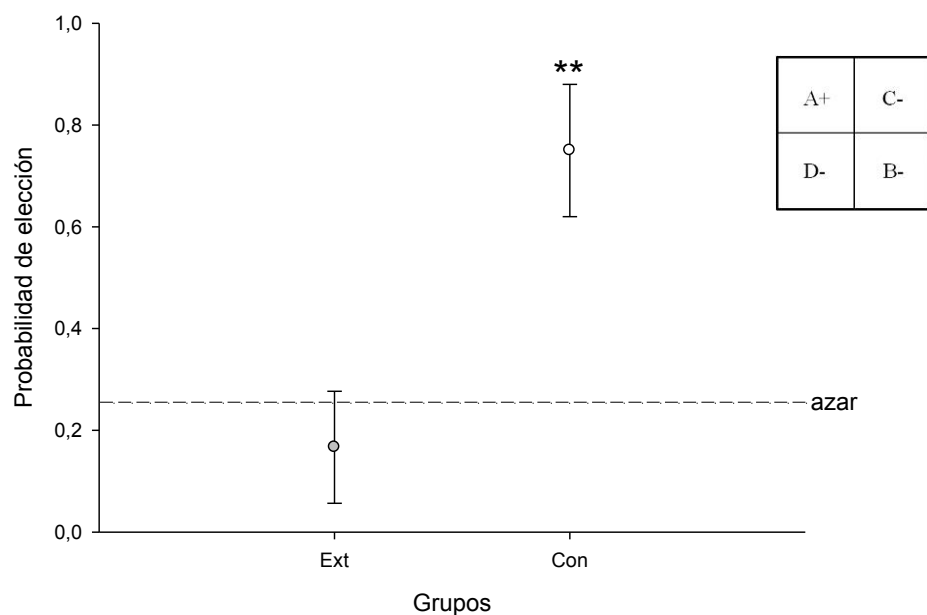


Figura 22. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Finalmente, se recolectó y analizó la longitud media del recorrido en unidades virtuales hecho por cada grupo durante la prueba, el cual no mostró diferencias entre grupos ($p > .05$). Las medias (con las desviaciones estándar entre paréntesis) fueron: grupo Ext 89.38 (29.41) y grupo Con 87.10 (35.11) unidades virtuales. Dicho recorrido, junto a los presentados durante el ensayo 1 y 8 se aprecian en la Figura 23.

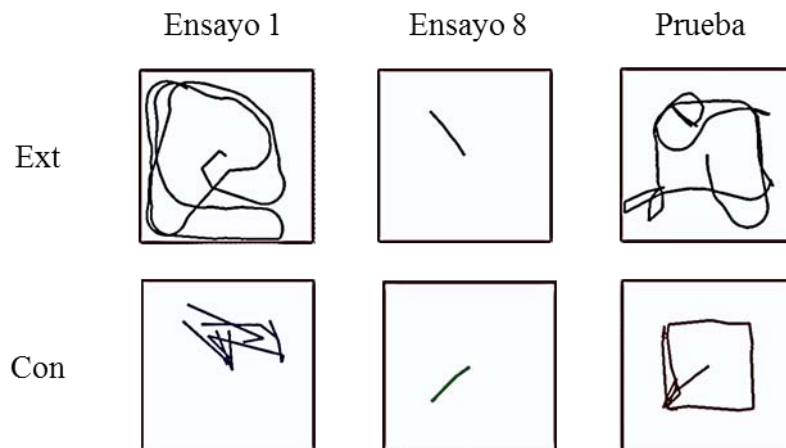


Figura 23. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1, 8 y de prueba.

Discusión

Los datos obtenidos durante la fase de Adquisición en los grupos Ext y Con son consistentes con los del grupo Lugar del Experimento 1b: en todos ocurrió una reducción en la latencia para localizar la meta sobre el curso de los ensayos y un aumento en la probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+. Por tanto, es posible inferir que los grupos Ext y Con de este Experimento 2a terminaron el entrenamiento habiendo adquirido un aprendizaje espacial acerca de la ubicación de la plataforma oculta en el laberinto virtual de agua a partir del uso de claves proximales.

Durante la fase de Extinción, el grupo Ext disminuyó en forma significativa su permanencia en el cuadrante A+ lo que es indicativo de una extinción del aprendizaje espacial. Sin embargo, aún en el último bloque de ensayos de esta fase el tiempo transcurrido en dicho cuadrante rebasó el nivel del azar. Tal resultados puede sugerir que si bien los ensayos no reforzados suprimieron la preferencia por este cuadrante, ello fue sólo

en forma parcial más que total. A la fecha no hay datos disponibles de extinción del aprendizaje espacial obtenidos con humanos contra los cuales comparar los nuestros. No obstante, existen algunos otros provenientes de estudios con roedores (Forcano et al., 2009, Experimento 2; Lattal & Abel, 2001; Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003, 2008). A partir de ellos es posible decir que tanto en humanos como en roedores el retirar la plataforma como una manipulación post-adquisición tiene como efecto la pérdida gradual de la preferencia por el cuadrante reforzado. A pesar de lo anterior, hay un punto importante a considerar: empleando roedores, en tres estudios distintos (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003, 2008) se ha reportado que el mismo número de ensayos de adquisición y de extinción tuvieron como resultado que la permanencia de los animales en el cuadrante reforzado alcanzara el nivel del azar [el estudio de Forcano et al. (2009) no ofrece datos al respecto]. Esto a pesar de que en uno de ellos se reportó una resistencia a la extinción durante la parte inicial e intermedia de esta fase (Lattal et al., 2003). Para el caso de los datos de nuestro estudio debe considerarse que bajo condiciones semejantes, al término del último bloque de ensayos de extinción los participantes no habían alcanzado aún el nivel del azar en esta variable. También durante la fase de Extinción, la probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ disminuyó, pero en este caso sí lo hizo hasta alcanzar el nivel del azar. Este resultado puede sugerir que dicha variable es más sensible a los efectos de la extinción en comparación a la variable que mide preferencia por el cuadrante reforzado, la cual pudo haber presentado un efecto de resistencia a la extinción. A favor de esta interpretación se tiene el hecho de que incluso durante la prueba, la permanencia en el cuadrante A+ rebasó el nivel del azar en el grupo Ext. Esto mismo no ocurrió para la probabilidad de elegir el cuadrante originalmente reforzado. Previamente se había demostrado que el tiempo de permanencia en el cuadrante reforzado era una medida poco sensible para revelar el

aprendizaje espacial (Maei et al., 2009). Nuestros datos parecen extender dicho descubrimiento al hecho de que esta misma variable tampoco es suficientemente sensible para revelar la extinción del aprendizaje espacial. El comportamiento del grupo Con durante la prueba reveló una permanencia en el cuadrante A+ superior a lo esperado por azar, mismo que ocurrió con la elección inicial de este cuadrante. Tales datos indican que un periodo de retención de 8 minutos no ocasionó la pérdida u olvido espontáneo (cf., Sara, 2000) de la información espacial. Nuevamente, no hay datos obtenidos con humanos contra los cuales contrastar el efecto de este periodo de retención en la recuperación del aprendizaje espacial. Esto es debido a que el grueso de estudios realizados con humanos en el laberinto virtual de agua se conduce en una sola sesión, con una prueba realizada inmediatamente al término del entrenamiento (e.g., Astur et al., 2004; Astur et al., 1998; Hamilton et al., 2002; Hamilton & Sutherland, 1999; Moffat et al., 1998; Sandstrom et al., 1998; Wilson & Alexander, 2010). Si bien esta forma de actuar tiene efectos prácticos, se acompaña de la desventaja de no permitir identificar el curso de la memoria espacial en su establecimiento como memoria a largo plazo (cf., Izquierdo et al., 1999; Vorhees & Williams, 2006) e incluso como memoria remota (Moscovitch et al., 2006). En contraparte, para estudios con roedores se han empleado periodos de retención entre el fin del entrenamiento y la ejecución de una prueba que van de 30 min (Frick et al., 2000), 2 y 4 (Healy & Drugan, 1996), 24 (Bavaresco et al., 2005), y hasta 48 h (Angelucci, Cesário, Hiroi Rosalen & Da Cunha, 2002) luego de los cuales los animales aún retienen la información espacial adquirida durante el entrenamiento (i.e., permanecen un lapso por encima del azar en el cuadrante reforzado). Así, los datos más cercanos a los del grupo Con en nuestro estudio son aquellos obtenidos con ratas probadas 30 min luego del entrenamiento (Frick et al., 2000). En ambos casos existió una retención de la información

espacial, sin embargo hay que considerar que para nuestro estudio se emplearon claves proximales y no distales como en el caso del trabajo antes citado.

Hay dos últimos puntos a mencionar. El primero es que durante la prueba no se detectaron diferencias entre grupos en la permanencia del cuadrante A+, aunque sí las hubo y muy claras en la probabilidad de elección inicial de dicho cuadrante. Esto parece reafirmar la idea de que la preferencia por un cuadrante no es un buen indicador de extinción del aprendizaje espacial. El segundo punto es que un análisis de la longitud de recorrido durante el ensayo de prueba no reveló diferencias entre grupos. Esto es importante porque sugiere que la extinción del aprendizaje espacial en humanos no ocasiona la inmovilidad de los participantes tal como se ha demostrado en ratas (e.g., Schulz et al., 2007; Schulz et al., 2007; Schulz et al., 2004). No obstante, este dato requiere ser confirmado por otros estudios, así como detectar sus posibles causas.

Experimento 2b

El experimento previo confirma la extinción del aprendizaje espacial utilizando un procedimiento de extinción simple. El objetivo de este experimento fue demostrar la extinción del aprendizaje espacial cuando en un laberinto virtual de agua, tras la adquisición inicial, la plataforma oculta fue colocada en un sitio distinto al originalmente entrenado (i.e., reversión).

Método

Participantes

Colaboraron 36 participantes con las características descritas en la sección de Método general, con los cuales se conformaron tres grupos ($n = 12$).

Tarea experimental

Idéntico al Experimento 2a.

Diseño

Tres grupos de participantes fueron entrenados en el laberinto virtual de agua para localizar una plataforma oculta cuya ubicación fue señalada por una clave proximal. Tras una primera adquisición, el grupo Rev fue expuesto a una fase de Reversión en la que la meta fue movida al cuadrante opuesto en relación al que la alojó durante la primera parte del entrenamiento, y bajo una clave distinta. Hubo dos grupos de control. El grupo Con E fue expuesto a dos fases consecutivas de Adquisición; el grupo Con TE, tras la adquisición inicial debió esperar un tiempo (i.e., la media del tiempo que tardó el grupo Rev en resolver la fase de reversión) antes de continuar con el experimento. Finalmente, todos los grupos fueron expuestos a una prueba.

Sobre los grupos control, el Con E permitió controlar el cambio en la ubicación de la plataforma en el grupo Rev, mientras que el Con TE controló la diferencia entre el número de ensayos de Adquisición para los grupos antes mencionados (i.e., 8 vs. 16) y el tiempo transcurrido desde el último reforzamiento de la ubicación original de la plataforma antes de la prueba en el grupo Rev.

Procedimiento

El descrito en la sección de Método general. Todos los grupos fueron expuestos a las fases de *Práctica*, *Pre-entrenamiento*, *Adquisición* y *Prueba*, pero antes de esta última, en el grupo Rev se presentó una fase de *Reversión*, en el grupo Con E se repitió la de *Adquisición*, y el grupo Con TE debió esperar un lapso de 10.49 s. El punto de partida en la prueba fue el mismo que en el Experimento 1b.

Resultados

Latencia. La Figura 24 (curva de la izquierda) muestra que la latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición disminuyó gradualmente y sin diferencias entre grupos, lo cual fue confirmado por conducir un ANOVA 3 x (4) con los factores grupos (Rev vs. Con R vs. Con TE) y bloques de ensayos (1-4), siendo significativo sólo este último factor, $F(3, 207) = 47.06, p < .01, \eta^2_p = .40$, y existiendo diferencias entre el Bloque 1 y el 4 (DHS, $p < .01$).

La latencia para localizar la plataforma durante la fase de Reversión por los grupos Rev y Con R se aprecia en la curva de la derecha de la Figura 24, existiendo una diferencia entre ellos sólo en el primer bloque de ensayos. Un ANOVA 2 grupos (Ext vs. Con E) x (4) bloques de ensayos (1-4) confirmó lo anterior, pues se detectó un efecto significativo para el factor bloques de ensayos, $F(3, 138) = 7.89, p < .01, \eta^2_p = .14$, y la interacción Bloques de ensayos x Grupo, $F(3, 138) = 9.70, p < .01, \eta^2_p = .17$. En el análisis de esta interacción, un ANOVA unifactorial reveló diferencias entre grupos en el Bloque 1, $F(1, 46) = 19.10, p < .01, \eta^2_p = .29$, pero no en el Bloque 4 ($p > .05$).

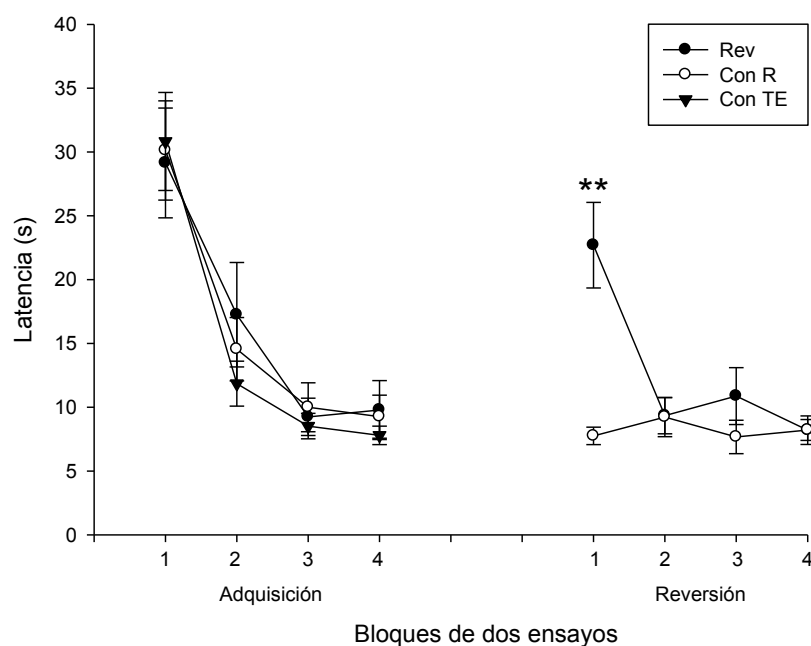


Figura 24. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición y de Reversión. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Probabilidad de elección en entrenamiento. La probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ durante la fase de Adquisición no difirió entre los tres grupos. Esto fue confirmado por conducir un ANOVA 3 grupos (Rev vs. Con R vs. Con TE) x (4) bloques de ensayos (1-4), que mostró un efecto principal sólo para este último factor, $F(3, 207) = 32.92$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .32$. Comparaciones múltiples *post hoc* (DHS) revelaron diferencias entre el Bloque de ensayos 1 y el 4 ($p < .01$). Por la ausencia de diferencias entre grupos los datos obtenidos se colapsaron y son presentados en la curva izquierda de la Figura 25. Una prueba t de una cola para un grupo no reveló diferencias respecto al nivel del azar (.25) en esta variable durante el Bloque 1 de ensayos ($p > .05$), pero sí durante el Bloque 4, $t(71) = 13.98$, $p < .01$, $d = 3.31$. La parte derecha de la Figura 25 ilustra para el grupo Con R la

probabilidad de elegir el cuadrante A+ durante la fase de Reversión. No se detectaron diferencias entre bloques de ensayos ($p > .05$), pero el Bloque 1, $t(23) = 11.56, p < .01, d = 4.82$, y el Bloque 4, $t(23) = 7.50, p < .01, d = 3.12$, rebasaron el nivel del azar (.25). En dicha figura también se muestra para el grupo Rev, la probabilidad de elegir el cuadrante A+ y B+. Un ANOVA 2 cuadrantes (A+ vs. B+) x (4) bloques de ensayos (1-4) reveló un efecto principal para el factor cuadrante, $F(1, 46) = 39.12, p < .01, \eta^2_p = .46$, así como para la interacción Bloques x Cuadrante, $F(3, 138) = 18.85, p < .01, \eta^2_p = .29$. En el análisis de esta interacción, un ANOVA unifactorial de medidas repetidas confirmó la disminución en la probabilidad de elegir A+ en el curso de los bloques de ensayos, $F(3, 69) = 8.29, p < .01, \eta^2_p = .26$, mientras que la elección del cuadrante B+ aumentó, $F(3, 69) = 11.61, p < .01, \eta^2_p = .33$. En ambos casos el Bloque 1 fue diferente del Bloque 4 (DHS, $p < .01$). Adicionalmente, mientras que en el primer bloque de ensayos de esta fase se eligió el cuadrante A+ por encima del nivel del azar (.25), $t(23) = 2, p = .05, d = 0.83$, para el último bloque su elección quedó por debajo de lo esperado por azar, $t(23) = 2.89, p < .01, d = 1.20$. Lo contrario ocurrió para el cuadrante B+, el cual se eligió por encima del valor esperado por azar durante el bloque 4 de ensayos, $t(23) = 7.50, p < .01, d = 3.12$.

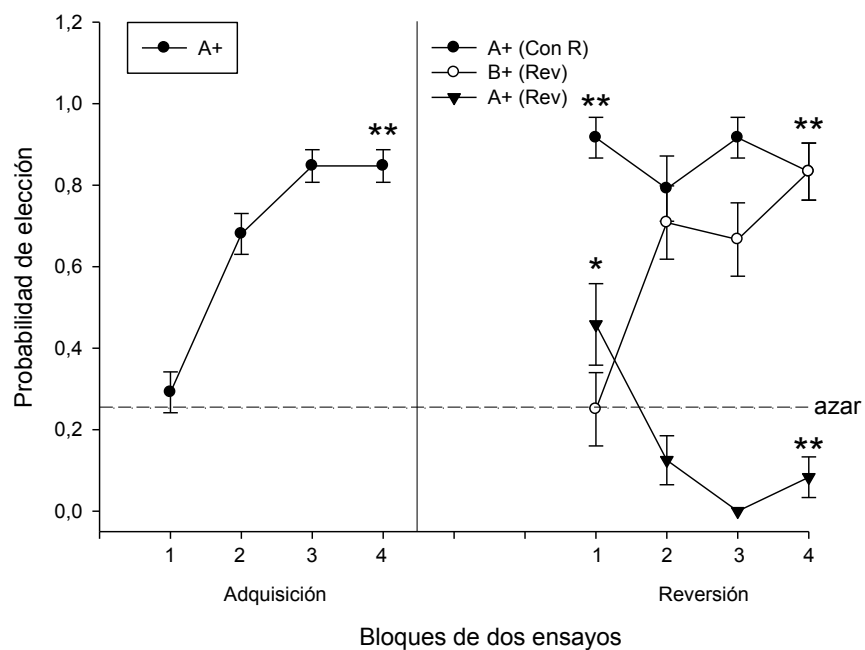


Figura 25. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ y B+ en cada fase del entrenamiento. En la sección de la izquierda se indica entre paréntesis el grupo representado. BE = EEM. * = $p = .05$. ** = $p < .01$.

Permanencia en cuadrante A+ durante fase de Reversión. Durante la fase de Reversión, la permanencia en el cuadrante A+ disminuyó de manera considerable en el grupo Rev (Figura 26), estando por debajo del nivel del azar desde el primer bloque de ensayos, $t(23) = 1.79$, $p < .05$ ($d = .74$), hasta el último, $t(23) = 4.33$, $p < .01$ ($d = 1.80$). Un ANOVA de medidas repetidas confirmó la diferencia en la permanencia entre bloques de ensayos, $F(3, 69) = 11.77$, $p < .01$, $\eta^2_p = .33$, Bloque 1 diferente del Bloque 4 (DHS, $p < .01$).

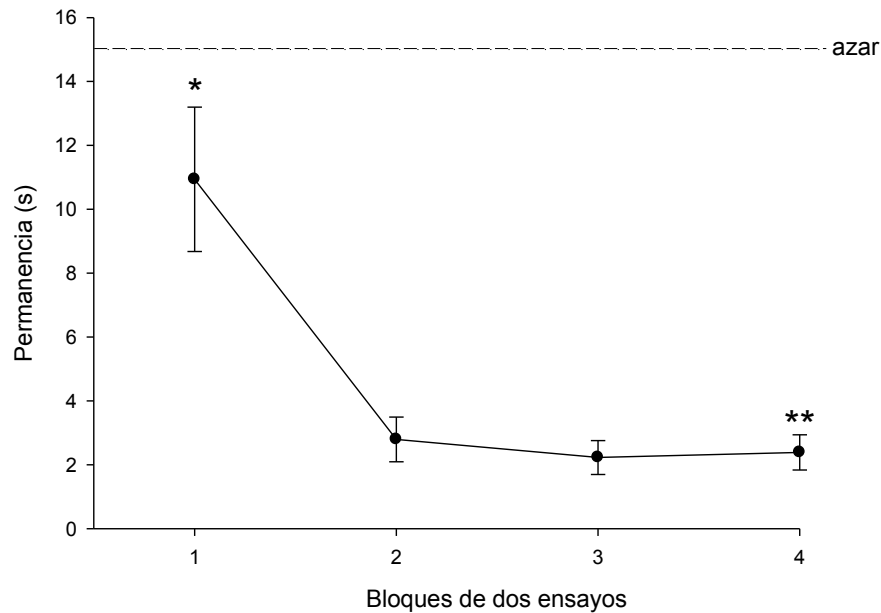


Figura 26. Permanencia en el cuadrante A+ durante la fase de Reversión. BE = EEM. * = $p \leq .05$. ** = $p < .01$.

Prueba. La permanencia de cada grupo en el cuadrante A+ se muestra en la Figura 27, y puede verse que el grupo Rev se mantiene al nivel del azar (15 s) en comparación con los grupos restantes quienes lo rebasan [Con R: $t(11) = 3.58$ ($d = 2.15$), Con TE: $t(11) = 4.19$ ($d = 2.5$), $p < .01$ para ambos]. Un ANOVA unifactorial reveló que el valor para esta variable en el grupo Rev fue distinto respecto al de los otros grupos, $F(2, 33) = 8.31$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .33$, DHS $p < .01$.

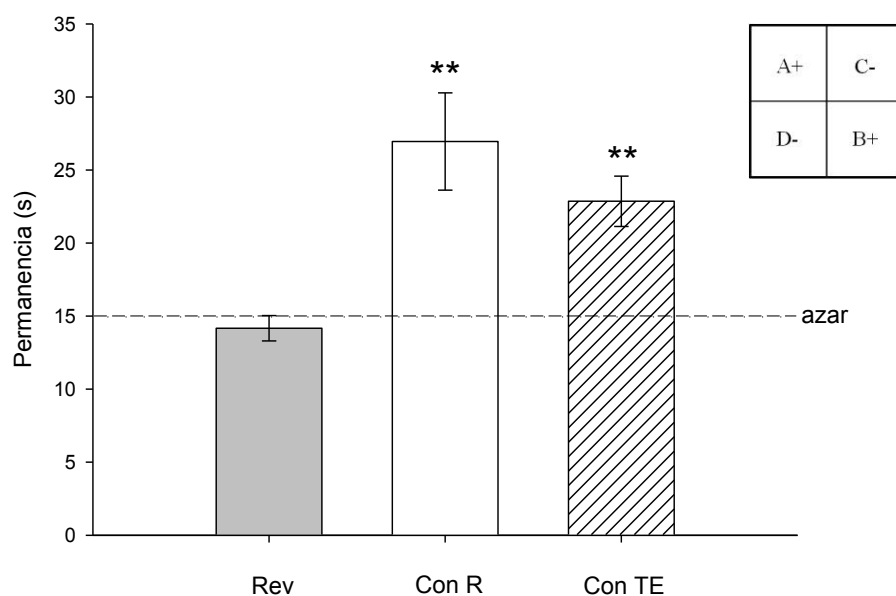


Figura 27. Permanencia durante la fase de prueba en el cuadrante A+. BE = EEM. ** = $p < .01$.

La Figura 28 muestra la probabilidad media con que se eligió el cuadrante A+. Esta variable rebasó el nivel del azar (.25) en los grupos Con R, $t(11) = 8$, $p < .01$, $d = 4.82$, y Con TE, pero no en el grupo Rev en el cual se encuentra por debajo de dicho nivel, $t(11) = 2$, $p < .05$ ($d = 1.20$). Adicionalmente, la probabilidad media de elegir el cuadrante A+ en este último grupo fue menor en comparación a la de los grupos restantes, $F(2, 33) = 55.5$, $p < .01$, $\eta^2_p = .33$, DSH $p < .01$.

Finalmente, la Figura 29 muestra el recorrido registrado por un participante de cada grupo durante el ensayo inicial y final de cada fase, así como de la prueba.

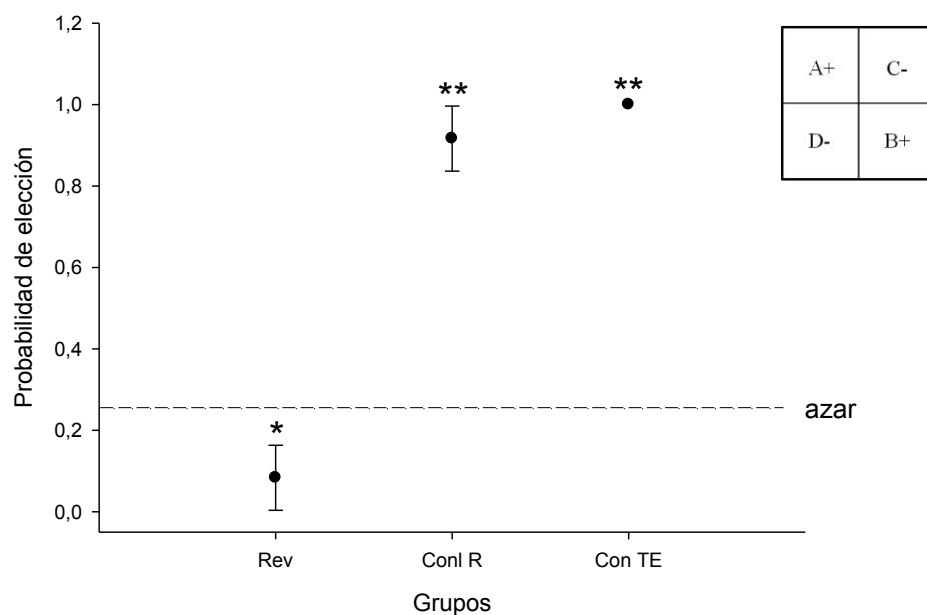


Figura 28. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ durante la fase de Prueba. BE = EEM. * = $p < .05$. ** = $p < .01$.

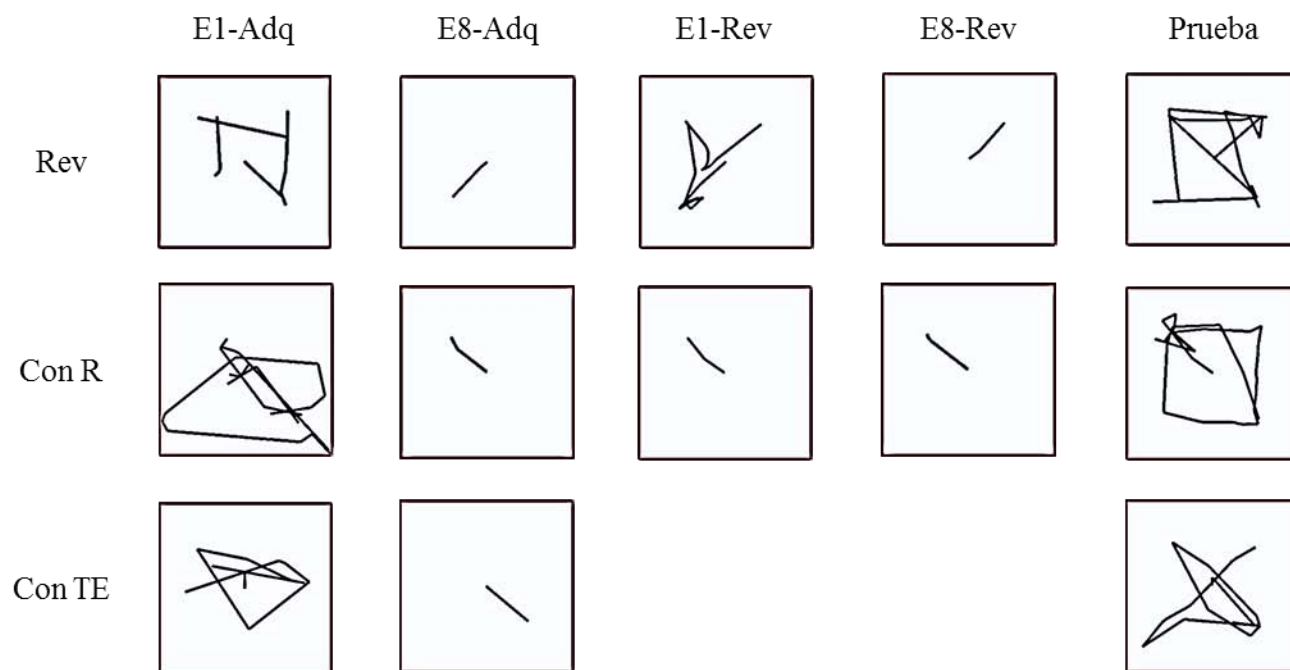


Figura 29. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1 y 8 de cada fase, y de prueba. Adq = adquisición. Rev = Reversión.

Discusión

Los resultados para la fase de Adquisición no hacen sino confirmar la utilidad de la tarea diseñada para el establecimiento del aprendizaje espacial: en los tres grupos hubo una disminución sistemática para localizar la plataforma, la cual se acompañó de un aumento en la probabilidad de elegir el cuadrante A+ antes que otro (ver Experimento 1b y 2a). La mínima latencia para alcanzar la meta y la alta probabilidad de elegir el cuadrante en que ésta se ubicaba se mantuvo durante los 4 bloques de ensayos posteriores a la Adquisición para el grupo Con TE. Para la fase de Reversión, el grupo Rev mostró un incremento en la latencia para localizar la plataforma durante el primer bloque de ensayos. Esto esperable desde que la ubicación de la meta cambió de sitio en el laberinto, por tanto el participante no pudo localizarla en el sitio en que esperaba hacerlo y tuvo que ejecutar nuevamente una conducta de búsqueda. No obstante, en los bloques de ensayos restantes se alcanzó un nivel asintótico con una latencia reducida para localizar la meta. Este resultado es consistente con los obtenidos con roedores entrenados en el laberinto de agua para localizar la plataforma oculta pero a partir del uso de claves distales (Lattal & Abel, 2001; Lattal et al., 2003; Lattal et al., 2004), e indica la adquisición de un segundo aprendizaje espacial. Esto último se confirma por el hecho de que a lo largo de los bloques de ensayos de la fase de Reversión, la probabilidad de elegir el cuadrante B+ pasó de estar al nivel del azar (Bloque 1) hasta alcanzar un valor muy cercano a 1 (Bloque 4). Acerca de la extinción del aprendizaje originalmente adquirido, este efecto se demostró al registrarse la menor permanencia en el cuadrante A+ y la supresión en su elección, la cual incluso alcanzó un valor por debajo del nivel del azar. Tal extinción fue confirmada por el comportamiento de este grupo durante la prueba, en la cual la permanencia en el cuadrante A+ se mantuvo al

nivel del azar y su elección inicial por debajo de éste. Por el contrario, los grupos Con R y Con TE mostraron una preferencia por el cuadrante A+ y su elección que estuvo por encima del nivel del azar y sin diferencias entre ellos.

Experimento 3. Renovación del aprendizaje espacial

El Experimento 2 ofreció una demostración con el laberinto virtual de agua acerca de que el retirar la plataforma oculta (extinción simple) o cambiar su posición (reversión) post-adquisición, produce la extinción de la preferencia por el cuadrante originalmente reforzado así como del entrar primeramente al perímetro en que se alojó la plataforma. El objetivo del presente experimento fue demostrar la renovación de estas conductas (i.e., preferencia y primera entrada) cuando, una prueba fue realizada en un contexto virtual diferente al presente durante la extinción bajo condiciones que promovieran el uso de una estrategia táctica [en términos de O'Keefe y Nadel (1978)]. De acuerdo con la teoría del mapa cognitivo, el uso de esta estrategia no permite la adquisición de información de contexto, que es una condición necesaria para que ocurra la renovación.

En estudios de renovación, una diferencia de procedimiento entre los diseñados para animales y para humanos gira en torno a la forma en que se presentan los contextos. En estudios con animales simplemente se cambia el contexto entre una fase y otra en el ambiente experimental (e.g., A: piso de lija y aroma a limón y B: piso de reja y aroma a uva), en estudios con humanos los contextos pueden ser entornos reales o virtuales. Cuando se usan contextos virtuales, no solamente son distintos entre sí, sino además típicamente son señalados a través de estímulos lingüísticos como nombres dados a cada uno (e.g., García-Gutiérrez & Rosas, 2003), o junto a los nombres, se agrega la instrucción de atender a las diferencias entre ellos (e.g., Pineño & Matute, 2000; Nelson, Sanjuan, VadilloRuiz, Pérez & León, 2011). Havermans, Keuker, Lataster y Jansen (2005) mencionaron que con un cambio explícito de contexto (i.e., instruido), los resultados son *semejantes* a un efecto de renovación en animales. Con base en estas diferencias, el presente experimento se

condujo de dos formas. En el Experimento 3a el cambio de contexto entre fases ocurrió implícitamente (i.e., sin anuncio alguno), tal y como sucede con ratas y otros animales; en cambio, en el Experimento 3b cada contexto tuvo un nombre distinto y se agregó la instrucción de atender a las diferencias entre ellos (i.e., cambio explícito).

Predicción: si en la extinción del aprendizaje espacial operan procesos de naturaleza asociativa, entonces el realizar una prueba en un contexto distinto al presente durante la fase de extinción, ocasionará la renovación de la preferencia y primera entrada a las zonas reforzadas durante la adquisición, a pesar del uso de una estrategia táctica.

Experimento 3a

El objetivo de este experimento fue demostrar la ocurrencia del efecto de renovación del aprendizaje espacial cuando en un laberinto virtual de agua, una prueba posterior a la extinción por reversión fue conducida en un contexto diferente al presente durante la fase de extinción.

Método

Participantes

Colaboraron 32 participantes con las características descritas en la sección de Método general, con los cuales se conformaron dos grupos ($n = 16$).

Tarea experimental

Se empleó el laberinto “guía” descrito en la sección de Método General.

Diseño

Dos grupos de participantes fueron entrenados en el laberinto virtual de agua para localizar una plataforma oculta cuya ubicación fue señalada por una clave proximal. El entrenamiento incluyó dos fases, durante la Adquisición la plataforma ubicada en una posición dada estuvo señalada por una clave específica; durante la Reversión, la plataforma fue colocada bajo una clave diferente en el cuadrante opuesto (i.e., posición novedosa). Posteriormente fue realizada una prueba. En la visualización del entorno se emplearon dos contextos diferentes: A, muros amarillos y plafón verde; B: muros blancos y plafón rojo. El grupo Mismo realizó la tarea en un solo contexto; en cambio, para el grupo Diferente el contexto de la extinción fue distinto respecto al presente durante la Adquisición y la Prueba (i.e., renovación ABA).

Procedimiento

Para ambos grupos, el descrito en la sección de Método general para las fases de *Práctica, Pre-entrenamiento, Adquisición, Reversión y Prueba*. En esta última, el punto de partida fue el mismo que en el Experimento 1b. En cada grupo, los contextos fueron contrabalanceados.

Resultados

Latencia. La latencia para localizar la meta durante la fase de Adquisición disminuyó sistemáticamente y sin diferencias entre grupos, demostrando la eficacia de ambos para resolver la tarea. Un ANOVA 2 grupos (Mismo vs. Diferente) x (4) bloques de ensayos (1-4) confirmó lo anterior por revelar un efecto principal solo para el último factor, $F(3, 186) = 48.95, p < .01, \eta^2_p = .44$. Comparaciones *post hoc* mostraron que el Bloque 1

fue diferente del Bloque 4 de ensayos ($p < .01$). La curva izquierda en la Figura 30 sugiere el aprendizaje espacial en los grupos entrenados. En la misma figura pero del lado derecho se muestra la ejecución de los grupos en la fase de Reversión. Aunque al inicio hay una latencia mayor para localizar la plataforma, en los bloques de ensayos posteriores se alcanzó un nivel asintótico equivalente entre grupos. El mismo ANOVA realizado para la fase previa reveló nuevamente un efecto principal solo para el factor bloques de ensayos, $F(3, 186) = 39.69, p < .01, \eta^2_p = .39$, siendo el primero diferente del último (DHS, $p < .01$).

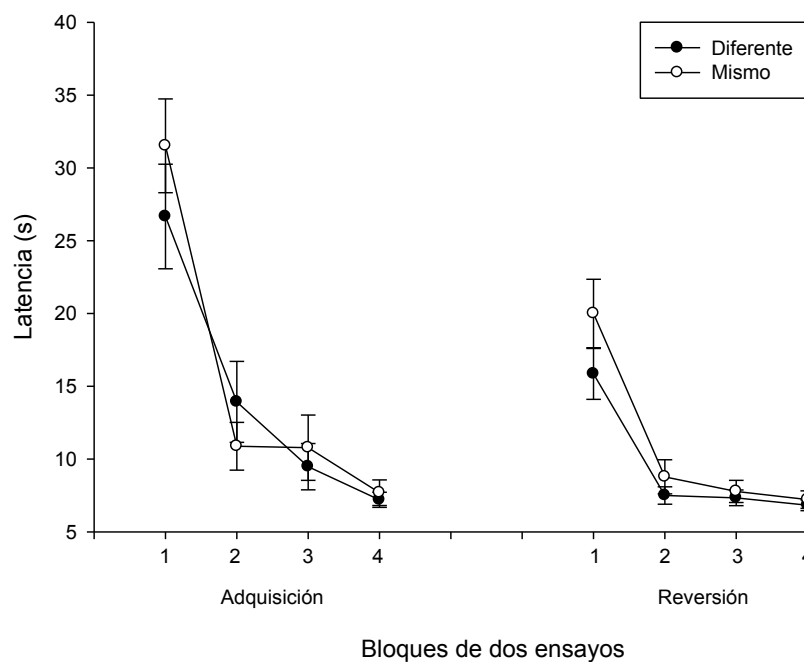


Figura 30. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición y de Reversión. BE = EEM.

Probabilidad de elección en entrenamiento. La probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ en el curso de la adquisición incrementó sin diferencias entre grupos. Esto fue confirmado por conducir un ANOVA 2 grupos (Diferente vs. Mismo) x (4) bloques de ensayos (1-4), el cual reveló un efecto principal sólo para el último factor, $F(3, 186) = 29.76, p < .01, \eta^2_p = .32$, con los Bloques 1 y 4 de ensayos diferentes entre sí (DHS, $p < .01$). Una prueba t de una cola para un grupo reveló diferencias respecto al nivel del azar (.25) en la elección del cuadrante A+ en el primer bloque de ensayos, $t(63) = 1.80, p < .05, d = 0.45$, y el último, $t(63) = 19.87, p < .01, d = 5$. Para el análisis de la elección de cuadrantes durante la fase de Reversión se condujo un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores grupo (Diferente vs. Mismo), cuadrante (A+ vs. B+), y bloques de ensayos (1-4), el cual reveló un efecto principal para el factor cuadrante, $F(1, 124) = 265.99, p < .01, \eta^2_p = .68$, y las interacciones Grupo x Cuadrante, $F(1, 124) = 4.27, p < .05, \eta^2_p = .03$, y Bloques de ensayos x Cuadrante, $F(3, 372) = 80.48, p < .01, \eta^2_p = .39$. Para el análisis de la interacción Grupo x Cuadrante se condujo un ANOVA 2 cuadrantes x (4) bloques de ensayos para cada grupo, el cual reveló un efecto principal para el factor cuadrante [grupo Diferente: $F(1, 62) = 155.97, p < .01, \eta^2_p = .71$; grupo Mismo: $F(1, 62) = 110.54, p < .01, \eta^2_p = .64$], y la interacción Bloques de ensayos x Cuadrante [grupo Diferente: $F(3, 186) = 34.51, p < .01, \eta^2_p = .35$; grupo Mismo: $F(3, 186) = 46.08, p < .01, \eta^2_p = .42$]. La interacción Bloques de ensayos x Cuadrante se analizó con un ANOVA de medidas repetidas para la probabilidad de elegir el cuadrante A+ y el cuadrante B+ a lo largo de los bloques de ensayos. Este análisis reveló que el cuadrante A+ se eligió cada vez menos, $F(3, 189) = 43.66 (\eta^2_p = .40)$, mientras que el cuadrante B+ se eligió cada vez más, $F(3, 189) = 46.98 (\eta^2_p = .50)$, en ambos casos con una $p < .01$, y con el Bloque 1 diferente del Bloque 4 de ensayos (DHS, $p < .01$). Además, para el cuadrante A+, si bien fue elegido por encima del nivel del azar (.25)

en el Bloque 1 de ensayos de esta fase de Reversión, $t(63) = 5$, $p < .01$, $d = 1.25$, su elección quedó por debajo de dicho nivel durante el último bloque, $t(63) = 6.14$, $p < .01$, $d = 1.54$. La elección del cuadrante B+ también durante el último bloque de ensayos superó el nivel del azar, $t(63) = 19.87$, $p < .01$, $d = 5$. El comportamiento de estas variables se aprecia en datos colapsados en la Figura 31.

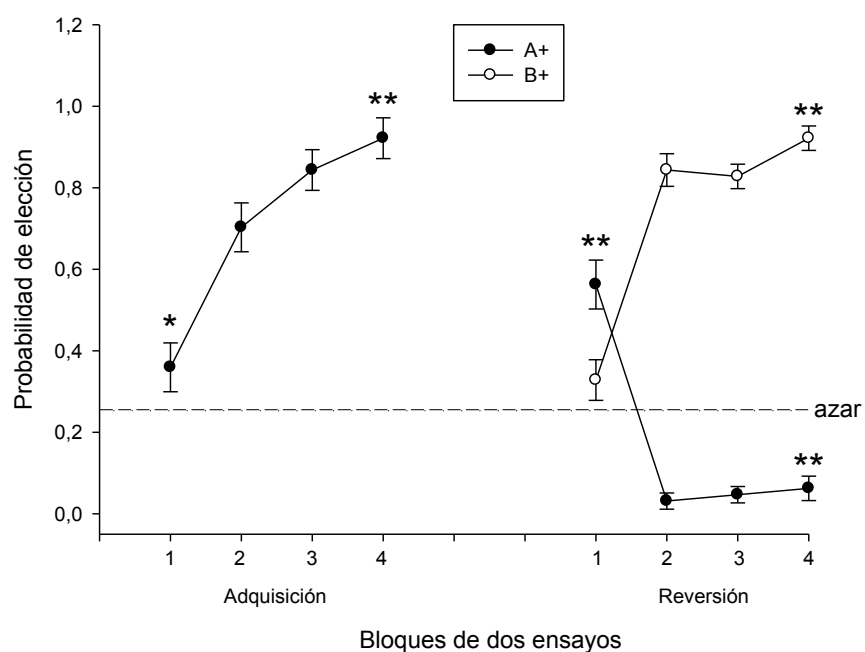


Figura 31. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ y B+. BE =

EEM. * = $p < .05$. ** = $p < .01$.

Prueba. La permanencia para cada grupo en los cuadrantes A+ y B+ se muestra en la Figura 32. En ningún caso se rebasó el nivel del azar (15 s), lo que fue confirmado mediante el uso de pruebas t ($p > .05$). Un ANOVA 2 grupos (Diferente vs. Mismo) x 2

cuadrantes reforzados (A+ vs. B+), reveló un efecto principal sólo para este último factor, $F(1, 60) = 11.03, p < .01, \eta^2_p = .15$.

La probabilidad de elección inicial por algún cuadrante se muestra en la Figura 33. El grupo Mismo continuó entrando inicialmente al último cuadrante reforzado (B+), mientras que el grupo Diferente entró primero en cuadrantes nunca reforzados (C- o D-). Un ANOVA 2 x 3 con los factores grupo (Mismo vs. Diferente) y cuadrante (A+ vs. B+ vs. C-/D-) reveló un efecto principal para este último factor, $F(2, 90) = 23.03, p < .01, \eta^2_p = .33$, y la interacción Grupo X Cuadrante, $F(2, 90) = 69.10, p < .01, \eta^2_p = .60$. Para el análisis de esta interacción, fueron conducidos dos ANOVA unifactorial para comparar entre grupos la probabilidad de entrar a cada cuadrante. El grupo Mismo eligió mayormente el cuadrante B+, $F(2, 45) = 105.5, p < .01, \eta^2_p = .82$ [B+ diferente de A+ y C-/D- (DHS, $p < .01$)], por encima del nivel del azar (.25), $t(15) = 11, p < .01$ ($d = 5.68$); mientras que el grupo Diferente eligió mayormente los cuadrantes C-/D-, $F(2, 45) = 24.32, p < .01, \eta^2_p = .52$ [C-/D- diferente de A+ y B+ (DHS, $p < .01$)], también por encima del nivel del azar, $t(15) = 5.58, p < .01$ ($d = 2.88$).

Casos ilustrativos del patrón de respuesta se aprecian en la Figura 34 para cada grupo.

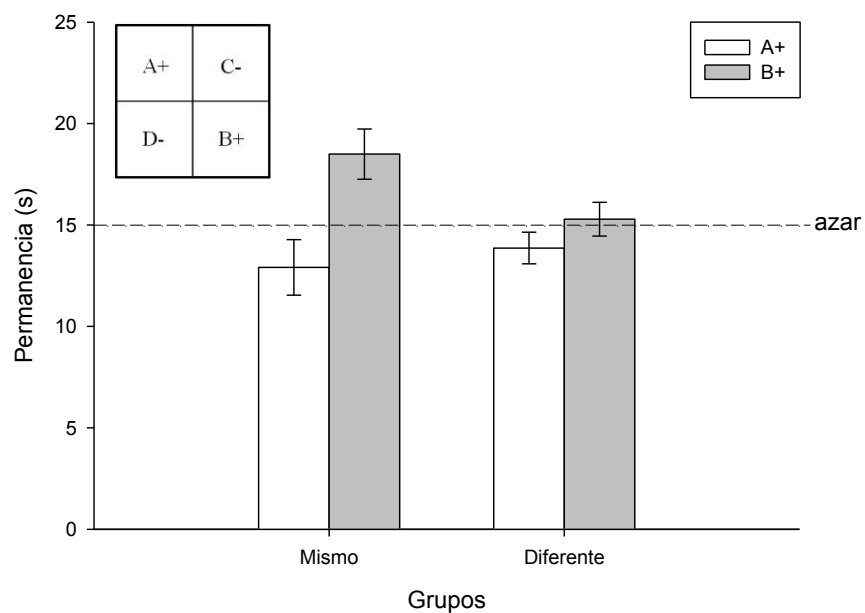


Figura 32. Permanencia en los cuadrantes A + y B+. BE = EEM.

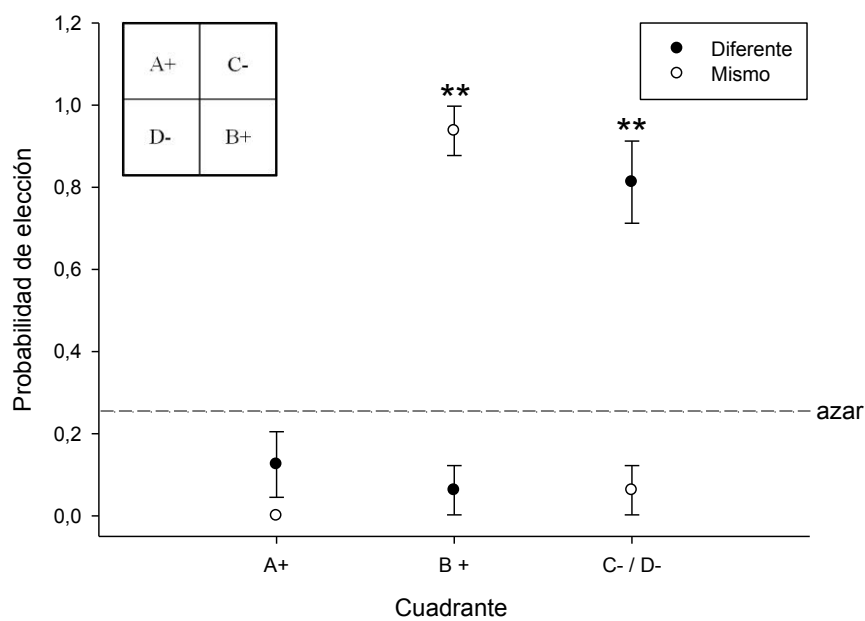


Figura 33. Probabilidad de elegir inicialmente algún cuadrante durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

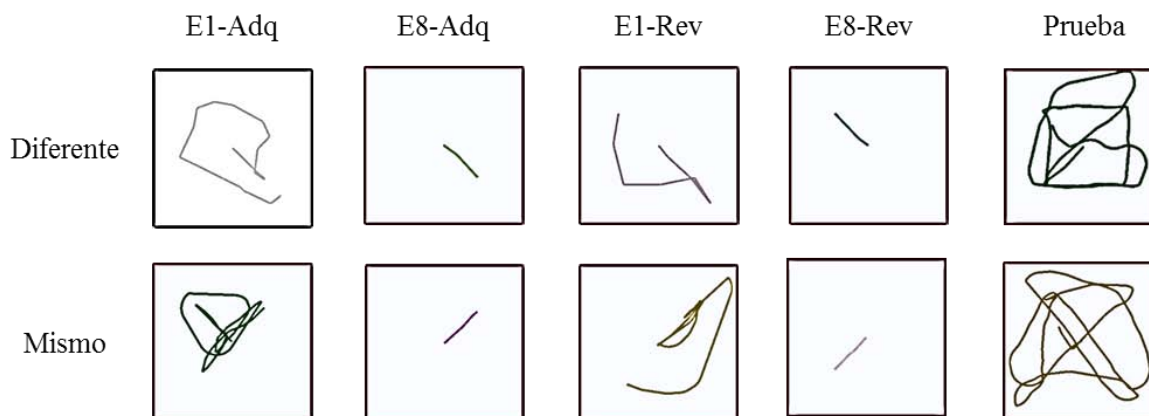


Figura 34. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1 y 8 de cada fase, y de prueba. Adq = adquisición. Rev = Reversión.

Discusión

La ejecución durante la fase de Adquisición para los grupos Mismo y Diferente confirma la obtenida en la misma fase en los experimentos 1b, 2a y 2b. Esto por la semejanza entre dichos experimentos en el comportamiento de la variable latencia para localizar la plataforma y la probabilidad de elección del cuadrante A+. La fase de Reversión para ambos grupos es también semejante a la reportada en el Experimento 2b: una disminución en la latencia para localizar la meta en su nueva ubicación acompañado de un aumento en la probabilidad de elegir el cuadrante B+ al inicio de cada ensayo. A ello debe agregarse la supresión tanto en la permanencia como en la probabilidad de elegir A+. Estos datos son consistentes con la adquisición de un segundo aprendizaje espacial que extinguió a uno originalmente adquirido.

Los datos de la prueba no indican preferencia alguna por cualquiera de los cuadrantes del laberinto virtual. Este dato, interpretado para el cuadrante A+ podría indicar

un efecto de extinción, pero al interpretarlo para el cuadrante B+ obligaría a suponer una ausencia de aprendizaje espacial la cual sería inconsistente con los datos obtenidos durante la fase de Reversión. Es más probable que el resultado de esta prueba revele la insensibilidad de la misma para detectar el aprendizaje espacial adquirido en los participantes de ambos grupo durante la última fase. Lattal y cols. (Lattal et al., 2004) ya antes habían señalado que una prueba de preferencia es poco útil para medir el aprendizaje espacial luego de un procedimiento que incluye reversión, esto ya que el tiempo de permanencia en cada uno de los cuadrante reforzados no es independiente entre sí. Nuestros datos apoyan dicha postura. Hay que considerar que durante la fase de Reversión la aproximación al sitio originalmente reforzado no tiene consecuencias programadas, en cambio, se refuerza el explorar otros sitios del laberinto. Dicha exploración permite localizar la plataforma en su nueva ubicación. Es probable que este procedimiento no sólo extinga el primer aprendizaje espacial sino también la tendencia a persistir en la búsqueda de la meta en un sitio dado, pues se crea la expectativa de que si ésta no se encuentra en uno entonces podría encontrarse en otro. Esto explicaría por qué no es útil una prueba de persistencia cuando se emplea un procedimiento de Reversión en el laberinto de agua.

Contrario a lo antes expuesto, la elección del cuadrante es más útil en revelar el aprendizaje espacial en cada grupo. El grupo Mismo continuó eligiendo el cuadrante B+, tal y como lo hizo en los ensayos de la fase de Reversión. Esto puede ser interpretado como un efecto de interferencia retroactiva, por la cual un aprendizaje reciente impide la recuperación de un aprendizaje anterior (Elmes, 1988; Luque, Cobos & López, 2005). En cambio, el grupo Diferente mostró una conducta de elección hacia los cuadrantes nunca antes reforzados C- y D-. Este hecho tiene al menos cuatro implicaciones: 1) el grupo Diferente adquirió y retuvo el aprendizaje espacial acerca de las dos ubicaciones de la

plataforma oculta (i.e., en A+ y B+ respectivamente), lo cual se reflejó durante la prueba en la evitación sistemática de éstas; 2) el grupo Diferente percibió el cambio de contexto de la fase de Reversión a la Prueba, pues la conducta de elección hacia cuadrantes no reforzados fue contingente a dicho cambio; 3) a pesar de haber percibido el cambio de contexto posterior a la fase de Reversión, el grupo Diferente no mostró un efecto de renovación del aprendizaje espacial. Esto es inconsistente con los resultados reportados con roedores entrenados en el laberinto de agua y empleando extinción simple (Prados et al., 2003) o un procedimiento de reversión (Lattal et al., 2003). Finalmente, 4) los datos sugieren que el procesamiento del contexto y la percepción de su cambio pueden tener un papel distinto al reportado en tareas no espaciales de condicionamiento, cuando un diseño de renovación ABA es utilizado.

Experimento 3b

En el experimento previo no hubo evidencia de renovación del aprendizaje espacial cuando los contextos de entrenamiento y prueba cambiaron simplemente y sin anuncio alguno. El objetivo del presente experimento fue demostrar la ocurrencia de renovación del aprendizaje espacial cuando el cambio de contexto entre fases fue señalado por claves lingüísticas.

Método

Participantes

Semejante al Experimento 3a, salvo que nuevos participantes fueron reclutados.

Tarea experimental

Idéntico al Experimento 3a.

Diseño

Idéntico al Experimento 3a.

Procedimiento

Semejante al Experimento 3a, salvo las consideraciones que a continuación se detallan. A las instrucciones dadas previa la Adquisición se agregó las siguientes:

Antes de comenzar ten en cuenta la siguiente información: Vas a nadar en dos albercas diferentes, cada una ubicada en un balneario distinto. Mantente alerta para saber en qué balneario te encuentras y así resolver la tarea en forma exitosa. Por favor presiona la tecla ENTER.

Posterior a la respuesta de los participantes, en el grupo Diferente apareció por 10 s un mensaje al centro de la pantalla en el que se leía *Vas a nadar en LAS TRANCAS*. Entonces comenzaban los ensayos correspondientes a la fase de Adquisición y a su término apareció en el centro de la pantalla por 10 s la leyenda *Vas a nadar en EL OCOTE*. Finalmente, antes de la prueba nuevamente apareció el primer mensaje. Para los participantes en el grupo Mismo se empleó solo una leyenda.

Resultados

Latencia. Ambos grupos mostraron una reducción sin diferencias en la latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición como en la de Reversión. Esto fue confirmado por dos análisis de varianza 2 grupos (Mismo vs. Diferente) x (4) bloques de ensayos (1-4) que reveló un efecto principal ($p < .01$) solo para este último, Adquisición: $F(3, 186) = 57.56$ ($\eta^2_p = .48$), Reversión: $F(3, 186) = 33.98$ ($\eta^2_p = .35$), siendo siempre el Bloque 1 diferente del Bloque 4 (DHS, $p < .01$). Ello se muestra en la Figura 35.

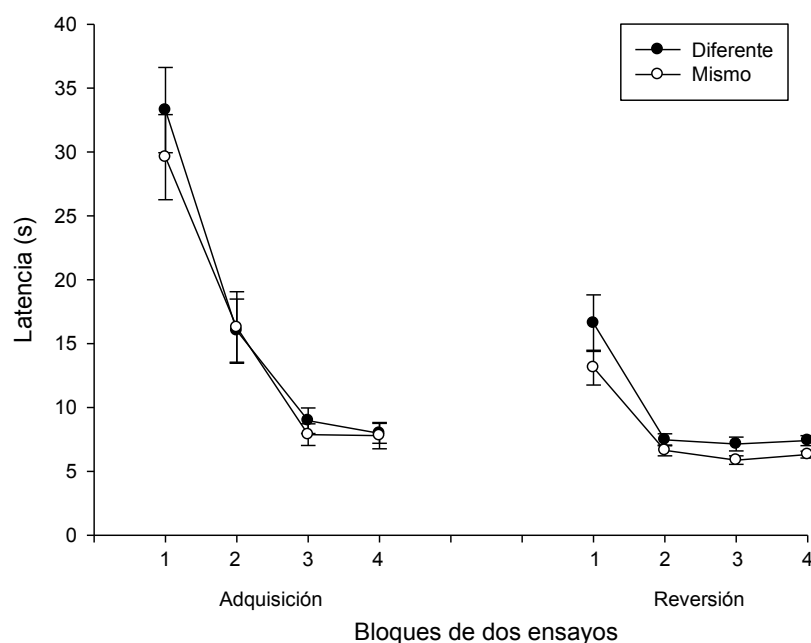


Figura 35. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición y de Reversión. BE = EEM.

Probabilidad de elección en entrenamiento. La probabilidad para elegir inicialmente el cuadrante A+ aumentó sistemáticamente durante la fase de Adquisición, sin

diferencias entre grupos. Esto se confirmó por conducir un ANOVA 2 x (4) con los factores grupo (Diferente vs. Mismo) y bloques de ensayos (1-4), que reveló un efecto principal sólo para este último factor, $F(3, 186) = 6.88, p < .01, \eta^2_p = .45$. Durante el último bloque de ensayos, la probabilidad de elegir este cuadrante rebasó el nivel del azar, $t(31) = 15.81, p < .01$ ($d = 5.67$). Para la fase de Reversión se condujo un ANOVA 2 grupos (Diferente vs. Mismo) x 2 cuadrantes (A+ vs. B+) x (4) bloques de ensayos, el cual reveló un efecto principal para el factor cuadrante, $F(1, 124) = 710.54, p < .01, \eta^2_p = .85$, y bloques de ensayos, $F(3, 371) = 2.65, p < .05, \eta^2_p = .21$, así como la interacción Bloques de ensayos x Cuadrantes, $F(3, 372) = 83.37, p < .01, \eta^2_p = .40$. Para el análisis de esta última interacción se realizó una ANOVA unifactorial de medidas repetidas para verificar el cambio en la probabilidad de elección al cuadrante A+ y al B+. En ambos casos hubo diferencias entre bloques de ensayos, A+: $F(3, 189) = 28.82, p < .01, \eta^2_p = .31$; B+: $F(3, 189) = 57.47, p < .01, \eta^2_p = .47$, con el bloque 1 y 4 de ensayos diferente entre sí (DHS, $p < .01$). Adicionalmente, al término de las fases de Adquisición y de Reversión, la elección del cuadrante A+ y B+ estuvo por encima del nivel del azar, $t(31) = 15.81, p < .01$ ($d = 5.67$), para ambos casos. Durante la Reversión la probabilidad de elegir A+ alcanzó un valor de cero (Figura 36).

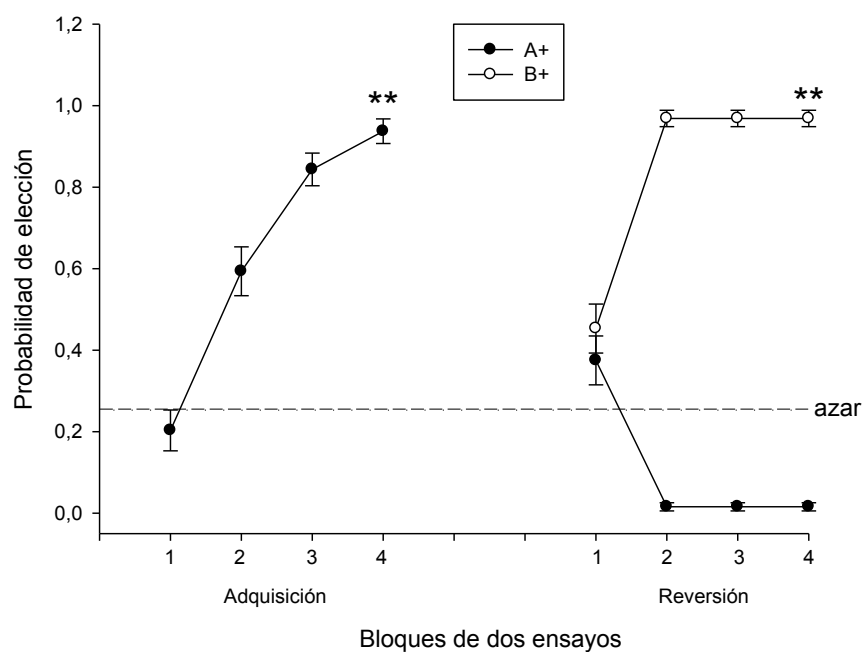


Figura 36. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ y B+. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Prueba. En la Figura 37 se aprecia para el grupo Diferente que el tiempo de permanencia en el cuadrante A+ rebasó el nivel del azar [15 s; $t(15) = 1.94$, $d = 1$]. Un ANOVA 2 x 2 con los factores grupo (Mismo vs. Diferente) y cuadrante (A+ vs. B+) reveló un efecto principal para este último factor, $F(1, 60) = 5.64$ ($\eta_p^2 = .08$), y la interacción Grupo x Cuadrante, $F(1, 60) = 4.49$ ($\eta_p^2 = .07$), ambos con una $p < .05$. El análisis de esta interacción fue hecho por conducir dos ANOVA unifactorial, el primero para comparar la permanencia entre grupos en el cuadrante A+ y el segundo para hacer esto mismo pero en el cuadrante B+. Se detectaron diferencias solo en el primero caso, $F(1, 30) = 5.25$, $p < .05$, $\eta_p^2 = .14$.

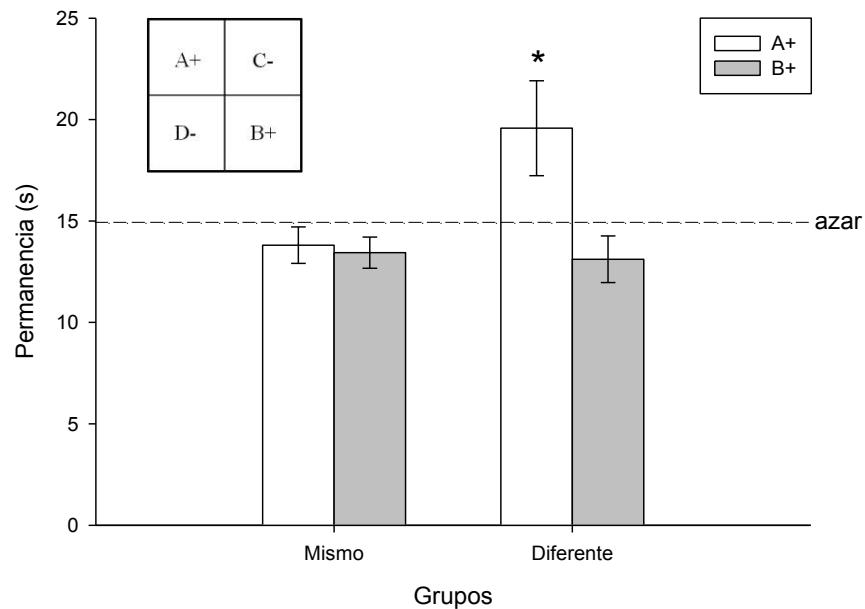


Figura 37. Permanencia en los cuadrantes A+ y B+ durante la fase de Prueba.

BE = EEM. * = $p < .05$.

Consistente con lo anterior, el grupo Diferente mostró una probabilidad de elección al cuadrante A+ por encima del nivel del azar [.25; $t(15) = 3, p < .01, d = 1.54$]; en cambio, el cuadrante al que mayormente entró el grupo Mismo fue al C-/D-, $t(15) = 7.31, p < .01, d = 3.77$ (Figura 38). Un ANOVA 2 grupos (Mismo vs. Diferente) x 3 cuadrantes (A+ vs. B+ vs. C-/D-), mostró un efecto principal para el último factor, $F(2, 90) = 13.06, p < .01, \eta^2_p = .22$, y la interacción Grupo x Cuadrante, $F(2, 90) = 21.10, p < .01, \eta^2_p = .31$. Esta interacción fue analizada a través de dos ANOVA unifactorial para comparar la elección entre grupos a los cuadrantes A+ y C-/D-. El grupo Diferente eligió significativamente ($p < .01$) más el cuadrante A+ respecto al grupo Mismo, $F(1, 30) = 16.20 (\eta^2_p = .35)$, pero significativamente menos el cuadrante C-/D-, $F(1, 30) = 19.73 (\eta^2_p = .39)$.

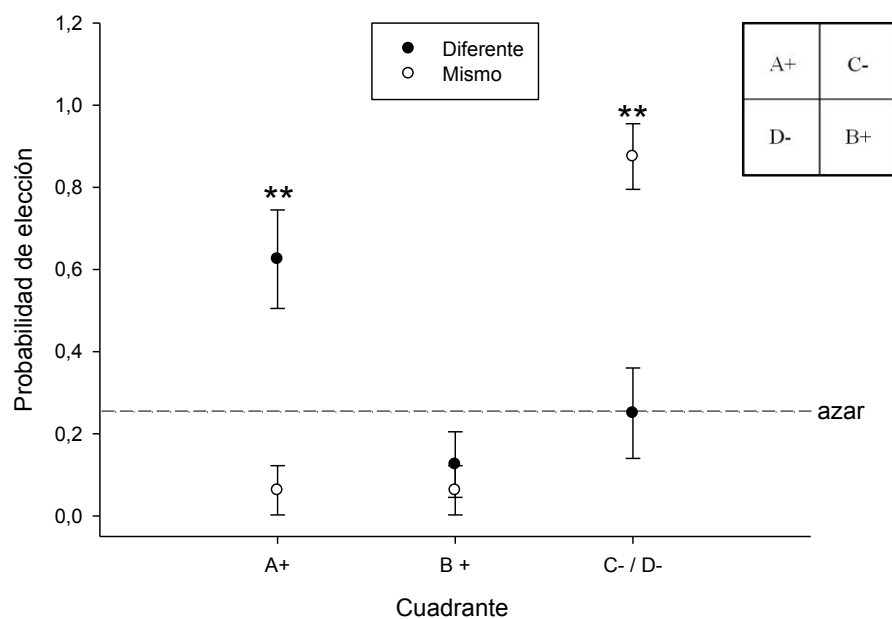


Figura 38. Probabilidad de elegir inicialmente algún cuadrante durante la fase de Prueba. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Por último, en la Figura 39 se muestra el patrón de recorrido registrado para un participante de cada grupo.

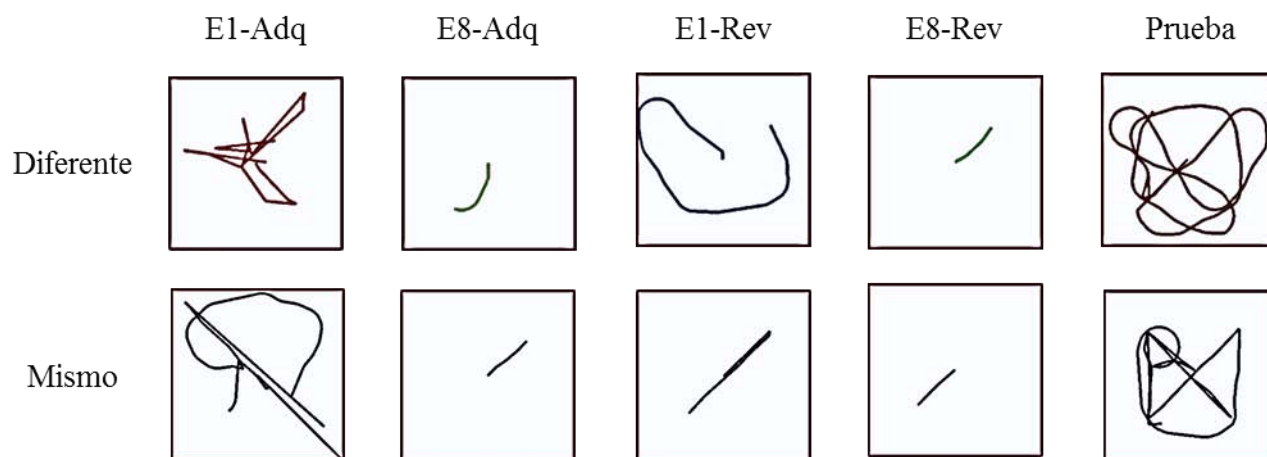


Figura 39. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1 y 8 de cada fase, y de prueba. Adq = adquisición. Rev = Reversión.

Discusión

Los resultados de ambos grupos para la fase de Adquisición y de Reversión son semejantes a los reportados en los experimentos previos (i.e., Experimento 1b, 2a, 2b, 3a, en sus fases correspondientes) y reflejan la adquisición de un primer aprendizaje espacial que es extinguido por la adquisición de un aprendizaje espacial posterior. Sin embargo y a diferencia del experimento previo, en el experimento presente el ensayo de prueba sí reveló un tiempo por encima del nivel del azar en la permanencia del grupo Diferente en el cuadrante A+. Este resultado indica un efecto de renovación ABA en el aprendizaje espacial y extiende la generalidad de su ocurrencia de roedores (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003) a humanos. Con la salvedad de que en nuestro estudio se utilizaron claves

proximales, y no distales como en los trabajos previos con roedores, para la localización de la meta. Este efecto de renovación ABA del aprendizaje espacial se ve confirmado por la elección inicial del cuadrante A+ en el grupo Diferente.

Debe mencionarse la posibilidad de que el uso de claves lingüísticas pudiera haber afectado la conducta de los participantes de forma que la preferencia por un cuadrante revelara este efecto de renovación. Aunque esta hipótesis requiere exploración y evidencia empírica, sugiere que diversos factores metodológicos pueden afectar la sensibilidad de las variables empleadas como índices del aprendizaje espacial.

Durante la prueba, inesperadamente el grupo Mismo no mostró un sesgo por el cuadrante B+ ni eligió éste como primera opción de búsqueda. En cambio, sistemáticamente se aproximó a los cuadrantes C- y D-, lo cual indica claramente una expectativa de no localizar la plataforma en cualquiera de los cuadrantes hasta ese momento reforzados (i.e., A+ o B+). Considerando que el contexto, que incluye la habitación virtual y el contexto lingüístico (i.e., el mensaje acerca del nombre del balneario en que se localizaba) fue el mismo, es probable que la interrupción en la continuidad de la tarea haya sido la responsable de este comportamiento. Entre la fase de Adquisición y la fase de Reversión se presentó la clave lingüística. Posterior a esta interrupción, la plataforma fue reubicada en un cuadrante distinto al antes reforzado y los participantes debieron explorar nuevamente el laberinto a fin de localizarla. Es posible que la interrupción del cambio de la fase de Reversión a la de Prueba hubiera provocado en los participantes una respuesta de exploración a sitios novedoso dada la experiencia previa con este tipo de evento. Si esto es verdad, dicho cambio de expectativas puede ser un caso de contexto cognitivo (Maren et al., 2013) el cual estaría modulando la ejecución de una tarea de aprendizaje espacial. No obstante, es requerida mayor investigación al respecto.

Experimento 4. Recuperación espontánea del aprendizaje espacial

En el Experimento 2 se demostró que en el laberinto virtual de agua al retirar la plataforma oculta (extinción simple) o cambiar su posición (reversión), como manipulaciones post-adquisición, ocurre la extinción de la preferencia por el cuadrante originalmente reforzado así como entrar en primer lugar al perímetro en que la plataforma se ubicó. El objetivo del presente experimento fue demostrar la recuperación espontánea de estas conductas (i.e., preferencia y primera entrada) cuando, entre la extinción por reversión y la prueba, un intervalo de retención fue interpuesto. Este efecto ha sido antes demostrado en roedores entrenados en el laberinto de agua (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003) y con humanos expuestos a la versión virtual de esta misma tarea (Alvarado et al., 2011). Sin embargo, en este último estudio la prueba realizada posterior al entrenamiento no arrojó resultados que indicaran en forma inequívoca la presencia de un aprendizaje espacial, por lo que no es del todo segura la ocurrencia de una recuperación espontánea. Para tener mayor certeza sobre la ocurrencia de una recuperación espontánea del aprendizaje espacial, en el experimento que aquí se presenta se utilizó como variable dependiente el perímetro al que inicialmente entraban los participantes durante la prueba.

Adicionalmente, debe mencionarse que en este experimento las condiciones vigentes promueven el uso de una estrategia local [en términos de O'Keefe y Nadel (1978)], lo que de acuerdo con la teoría del mapa cognitivo permite un verdadero aprendizaje espacial cuya naturaleza es no asociativa.

Predicción: si en el aprendizaje espacial, y específicamente en su extinción, operan procesos de naturaleza asociativa, entonces un intervalo de retención interpuesto entre la

extinción y una prueba ocasionará la recuperación de la preferencia y primera entrada a las zonas reforzadas durante la adquisición. En cambio, si más bien procede como sugiere la teoría del mapa cognitivo, entonces a pesar del intervalo de retención, tanto la preferencia como la primera entrada se realizarán sobre las zonas reforzadas durante la reversión.

Método

Participantes

Colaboraron 20 participantes con las características descritas en la sección de Método general, con los cuales se conformaron dos grupos ($n = 10$).

Tarea experimental

Se empleó el laberinto “local” descrito en la sección de Método General.

Diseño

Dos grupos de participantes fueron entrenados en el laberinto virtual de agua para localizar una plataforma oculta y posteriormente exponerse a un ensayo de prueba sin la plataforma. Para ambos grupos el entrenamiento se llevó a cabo en dos fases consecutivas (i.e., Adquisición y Reversión) en las cuales la plataforma estuvo primeramente en un punto del laberinto y señalada por un par de claves (WY) y posteriormente fue colocado en otro sitio señalada por un par diferente (XZ). Para el grupo Control la prueba se realizó inmediatamente terminado el entrenamiento, en cambio el grupo Recuperación la realizó tras un intervalo de retención de 24 h.

Procedimiento

El descrito en la sección de Método general para las fases de *Práctica*, *Pre-entrenamiento*, *Adquisición*, *Reversión* y *Prueba*, salvo las siguientes excepciones. Tanto en la *Adquisición* como en la *Reversión* se emplearon para señalar la ubicación de la plataforma solo dos pares de claves (i.e., WY y XZ). En cada fase el par que señaló la ubicación de la plataforma fue contrabalanceado. Para la prueba, el punto de partida también se contrabalanceó y fue al centro del muro Norte o Sur (ver Figura 6) con la vista hacia el exterior del laberinto. Esto implicó un punto de partida no experimentado durante el entrenamiento y alentó la posibilidad de realizar una elección sobre el par de claves que durante el entrenamiento hubieran señalado la ubicación de la meta.

Resultados

Latencia. La latencia para localizar la plataforma oculta durante la *Adquisición* y la *Reversión* se ilustra en la Figura 40. Esta figura muestra una disminución sistemática sin diferencias entre grupos para localizar la meta oculta. Esto se confirmó por realizar dos análisis de varianza 2 x (4) con los factores grupo (Control vs. Recuperación) y bloques de ensayos (1-4). Se detectó un efecto principal ($p < .01$) para el factor bloques de ensayos, *Adquisición*: $F(3, 114) = 29.91$ ($\eta^2_p = .44$); *Reversión*: $F(3, 114) = 28.16$ ($\eta^2_p = .42$). Comparaciones múltiples *post hoc* revelaron la diferencia entre el Bloque 1 y el Bloque 4 en ambos casos, $p < .01$. Para la *Reversión*, se detectó también la interacción Bloques de ensayos x Grupo, $F(3, 114) = 3.85$, $p = .01$, $\eta^2_p = .09$, la cual se analizó por conducir dos ANOVA unifactoriales para comparar la ejecución entre grupos en el Bloque 1 y en el Bloque 4 de ensayos. En ningún caso hubo diferencias significativas, pero en el Bloque 1 se detectó una tendencia casi significativa, $p = .07$.

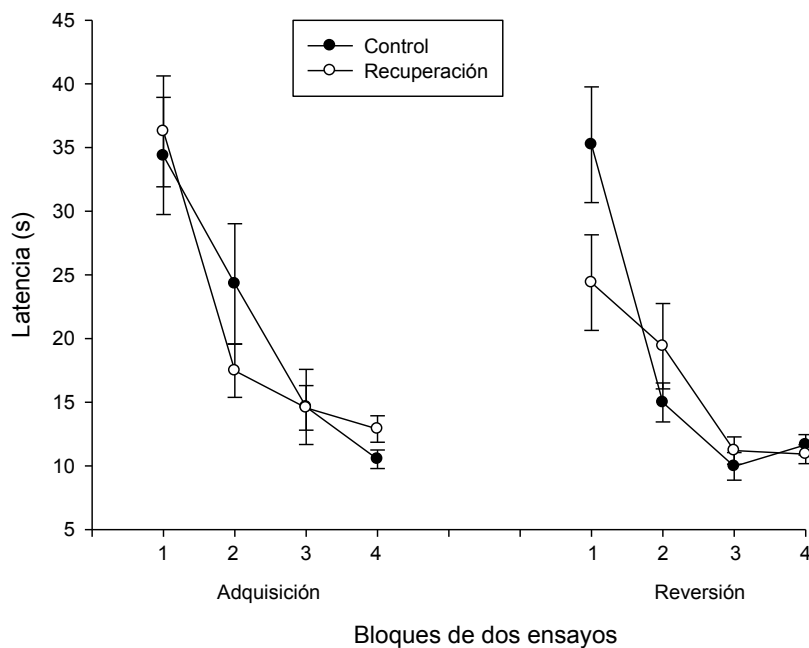


Figura 40. Latencia para localizar la plataforma durante la fase de Adquisición y de Reversión. BE = EEM.

Probabilidad de elección en entrenamiento. La probabilidad de elección inicial del cuadrante A+ en ambos grupos durante la fase de Adquisición se analizó mediante un ANOVA 2 grupos (Control vs. Recuperación) x (4) bloques de ensayos (1-4), el cual reveló un efecto principal para el factor bloques de ensayos, $F(3, 114) = 11.52, p < .01, \eta_p^2 = .23$. Comparaciones múltiples *post hoc* (DHS) revelaron que el bloque 1 fue diferente del bloque 4 de ensayos, $p < .01$. Para la fase de Reversión se condujo un ANOVA 2 x 2 x (4) con los factores grupos (Control vs. Recuperación), cuadrantes (A+ vs. B+) y bloques de ensayos (1-4). Dicho análisis reveló un efecto principal para el factor cuadrante, $F(1, 76) = 145.72, p < .01, \eta_p^2 = .65$, y la interacción Bloques de ensayos x Cuadrante, $F(3, 228) = 41.32, p < .01, \eta_p^2 = .35$. En el análisis de la interacción Bloques de ensayos x Cuadrante,

un ANOVA unifactorial de medidas repetidas reveló diferencias ($p < .01$) entre la elección del cuadrante A+, $F(3, 117) = 21.10$ ($\eta^2_p = .35$), y B+, $F(3, 117) = 21.10$ ($\eta^2_p = .35$), en el curso de los bloques de ensayos, con el bloque 1 diferente del bloque 4 (DHS, $p < .01$). Una prueba t de una cola para un grupo reveló una probabilidad por encima del nivel del azar (.25) en la elección inicial del cuadrante A+, $t(39) = 8.58$ ($d = 2.74$), y B+, $t(39) = 20.05$ ($d = 6.42$), durante el último bloque de ensayos de la Adquisición y de la Reversión respectivamente ($p < .01$); en cambio, la probabilidad de elegir el cuadrante A+ estuvo por debajo del nivel del azar durante el último bloque de ensayos de la Reversión, $t(39) = 5.73$, $p < .01$ ($d = 1.83$). Debido a la ausencia de diferencias entre grupos en los bloques de ensayos, los datos fueron colapsados (Figura 41).

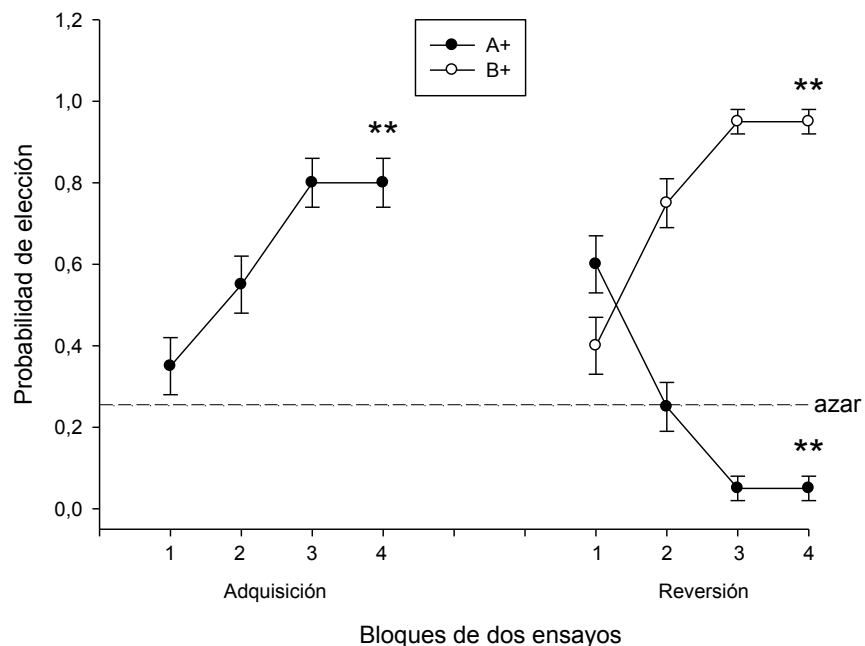


Figura 41. Probabilidad de elegir inicialmente el cuadrante A+ y B+. BE = EEM. ** = $p < .01$.

Prueba. El tiempo de permanencia de cada grupo en los cuadrantes A+ y B+ se muestra en la Figura 42. En ningún caso se rebasó el nivel del azar (15 s), lo que fue confirmado mediante el uso de pruebas t ($p > .05$). Sin embargo, el grupo Control pasó un tiempo por debajo del nivel del azar en el cuadrante A+, $t(9) = 2.84$, $p < .01$, $d = 1.89$. Un ANOVA 2 grupos (Control vs. Recuperación) x 2 cuadrantes (A+ vs. B+) reveló un efecto principal para el factor cuadrante, $F(1, 36) = 5.49$, y una interacción Grupo x Cuadrante, $F(1, 36) = 5.50$, $p < .05$ ($\eta^2_p = .13$), para ambos casos. Esta interacción fue analizada por conducir dos ANOVA unifactorial con el objetivo de detectar diferencias entre grupos en la permanencia en cada cuadrante. Los resultados mostraron que el grupo Control pasó menos tiempo en el cuadrante A+ que en el B+, $F(1, 18) = 7.49$, $p = .01$, $\eta^2_p = .29$. Ninguna otra comparación fue significativa ($p > .05$).

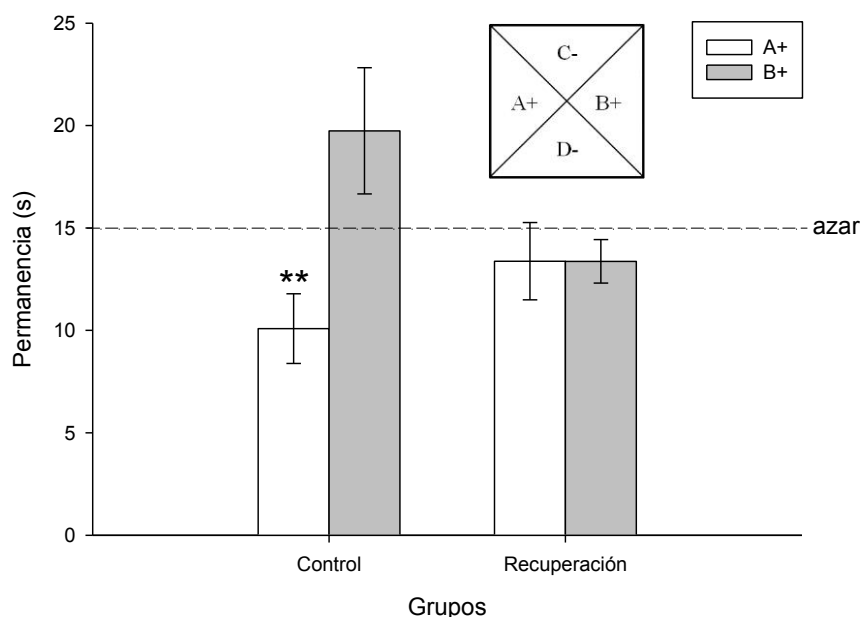


Figura 42. Permanencia en los cuadrantes A+ y B+. BE = EEM.

La media por grupo para la primera entrada a los cuadrantes A+ y B+ se aprecia en la Figura 43. Un ANOVA 2 grupos (Control vs. Recuperación) x 2 cuadrantes (A+ vs. B+) reveló una interacción Grupo x Cuadrante, $F(1, 36) = 21.60, p < .01, \eta^2_p = .37$, la cual fue analizada por conducir dos ANOVA unifactorial para comparar entre grupos la probabilidad de elección de un cuadrante. Este análisis reveló que para el cuadrante A+, su probabilidad de elección en el grupo Control fue menor respecto a la registrada para el grupo Recuperación, $F(1, 18) = 10.80, p < .01, \eta^2_p = .37$. En cambio, la correspondiente al cuadrante B+, fue mayor en el primero de estos grupos, $F(1, 18) = 10.80, p < .01, \eta^2_p = .37$.

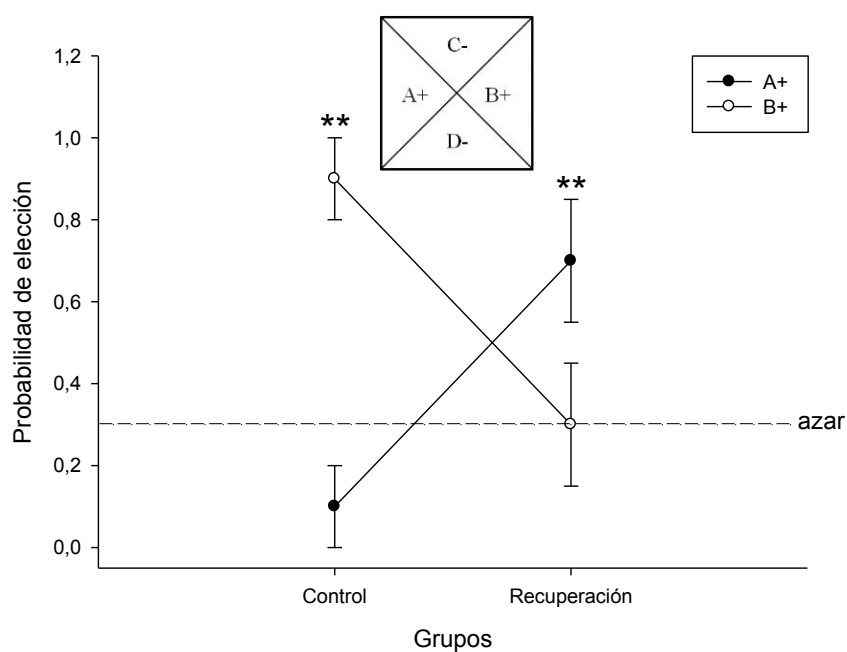


Figura 43. Probabilidad de elección de los cuadrantes A+ y B+ durante la prueba inmediata (grupo Control) y demorada (grupo Recuperación). BR = EEM. ** = $p < .01$.

Por último, los recorridos realizados por un participante de cada grupo se presentan en la Figura 44.

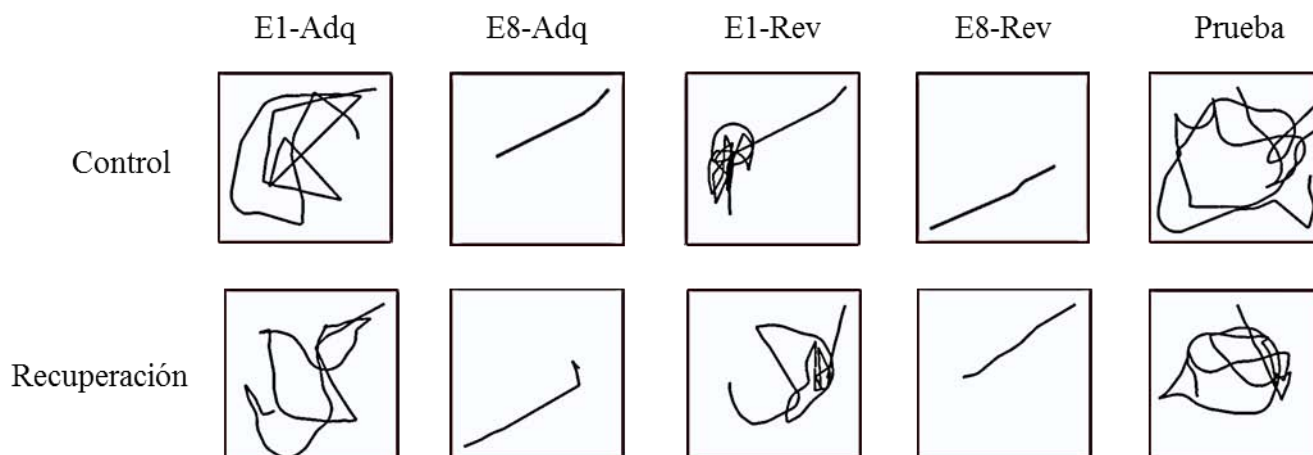


Figura 45. Recorrido de un participante representativo de cada grupo en los ensayos 1 y 8 de cada fase, y de prueba. Adq = adquisición. Rev = Reversión.

Discusión

En el grupo Control y en el grupo Recuperación se observa una disminución sistemática en la latencia para localizar la plataforma oculta que se acompaña de un aumento en la probabilidad de elección al cuadrante A+. Estos resultados son consistentes con los obtenidos para el grupo Lugar del Experimento 1a y permiten inferir que al término de la fase de Adquisición, los grupos Control y Recuperación habían adquirido un aprendizaje espacial basado en el uso de claves distales. Durante la fase de Reversión, el aumento en la probabilidad para elegir el cuadrante B+ y la disminución en la latencia para localizar la plataforma en su nueva ubicación indican la adquisición de un segundo aprendizaje espacial. La reducción en la probabilidad para elegir el cuadrante A+ refleja la

extinción de esta conducta. Tales datos son semejantes a los obtenidos en la fase de Reversión de los experimentos 2b, 3a, y 3b, aunque en el presente experimento se emplearon claves distales más que proximales. La consistencia de estos datos permite suponer que la fase de Reversión lleva a la extinción del primer aprendizaje espacial, independientemente de si claves distales o proximales indicaron la ubicación de la plataforma.

Con relación a la prueba, no se detectó la preferencia por algún cuadrante específico, lo que es inconsistente con los resultados obtenidos con roedores en estudios de recuperación espontánea del aprendizaje espacial (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003). No obstante, este dato refuerza la idea de que tal variable no es adecuada para evaluar el aprendizaje espacial en el laberinto de agua cuando se emplea un procedimiento que incluye una fase de Reversión. A pesar de lo anterior, la elección inicial del cuadrante A+ por el grupo Recuperación durante una prueba demorada 24 h es consistente con la ocurrencia de un efecto de recuperación espontánea del aprendizaje espacial. En cambio, la elección del cuadrante B+ por el grupo Control durante la prueba inmediata indica un efecto de interferencia retroactiva en el aprendizaje espacial (e.g., Elmes, 1988).

Discusión general

El objetivo de esta investigación fue identificar los procesos de aprendizaje que operan en la extinción del aprendizaje espacial y determinar si son de naturaleza asociativa, si se ajustan al tipo descrito por la teoría del mapa cognitivo, o si pertenecen a una categoría diferente a las dos antes mencionadas. Los resultados obtenidos en los experimentos diseñados a este fin aportaron evidencia de procesos asociativos en la extinción del aprendizaje espacial, aunque no descartan la posibilidad de procesos de tipo no asociativos también presentes en este efecto. En cambio, no se encontró evidencia que indicara la ocurrencia de procesos como los planteados por la teoría del mapa cognitivo.

El principal resultado del Experimento 1 fue la demostración de la adquisición de un aprendizaje espacial por humanos entrenados en un laberinto virtual de agua para localizar una plataforma oculta cuando ésta fue señalada por claves distales (Experimento 1a) o proximales (Experimento 1b). Para el caso del Experimento 1a, tal resultado, mostrado por el grupo Lugar, puede ser explicado por la conformación de un mapa cognitivo del tipo planteado por O'Keefe y Nadel (1978). Consistente con dicha interpretación, existen datos que demuestran que humanos dependen de la función del hipocampo para resolver un laberinto virtual de agua (Goodrich-Hunsaker et al., 2009), y que esta estructura cerebral contiene células de lugar útiles para la navegación espacial en este tipo de entornos (Ekstrom et al., 2003). Además, los participantes en este grupo fueron capaces de localizar la meta partiendo siempre de puntos distintos en el laberinto virtual, mediante el uso de claves distales y mostrando un repentino cambio en su ejecución el cual se reflejó en haber alcanzado el nivel asintótico ya desde el segundo bloque de ensayos. Todo esto se ha

demostrado en estudios con ratas (e.g., Morris, 1981) y humanos (e.g., Jacobs et al., 1997) favorables a la teoría del mapa cognitivo como mecanismo del aprendizaje espacial.

A pesar de lo anterior, en el Experimento 1a también se demostró que el aprendizaje espacial no ocurrió si una clave conspicua (i.e., la plataforma visible) junto a otras claves distales señalaron en conjunto el sitio en el laberinto virtual en que se alojó la plataforma (i.e., grupo Clave + Lugar). Este resultado es contrario a la tesis de la teoría del mapa cognitivo que propone que todos los elementos del entorno se integran en la representación mental de éste (O'Keefe & Nadel, 1978), como a algunos otros estudios que han reportado que eliminar elementos del entorno tal como una plataforma visible (humanos: Jacobs et al., 1997; ratas: Morris, 1981) o un subconjunto del total de las claves distales (Nadel et al., 1998) no perjudica la localización de la meta. Una posible explicación para esta controversia es por suponer que el número de claves distales disponibles en el entorno determina la construcción de un mapa cognitivo o la operación de otros procesos de aprendizaje espacial: con muchas claves (e.g., Jacobs et al., 1997; Nadel et al., 1998), se conforma un mapa cognitivo; con pocas claves (i.e., nuestro Experimento 1a), una forma distinta de aprendizaje espacial se presenta. Aunque posible, esta suposición no explica por qué con pocas claves distales en el entorno, los participantes del grupo Lugar pudieron haber creado un mapa cognitivo, mientras que los participantes del grupo Clave + Lugar no.

Una explicación alterna para los resultados de los grupos Lugar y Clave + Lugar del Experimento 1a, pero que además es extensible a los dos grupos restantes (i.e., Clave y Lugar + Azar), es por suponer la presencia de procesos asociativos en la adquisición del aprendizaje espacial. En el caso del grupo Lugar, la contigüidad y contingencia (Rescorla, 1988) entre las claves distales y la ubicación de la plataforma oculta pudieron haber establecido una asociación excitatoria que produjo una RC de aproximación a ésta última.

La intensidad de esta RC se reflejó en la elección inicial y preferencia por el cuadrante A+. Sobre la curva de aprendizaje que mostró una rápida transición al estado estable en este grupo, existe evidencia de condicionamiento ante un EC en un solo ensayo (e.g., Mackintosh, 1971; Mackintosh & Reese, 1979), por lo que el repentino cambio en la eficacia de la búsqueda de la meta no es consistente sólo con la creación de un mapa cognitivo, sino también con procesos asociativos. Por otra parte, es posible que la conducta del grupo Clave + Lugar este reflejando un efecto de ensombrecimiento en el aprendizaje espacial (cf., Sánchez-Moreno et al., 1999). Esto es, las claves distales y la clave conspicua que señalaron la ubicación de la plataforma fueron percibidas por los participantes como un EC compuesto, cuyo componente más saliente (i.e., clave conspicua) se convirtió en el mejor predictor de la ubicación de la meta. Así, las claves distales por sí mismas no lograron un eficiente control de la conducta de búsqueda de los participantes. Dicho resultado, así como esta interpretación fundada en el efecto de ensombrecimiento, es consistente con un estudio en conducta humana (Chamizo et al., 2003, Experimento 2) y otro más con ratas (Redhead, Roberts, Good & Pearce, 1997) en los cuales una clave conspicua montada justo por encima de la plataforma en un laberinto de agua interfirió con el aprendizaje ante claves distales dispuestas también en el entorno. Debe señalarse que el Experimento 1a no fue diseñado para investigar ensombrecimiento en el aprendizaje espacial, de tal manera que la falta de grupos de control adecuados resta validez, aunque no refuta, esta última interpretación. Además, una explicación alterna a este resultado es por decremento de generalización (Pearce, 1987) el cual se ha demostrado en estudios con ratas entrenadas en el laberinto de agua (Chamizo et al., 2012).

Los resultados obtenidos por el grupo Lugar y el grupo Clave + Lugar son anticipados por modelos de aprendizaje asociativo (e.g., Mackintosh, 1975; Rescorla &

Wagner, 1972), y la conducta de los grupos Clave y Lugar + Azar puede también explicarse en términos de estos modelos. El modelo de contingencia de Rescorla (1968) permite una plausible explicación a la conducta de estos dos últimos grupos. Un condicionamiento excitatorio ocurrió en el grupo Lugar cuando las claves distales (EC) fueron en forma confiable contiguas y contingentes a la meta (EI) [i.e., $p(EI|EC) = 1$, $p(EI|noEC) = 0$]. No obstante, para los grupos Clave y Lugar + Azar, las claves distales señalaron más probablemente la ausencia de la plataforma que su presencia, esto es, la $p(EI|EC) = .25$, mientras que la $p(EI|noEC) = .75$. Esto pudo ocasionar en los participantes de ambos grupos una mayor disposición a alejarse de las claves ya que ellas indicaban más frecuentemente la ausencia de la meta que su presencia. Este resultado es consistente con un condicionamiento inhibitorio, el cual se ha demostrado en el aprendizaje espacial empleando ratas entrenadas en el laberinto de agua (e.g., Sansa et al., 2009). Empero, esta interpretación requiere asumir que la inhibición ocasionó el distanciamiento ante un par de claves, lo que implicó la aproximación hacia otro par, que al no ser reforzado ocasionó nuevamente el distanciamiento, y así sucesivamente. Esto explicaría la ausencia de la preferencia ante un cuadrante específico, que repercutió en la equivalencia en la permanencia en ellos. Sin embargo, dicha interpretación requiere de apoyo empírico.

Debe aclararse que la interpretación asociativa aquí elaborada para explicar la conducta de los grupos del Experimento 1a, no refuta, como tampoco lo hacen nuestros datos, la participación del hipocampo y de las células de lugar en el aprendizaje espacial en humanos. Simplemente señalamos la posibilidad de otros procesos de aprendizaje espacial distintos a los planteados originalmente en la teoría de O'Keefe y Nadel (1978).

Los resultados obtenidos para el Experimento 1b descartan por adelantado una explicación en términos de la creación de un mapa cognitivo, ya que las condiciones de este

estudio fueron las propias al uso de una estrategia táctica para la solución del laberinto virtual. Para interpretar los datos de los grupos incluidos en dicho estudio es plausible recurrir a la explicación asociativa ofrecida para los datos del experimento previo. En el caso del grupo Lugar, un condicionamiento excitatorio pudo ser responsable de la elección y preferencia por el cuadrante A+. La ausencia de estado estable en este grupo puede explicarse por asumir que la fuerza asociativa EC-EI no alcanzó el nivel asintótico (cf., Rescorla & Wagner, 1972). No obstante, durante el último bloque de ensayos la ejecución de este grupo se igualó a la de aquellos en los que la plataforma fue siempre visible (i.e., Clave y Clave+Lugar) y que mantuvieron un comportamiento invariante, posiblemente mostrando un efecto piso, ya desde el segundo bloque de ensayos. Esto podría indicar que sólo hasta ese momento se alcanzó la fuerza máxima (o nivel asintótico) de la RC en el grupo Lugar. Para los grupos Clave y Clave + Azar, un condicionamiento inhibitorio pudo ser responsable de la falta de preferencia y elección sistemática por un cuadrante del laberinto virtual. La conducta del grupo Clave + Lugar merece especial atención, puesto que muestra una preferencia y elección por el cuadrante A+ que indica la adquisición de un aprendizaje espacial. Esto último es opuesto a lo reportado para el grupo equivalente del Experimento 1a. Tal resultado puede ser explicado en términos asociativos por asumir que la clave proximal fungió como un EC y la clave conspicua como una EI, que establecieron una asociación excitatoria cuya consecuencia fue una RC de aproximación a la primera. Sin embargo, este resultado cuestiona un argumento teórico planteado en diversos estudios que investigan el ensombrecimiento en el aprendizaje espacial (e.g., Chamizo et al., 2003; Redhead et al., 1997). En dicho argumento se asume que la clave conspicua señala una ubicación particular en el laberinto de agua, lo cual es también hecho por al menos otra clave distinta y retirada de tal punto. Así, el sitio señalado es considerado el EI y la clave

conspicua y la otra clave son consideradas como EC(A) y EC (B) respectivamente. Esto permite suponer la presencia de un estímulo compuesto (EC_{AB}), cuyo componente más saliente establece una fuerte asociación con el EI. Por aplicar este argumento a las condiciones presentes ante el grupo Clave + Lugar de este Experimento 1b, se esperaría que la clave conspicua hubiera ganado mayor control en la conducta de búsqueda de la meta respecto a la clave que nominalmente nosotros llamamos “proximal” pero cuya relación funcional con la ubicación de la meta fue más bien de “clave distal”. Esto es, se esperaba un efecto de ensombrecimiento el cual no ocurrió. Es posible entonces que sea incorrecto tal argumento de que una clave conspicua compite con otra clave respecto a la función asumida para ambas de señalar en forma concurrente una zona en un laberinto de agua. Sin embargo, hay al menos otra explicación, que además es de naturaleza no asociativa, para el resultado mostrado por el grupo Clave + Lugar de este Experimento 1b. Es posible que los participantes de este grupo atendieran a ambas claves en el entorno (i.e., clave conspicua y “clave proximal”), empleando la información aportada por cada una en forma cooperativa más que competitiva. De ocurrir esto, ante la ausencia de una de estas claves, la clave presente podría aún controlar la conducta de búsqueda de la meta en el laberinto. Esta interpretación es consistente con el modelo de procesamiento secuencial de información espacial (Hamilton et al., 2004), que antes se ha empleado para explicar la ausencia de ensombrecimiento en el aprendizaje espacial bajo condiciones en las que dicho efecto era esperado (Redhead et al., 2013).

La teoría del mapa cognitivo sugiere que el uso de claves distales para la localización de una meta promueve una estrategia cartográfica a través de la cual es posible adquirir un legítimo aprendizaje espacial (Experimento 1a). En cambio, cuando una meta es señalada por una clave proximal, el desplazamiento consiste solo en la aproximación a un

punto en el entorno sin adquirir conocimiento acerca de los elementos presentes en éste y de sus relaciones espaciales. Este tipo de desplazamiento consiste en una estrategia táctica, la cual no permite la adquisición de un verdadero aprendizaje espacial (Experimento 1b). La teoría del mapa cognitivo también asume que ambas estrategias son mutuamente excluyentes y representa diferentes tipos de aprendizaje. Sin embargo, la conducta de los participantes del grupo Lugar en los experimentos 1a y 1b no difirió de manera importante en la fase de Adquisición o en la Prueba. Basados solo en su ejecución, es difícil argumentar que el aprendizaje espacial ocurrió en un caso pero no en el otro. Además, existe evidencia de que participantes humanos pueden cambiar espontáneamente de una estrategia táctica a una estrategia cartográfica ensayo a ensayo durante un entrenamiento en un laberinto virtual (Bohbot et al., 2004), lo cual ha sido señalado como un reto para la teoría del mapa cognitivo (y otras teorías relacionadas) por no especificar las condiciones bajo las cuales una u otra estrategia es empleada en la solución de una tarea espacial (Nadel & Hardt, 2004). También existe evidencia en ratas (Hamilton et al., 2004) y en humanos (Hamilton et al., 2009) de que las estrategias táctica y cartográfica son empleadas en forma secuencial en un mismo ensayo en el laberinto de agua a fin de localizar la plataforma. Es posible que cada estrategia controle un aspecto diferente de una misma conducta (i.e., navegación), pero que ambas permitan el aprendizaje espacial. Esta idea es reforzada por estudios que demuestran la participación del área dorsomedial del caudado-putamen en la solución del laberinto de agua cuando una estrategia cartográfica es requerida (Devan & White, 1999; Devan et al., 1999). Todo esto lleva a dos consideraciones importantes. Una es que no hay actualmente una caracterización tal que permita distinguir funcionalmente la estrategia táctica de la cartográfica de manera que sin lugar a dudas sea aceptado que la segunda implica aprendizaje espacial pero no la primera. La otra es que es viable suponer

que tanto una como la otra estrategia participan en la adquisición del aprendizaje espacial. De ser cierto esto último, es posible entonces aceptar que el grupo Lugar de cada experimento adquirió un aprendizaje espacial, independientemente de la estrategia usada.

Antes de concluir la discusión acerca de los resultados del Experimento 1, es necesario mencionar que éstos pueden ser también entendidos a partir de una interpretación conductual del control de estímulos por reforzamiento diferencial⁶ (Jenkins & Harrison, 1960). Para los experimentos 1a y 1b, durante el entrenamiento del grupo Lugar se presentaron diversos estímulos pero, sólo la aproximación al espacio intermedio a un par de ellos (Experimento 1a) a uno de estos estímulos (Experimento 1b) fue reforzada. Tales contingencias pudieron ser las responsables de la adquisición de la preferencia y elección hacia la zona en que el reforzador fue entregado (i.e., cuadrante A+). Esta misma explicación aplica para el grupo Clave + Lugar del Experimento 1b. Para el caso de los grupos Lugar + Azar hay dos explicaciones posibles: 1) al no ser reforzada en forma consistente la aproximación a un sitio específico, su conducta careció de un control de estímulos; o 2) al ubicarse la plataforma en sitios distintos, la conducta establecida fue dirigirse a un sitio distinto si el visitado no era reforzado. Cualquiera de estas posibilidades puede también dar cuenta de los grupos Clave, si además se asume que la plataforma visible fungió de estímulo discriminativo para aproximarse al cuadrante reforzado, y que ante su ausencia: 1) se perdió el control de estímulos; o 2) se mantuvo el desplazamiento entre cuadrantes, antes reforzado. Finalmente, para el grupo Clave + Lugar del Experimento 1a, un control de estímulos diferencial entre las claves del entorno pudo haber sido responsable de la conducta mostrada (cf., Reynolds, 1961).

⁶ En este caso se emplea la noción de control de estímulos desde una perspectiva del análisis experimental de la conducta, basada sólo en contingencias de reforzamiento.

En el Experimento 2 se demostró que las variables índices de la adquisición de aprendizaje espacial (i.e., preferencia y elección del cuadrante A+) pueden ser suprimidas, lo que es consistente con un efecto de extinción (Myers & Davis, 2002; Pavlov, 1927; Rescorla, 2001). Esto se realizó a través de dos procedimientos, uno de extinción simple (Experimento 2a), y otro de aprendizaje de reversión de la discriminación (Experimento 2b), pero en ambos casos bajo condiciones que promueven el uso de una estrategia táctica para la solución del laberinto virtual.

La teoría del mapa cognitivo no ahonda en lo que sucede con el aprendizaje espacial durante la extinción, pero básicamente sugiere que la información sobre la localización de la meta es eliminada, lo que es análogo a un desaprendizaje. Los resultados de estos dos experimentos no serían consistentes con esta tesis (o la refutarían), pues en ellos se promovió el uso de una estrategia táctica que, de acuerdo con la teoría del mapa cognitivo, no permite la adquisición de un aprendizaje espacial que posteriormente pudiera ser extinguido. Sin embargo, a partir de lo reportado y discutido en el Experimento 1, vamos a asumir que este tipo de estrategia permitió la adquisición de un aprendizaje espacial legítimo (al menos por no haber evidencia contundente de lo contrario). Con base en este supuesto, la interpretación teórica de los datos obtenidos en el Experimento 2 se hará principalmente a partir de una aproximación asociativa.

Para el Experimento 2a y 2b, la adquisición del aprendizaje espacial por los grupos correspondientes puede ser interpretada a partir de los procesos asociativos supuestos para el grupo Lugar del Experimento 1b, que son también los usados en la interpretación del mismo grupo del Experimento 1a. Aunque la explicación basada en el control de estímulos por reforzamiento diferencial es también compatible con estos resultados.

Específicamente para el Experimento 2a, la conducta mostrada durante la fase de Extinción y durante la Prueba por el grupo Ext reveló la supresión del aprendizaje espacial antes adquirido. Sin embargo, estos datos no permiten identificar si dicha supresión fue producto de un desaprendizaje (Rescorla & Wagner, 1972; Skinner, 1938, 1950), de la adquisición de un nuevo aprendizaje (Bouton (1993; Konorski, 1948, 1967; Pavlov, 1927; Rescorla, 2001), o incluso de la presencia de procesos no asociativos (Robbins, 1990). Esto quiere decir que los datos de este grupo tienen un valor meramente empírico, el cual se realza ya que a la fecha no hay otros datos disponibles obtenidos también con humanos contra los cuales comparar los nuestros.

Un aspecto importante de este Experimento 2a es relativo a la conducta del grupo Con, que demuestra que el paso del tiempo por sí mismo no perjudicó la retención del aprendizaje espacial originalmente adquirido. De esta forma, se demostró indirectamente la diferencia entre extinción y olvido (Keller & Schoenfeld, 1950), cuya distinción indica que la pérdida de información espacial obedece a procesos diferentes a los planteados en las teorías de decaimiento de la memoria u olvido espontáneo (e.g., Brown, 1958; Ebbinghaus, 1973; Thorndike, 1914). Sin embargo, hay que considerar que nuevos estudios con intervalos de retención más prolongados son necesarios para evaluar los límites de la retención del aprendizaje espacial en humanos.

Para el Experimento 2b, los resultados del grupo Rev obtenidos durante la fase de Reversión mostraron un segundo aprendizaje espacial concurrente a la extinción del aprendizaje originalmente adquirido. Como antes, este resultado no permite distinguir entre teorías de desaprendizaje, de segundo aprendizaje, o de aprendizaje no asociativo como mecanismos responsables. Tampoco hay datos disponibles con humanos contra los cuales contrastar los aquí presentados, por lo que se considera la necesidad de realizar nuevos

estudios que empleando el procedimiento de aprendizaje de reversión de la discriminación permitan caracterizar en forma más detallada la extinción del aprendizaje espacial.

Los datos obtenidos para el Experimento 3 son más reveladores acerca de los procesos de aprendizaje que operan en la extinción del aprendizaje espacial. Hay que recordar que el objetivo de este experimento fue detectar la ocurrencia de un efecto de renovación ABA en el aprendizaje espacial en humanos entrenados en un laberinto virtual de agua.

El resultado más importante del Experimento 3a es justamente la ausencia de este efecto cuando el cambio entre contextos ocurrió en forma implícita (i.e., sin anuncio alguno; grupo Diferente). Estos datos son inconsistentes con los reportados en estudios previos con roedores (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003). Una primera explicación a esta ausencia de renovación del aprendizaje espacial puede ser que los participantes en el grupo Diferente no adquirieron el aprendizaje sobre la ubicación de la plataforma, por tanto no hubo algo que recuperar durante la Prueba. Sin embargo, esta interpretación puede ser descartada pues las condiciones de entrenamiento expuestas ante dicho grupo son semejantes a las presentadas a los grupos de los experimentos 1b, 2a, y 2b, que efectivamente adquirieron un aprendizaje espacial. Una diferencia entre todos estos grupos y el grupo Diferente del Experimento 3a es el cambio de contexto, pero esto se retomará más adelante. Otra interpretación es que los participantes aprendieron la ubicación de la plataforma en cada fase del entrenamiento, pero el contexto no fue procesado (i.e., integrado en el aprendizaje adquirido) o no se percibió diferencia entre ellos (cf., Havermans et al., 2005). Así, los cambios en el contexto no fueron relevantes para los participantes en la búsqueda de la plataforma. Hay al menos dos aproximaciones teóricas consistentes con lo antes descrito. Una de ellas es la teoría del mapa cognitivo (O'Keefe &

Nadel, 1978), la cual explícitamente señala que “la ausencia de información del contexto caracteriza el almacenamiento en la memoria del sistema táxico” (p. 100). La otra aproximación hace referencia a la atención que los organismos prestan al contexto, y cómo ésta modula su conducta en la solución de una tarea. Por ejemplo, desde la teoría atencional del procesamiento del contexto (Rosas et al., 2006) se propone que el procesamiento del contexto es realizado por los organismos siempre y cuando éste sea de utilidad para resolver la tarea a la que han sido expuestos. En la medida en que el contexto es irrelevante como estímulo predictivo de una consecuencia (e.g., Lucke, Lachnit, Koenig & Uengoer, 2013) o aumenta la experiencia con el contexto (e.g., León, Abad & Rosas, 2010), la atención hacia éste disminuye. Al respecto, Bernal-Gamboa et al. (2012) han demostrado en una tarea instrumental con humanos que ante un entrenamiento prolongado el cambio de contexto de una fase de entrenamiento a una de prueba no tiene efectos en su ejecución, en comparación a lo ocurrido con un entrenamiento menos extenso. La aplicación de estas ideas a nuestros resultados sería que posiblemente los participantes no detectaron función alguna del contexto para resolver la tarea, o que ocho ensayos de entrenamiento por fase fueron suficientes para reducir la atención hacia el contexto y por tanto éste no adquirió (o incluso perdió) función alguna. Así, el cambio de contexto ocurrido entre la Reversión y la Prueba, no fue percibido teniendo como resultado la ausencia de renovación. Una tercera interpretación es suponer que durante la Reversión, se perdió la fuerza asociativa EC-EI o el control de estímulos que la primera clave reforzada tenía sobre la conducta de los participantes. De ser así, el cambio de contexto por sí mismo no podría haber recuperado ello, y la renovación no sería esperable. Esta interpretación es consistente con las teorías del desaprendizaje durante la extinción (e.g., Rescorla & Wagner, 1972; Skinner, 1938, 1950).

Sin embargo, tanto las teorías que apelan al procesamiento del contexto (O'Keefe & Nadel, 1978; Rosas et al., 2006), como aquellas centradas en el desaprendizaje durante la extinción (Rescorla & Wagner, 1972; Skinner, 1938, 1950), pueden ser descartadas al analizar la conducta del grupo Diferente durante la prueba. Los participantes sistemáticamente se aproximaron como primera opción a claves nunca reforzadas, evitando también sistemáticamente a las que sí lo fueron. Esto implica que aprendieron la ubicación de la meta en ambas fases, que retuvieron esta información a pesar de la extinción, y que percibieron y atendieron el cambio de contexto de la fase de Reversión a la de Prueba.

Una alternativa viable para explicar la visita a claves nunca reforzadas en la ejecución del grupo Diferente, es apelar al uso de una estrategia cambiar-ganar (*win-shift*; Dember & Fowler, 1958) descrita en la conducta de búsqueda de alimento de ratas y que consiste en alejarse de la periferia del sitio en que originalmente se encontró el alimento para buscar en otro lugar, alternando entre todas las opciones disponibles cuando las hay (Olton & Schlosberg, 1978). Esta estrategia se ha vinculado a la ejecución de ratas en tareas de discriminación espacial como el laberinto radial (e.g., Gaffan & Davies, 1981). Además, empleando una tarea que alentaba el uso de esta estrategia, Olton y Samuelson (1976) analizaron la memoria de ratas, lo que les permitió elaborar su "hipótesis de lista" (Olton, 1978). De acuerdo con esta hipótesis, en el laberinto radial las ratas señalan en su memoria operativa el brazo que han elegido para evitar regresar posteriormente. Algo semejante pudo ocurrir en los participantes. Notando la presencia de cuatro claves en el entorno, los participantes pudieron haber aprendido que en dos momentos diferentes una de ellas (X) y posteriormente otra (Z) fueron reforzadas. También debieron aprender que cada uno de estos momentos fue señalado por un cambio en el contexto circundante. Esta información, posiblemente almacenada en algún sistema de memoria, fue de utilidad para cuando ante el

nuevo cambio del contexto, ahora de la fase de reversión a la prueba, los participantes infirieran que la meta había cambiado otra vez de lugar y entonces exploraron las claves antes no reforzadas (i.e., X y Y) en busca de ella.

Junto a la anterior, otra explicación para la visita a claves nunca reforzadas por el grupo Diferente es mediante el modelo dinámico de la generalización de estímulos (Reid & Staddon, 1998). Este modelo propone que los organismos adquieren la expectativa de localizar una meta (reforzador) en un punto definido del espacio. Este modelo también asume que la expectativa se hace difusa a sitios adyacentes a aquel en que la meta se ubicó, y que esta difusión de la expectativa se ajusta a la forma de un gradiente de generalización. Entonces, cuando la meta no se localiza en el sitio en que se espera encontrarla (i.e., ensayo no reforzado), entonces es más probable que el animal la busque en estos sitios adyacentes. Para el grupo que se discute, la aproximación a las claves nunca reforzadas (X y Y), puede ser explicada por esta difusión de la expectativa. En la afirmación anterior, debe considerarse que los participantes eligieron aproximarse a dichas claves antes de hacerlo aquella que había antes señalado la meta (Z). Haber hecho esto refleja que los participantes no tuvieron la oportunidad de experimentar la ausencia de la meta, lo que justamente habría ocasionado su búsqueda en otro sitio. La historia de reforzamiento a lo largo del entrenamiento permite integrar esta observación en el modelo de Reid y Staddon (1998). Durante la fase de Adquisición, los participantes del grupo Diferente establecieron una expectativa inicial por encontrar la meta bajo una clave particular (W). Sin embargo, en un momento particular que correspondió al primer ensayo de la fase de Reversión, dicha expectativa se violó ya que la aproximación a tal clave no tuvo consecuencias. De forma importante, la violación a esa primera expectativa se acompañó del cambio de contexto en el laberinto virtual. El modelo dinámico de la generalización de estímulos considera la

atención al contexto, de forma que es posible que el cambio de contexto fuera considerado como un estímulo discriminativo por los participantes que señalara el cambio en la ubicación de la meta. De esta manera, sería esperable que ante el cambio de contexto de la fase de Reversión a la Prueba, los participantes buscaran la meta en un sitio diferente al antes reforzado.

Para el caso del grupo Mismo, su ejecución durante la prueba tampoco reveló una preferencia por algún cuadrante, lo que nuevamente difiere de los datos obtenidos en ratas (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003), las cuales prefirieron el último cuadrante reforzado. A pesar de lo anterior, la zona a la cual se aproximaron inicialmente fue la más recientemente reforzada, lo que confirma que aprendieron la ubicación de la meta durante la segunda fase del entrenamiento. Una posible interpretación a este último resultado es la ocurrencia de un efecto de interferencia, que consiste en la dificultad que existe para recuperar una información adquirida en un momento cuando se dispone de información adquirida en otro distinto (Luque et al., 2005). En este caso, la última información adquirida (i.e., fase de Reversión) interfirió con la que se aprendió antes (i.e., fase de Adquisición). Esto implica una interferencia retroactiva.

Aunque los efectos de interferencia han sido tradicionalmente estudiados a través del paradigma de aprendizaje verbal (e.g., Slamecka & Ceraso, 1960), existe evidencia de su ocurrencia en el aprendizaje espacial con ratas entrenadas en el laberinto radial (e.g., Elmes, 1988). Además, en años recientes se han analizado los paralelismos y similitudes existentes entre los resultados de estudios de interferencia en humanos y de condicionamiento en animales no humanos (Bouton & Moody, 2004), y que se pretenden integrar a partir del modelo asociativo de la recuperación de la información (Bouton, 2003).

Contrario a los datos obtenidos en el Experimento 3a, los correspondientes al Experimento 3b efectivamente demostraron un efecto de renovación del aprendizaje espacial. Durante la prueba, la ejecución del grupo Diferente fue consistente con la reportada con roedores en experimentos previos (Lattal et al., 2033; Prados et al., 2003). Esto es, ante el cambio de contexto de la extinción a la prueba, se presentó una preferencia por el cuadrante originalmente reforzado. En forma complementaria, fue también a este cuadrante el primer sitio al que se aproximaron los participantes en su búsqueda de la plataforma. Estos datos indican una renovación del tipo ABA en el aprendizaje espacial en humanos, que es además coherente con la ocurrencia de este efecto en otras tareas no espaciales en diversas especies (humanos: Havermans et al., 2005; Mineka, Mystkowski, Hladek & Rodriguez, 1999; Nelson et al., 2011; Üngör & Lachnit, 2008; pichones: Bouton & King, 1983; ratas: Thomas et al., 2003). Debe señalarse que para que tal efecto ocurriera en este estudio con humanos fue necesario no solo el cambio de contexto de una fase a otra, sino también otros elementos. Específicamente, cada contexto recibió un nombre (i.e., Las Trancas y El Ocote) y un significado (i.e., ser un balneario), los participantes fueron instruidos para prestar atención a su exposición ante ellos, los ensayos de cada fase ocurrieron en forma continua uno tras otro y fueron las fases las que en bloque se separaron por un lapso durante el cual se presentó el nombre del contexto. No es del todo posible determinar inequívocamente si fue uno o todos éstos los determinantes de la renovación reportada en el presente estudio. Sin embargo, la presencia de estas variables aumenta la validez ecológica del resultado obtenido, pues con ellas las demandas de la tarea virtual se asemejan a las condiciones naturales en que los humanos realizamos nuestras actividades.

La ocurrencia del efecto de renovación del aprendizaje espacial no puede ser explicada a partir de la teoría del mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978), pues como se

mencionó antes, ésta no considera que empleando una estrategia táctica la información contextual pudiera ser procesada. Tampoco puede explicarse por las teorías del desaprendizaje durante la extinción (Rescorla & Wagner, 1972; Skinner, 1938, 1950), pues durante la Reversión ya fuera la fuerza asociativa o la fuerza del reflejo debería haberse perdido, sin posibilidad a recuperarse sin entrenamiento adicional. Desde el modelo de Rescorla y Wagner (1972) es posible argumentar que el contexto presente en la fase de Adquisición estableció una asociación excitatoria con la meta (i.e., contexto A \rightarrow EI). Entonces, la presencia de este contexto durante la prueba pudo producir la RC de aproximarse al sitio que originalmente se reforzó. La ocurrencia de renovación ABC (i.e., cada contexto es diferente en las fases de adquisición, extinción y prueba; e.g., Nelson et al., 2011) contradice esta explicación en tareas no espaciales. No obstante, para descartar esta posible explicación en la renovación del aprendizaje espacial es requerido un estudio que explícitamente la evalúe. Para explicar la renovación del aprendizaje espacial es también plausible emplear el modelo de la recuperación de la información de Bouton (1993). De acuerdo con este modelo, un segundo aprendizaje no solo interfiere con la expresión de uno previamente adquirido, sino también es dependiente del contexto. Al retirar el contexto en que fue adquirido el segundo aprendizaje, el primero puede expresarse. Esto es consistente con la conducta del grupo Diferente: durante la Adquisición en el contexto A se estableció una asociación excitatoria EC-EI (i.e., W \rightarrow meta); para la Reversión en el contexto B, la asociación establecida entre esos mismos estímulos fue de naturaleza inhibitoria (i.e., W \rightarrow meta, con \rightarrow indicando una asociación inhibitoria); por último, ante una prueba en A la respuesta original se expresó por la inactivación del enlace inhibitorio formado durante la extinción.

Es de notar que la ejecución durante la prueba de los participantes en el grupo Mismo, dista de ser la típica reportada para los grupos control de estudios en renovación y que consiste en responder ante el último EC reforzado (e.g., Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003). En este experimento, dicho grupo mostró una tendencia de aproximación a claves no reforzadas, que además fue el mismo resultado que se reportó para el grupo Diferente del Experimento 3a. Para interpretar este resultado puede nuevamente apelarse al uso de la estrategia cambiar-ganar (Dember & Fowler, 1958), o de una hipótesis de lista (Olton, 1978), o al modelo dinámico de la generalización de estímulos (Reid & Staddon, 1998). Sin embargo, es también importante tratar de explicar el porqué de la ocurrencia de tal conducta cuando se asumió que las condiciones de entrenamiento y prueba no incluían un cambio de contexto. En la programación de las contingencias durante el entrenamiento y prueba de este grupo se asumió (por el investigador) que el contexto era idéntico. Se empleó solo un contexto (A o B) con un solo nombre (Las Trancas o El Ocote) durante los ensayos de cada fase. En aras de igualar las condiciones experimentales entre grupos, excepto por la presentación de la variable independiente (i.e., cambio de contexto): 1) las mismas instrucciones fueron ofrecidas a ambos, en las cuales se leía que habría “dos balnearios”; y, 2) cada fase y la prueba fueron separadas por un lapso (10 s) en los cuales se presentó el nombre del contexto, que era siempre el mismo. Es posible que esto último fuera el responsable de su ejecución durante la prueba. Ante un cambio confiablemente perceptible en las condiciones en que se desarrollaba la tarea, el cambio de fase de Adquisición a Reversión, los participantes aprendieron que la meta cambiaba también de ubicación. Ante una nueva interrupción, el cambio de Reversión a Prueba, los participantes pudieron haber inferido que la meta estaría en otro sitio. Esta posibilidad requiere ser investigada.

En términos generales, los resultados obtenidos para el Experimento 3 indican que el sistema táxico puede codificar la información del contexto (entorno) y, al asumir que esta información forma parte del aprendizaje espacial (Hampson, 1995; Postma et al., 2004), es posible sugerir que el sistema táxico efectivamente permite la adquisición de este tipo de aprendizaje. La principal limitante de tal interpretación es que se basa en los datos de un segundo aprendizaje (i.e., fase de Reversión), por lo que no es posible afirmar inequívocamente que ya desde la fase de Adquisición se hubiera integrado el contexto en el aprendizaje espacial adquirido vía el sistema táxico.

La ausencia de un efecto de renovación en un diseño ABA ha sido reportada con humanos entrenados en una tarea de supresión condicionada cuando el cambio de contexto entre fases fue implícito (i.e., sin anuncio alguno; Havermans et al., 2005). Tales datos junto a los nuestros sugieren que las condiciones que ocasionan la renovación del aprendizaje difieren entre humanos y otras especies pueden diferir. Además, la ausencia de este efecto de renovación en nuestro estudio puede indicar la presencia de procesos no asociativos en la extinción del aprendizaje espacial (cf., Dember & Fowler, 1958; Olton & Schlosberg, 1978). Los resultados del grupo Mismo en el Experimento 3b pueden ser también considerados inconsistentes con una aproximación asociativa del aprendizaje espacial, pues de acuerdo con ella los participantes de este grupo durante la prueba debieron aproximarse al último sitio reforzado. En cambio, su ejecución fue semejante a la observada en el grupo Diferente del Experimento 3a. Estos datos sugieren la presencia de procesos no asociativos en la extinción del aprendizaje espacial e indica que un cambio implícito en el contexto no es suficiente para la ocurrencia del efecto de renovación del aprendizaje espacial en humanos.

La ocurrencia de renovación del aprendizaje espacial es inconsistente con la teoría del mapa cognitivo, pues indica que los participantes incluyeron la información del contexto en el aprendizaje espacial adquirido. También demuestra la participación de procesos asociativos en la extinción del aprendizaje espacial y es coherente con otros estudios en conducta humana que obtienen renovación en tareas no espaciales cuando se instruye a los participantes a atender a los contextos (e.g., García-Gutiérrez & Rosas, 2003; León et al., 2010; Nelson et al., 2011; Pineño & Matute, 2000; Rosas & Callejas-Aguilera, 2006; Vila, Romero & Rosas, 2002; Üngör & Lachnit, 2008). Con esto se refuerza la idea de que las condiciones que permiten la ocurrencia de la renovación del aprendizaje difieren de humanos a otras especies. Al parecer, los humanos requieren ser instruidos para atender a los cambios en las condiciones de entrenamiento a fin de mostrar efectos dependientes del contexto.

El descubrimiento de que las condiciones de entrenamiento modulan la participación de procesos asociativos (grupo Diferente, Experimento y 3b) o no asociativos (grupo Diferente, Experimento 3a) en la extinción del aprendizaje espacial es coherente con la existencia de múltiples fuentes de control en la localización de una meta (Hamilton et al., 2009; Restle, 1957). También es complementario a la interpretación que sugiere la presencia de procesos asociativos y no asociativos, de acuerdo a las condiciones de entrenamiento, en la adquisición del aprendizaje espacial reportado en nuestro estudio con los participantes del grupo Clave + Lugar en el Experimento 1a y el Experimento 1b. Finalmente, los datos de este experimento son consistentes con la visión desarrollada desde la neurobiología (para una revisión ver Quirk, & Muller, 2008) de la extinción como un segundo aprendizaje que puede ser recuperado (i.e., mantener la supresión de la conducta extinguida, grupo Mismo Experimento 3a) e incluso interferido (i.e., se dificulta la

recuperación de ese aprendizaje, grupos Diferente Experimento 3a y 3b y grupo Mismo Experimento 3b) de acuerdo a las condiciones de prueba.

Finalmente, en el Experimento 4 se retomaron las condiciones que estimulan el uso de una estrategia cartográfica para la solución del laberinto virtual. En este experimento, los datos obtenidos en los grupos Control y Recuperación para la fase de Adquisición son consistentes con los reportados para el grupo Lugar del Experimento 1a. Lo anterior indica la adquisición de un aprendizaje espacial, el cual puede ser interpretado vía la construcción de un mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978), por el establecimiento de una asociación claves distales-meta (i.e., EC-EI) como lo propone la aproximación asociativa del aprendizaje espacial (Leising & Blaisdell, 2009), o por un control de estímulos adquirido por el reforzamiento diferencial (cf., Jenkins & Harrison, 1960). Durante la fase de Reversión, la conducta de los grupos Control y Recuperación fue semejante a la del grupo Rev del Experimento 2b. Esto sugiere la adquisición de un segundo aprendizaje espacial así como la extinción del originalmente adquirido, pero en este caso empleando claves distales para localizar la plataforma en el laberinto virtual. Tales resultados son consistentes con los de estudios que emplean roedores expuestos a un procedimiento de reversión de la discriminación en el laberinto de agua (Lattal et al., 2003, 2004). La extinción del aprendizaje espacial no permite descartar o elegir alguno de los posibles mecanismos responsables de la adquisición de este tipo de aprendizaje. Sin embargo, lo reportado para la Prueba es más útil para lograr este cometido.

Durante la Prueba, inmediata o demorada, no se detectó preferencia por algún cuadrante del laberinto virtual. Esto es inconsistente con los resultados obtenidos con roedores entrenados en el laberinto de agua bajo un diseño experimental semejante al nuestro (Lattal et al., 2003). A pesar de lo anterior, la prueba también muestra que el grupo

Control eligió sistemáticamente el último cuadrante reforzado (B+) mientras que el primer cuadrante reforzado (A+) fue elegido por el grupo Recuperación. Tales resultados demuestran respectivamente un efecto de interferencia (Elmes, 1988) y uno de recuperación espontánea en el aprendizaje espacial (Lattal et al., 2003; Prados et al., 2003).

La recuperación espontánea no es predicha por la teoría del mapa cognitivo (O'Keefe & Nadel, 1978) como tampoco por una aproximación conductual basada en el control de estímulos por reforzamiento diferencial (cf., Jenkins & Harrison, 1960). Desde la primera, se asume que un reforzador o meta se codifica como un sitio más del mapa. Al ser omitido (i.e., extinción) la información sobre su ubicación se elimina a través de un proceso de actualización. Además, la información contenida en el mapa resultante no es alterada por el paso del tiempo. Así, no hay un mecanismo que permitiera a un organismo recuperar la información sobre la antigua ubicación de la meta (cf., Lattal et al., 2003). Desde un punto de vista conductual, se parte de la idea de que cuando a un estímulo le sucede un reforzador ocurre el fortalecimiento de un nuevo reflejo (i.e., EC-R, en el caso del condicionamiento pavloviano; Skinner, 1938). Tal reflejo es controlado por el estímulo que lo produce. Durante la extinción, la omisión del reforzador tiene como resultado la disminución en la fuerza del reflejo, que se nota en la pérdida del control del estímulo sobre el reflejo (Skinner, 1953). El mero paso del tiempo, al no tener un papel definido de reforzador, no puede recuperar el control de un estímulo sobre una conducta. Skinner (1950) planteó la hipótesis de que la recuperación espontánea era debida al control sobre la RC que mantenía la manipulación de una rata previa su colocación en una cámara de condicionamiento. Sin embargo, esta idea fue refutada años más tarde (Thomas & Sherman, 1986). Desde una perspectiva asociativa, las teorías que suponen la extinción como un desaprendizaje tampoco pueden dar cuenta de la recuperación espontánea. Por ejemplo, el modelo de

Rescorla y Wagner (1972, ver también Mackintosh, 1975) supone que la extinción reduce hasta eliminar la fuerza asociativa EC-EI adquirida durante un condicionamiento. El paso del tiempo no tiene un papel asignado en relación a cambios en la fuerza asociativa, por lo que no puede explicar su recuperación [pero ver Delamater y Westbrook (2014) para una argumentación acerca de que el modelo de Rescorla y Wagner (1972) sí puede explicar la recuperación espontánea].

La recuperación de la respuesta originalmente adquirida cuando una prueba demorada es realizada posterior a un entrenamiento que incluye Reversión ha sido interpretada como un efecto de recuperación espontánea (Lattal et al., 2003). Sin embargo, una explicación alterna es que dicha recuperación posterior a la Reversión refleja un efecto de reconsolidación del aprendizaje espacial (Rossato et al., 2006). Estas dos posturas se han mostrado con roedores entrenados en el laberinto de agua en un procedimiento de reversión de la discriminación. En la solución de esta controversia son varios puntos los que hay que analizar a fin de poder afirmar o descartar la plausibilidad de una u otra postura. Primero, la reconsolidación opera sobre una memoria ya conformada, mientras que la extinción (requisito previo a la recuperación espontánea) ocasiona la adquisición de una nueva memoria. Segundo, tanto la reconsolidación como la extinción son procesos dependientes de ensayos no reforzados, pero la cantidad de éstos que cada proceso requiere es diferente. Se ha demostrado que un solo ensayo no reforzado es suficiente para ocasionar reconsolidación de la memoria espacial (Przybylski & Sara, 1997; Suzuki et al., 2004), mientras que el aumentar la cantidad de ensayos no reforzados produce extinción (Suzuki et al., 2004; Merlo, Milton, Goozée, Theobald & Everitt, 2014). Tercero, junto a su diferencia en términos conductuales, también se han identificado como mutuamente excluyentes los procesos moleculares responsables de la reconsolidación y de la extinción (Merlo et al.,

2014). A partir de estos tres puntos es entonces posible que tanto la propuesta de Lattal y cols. (Lattal et al., 2003), como la de Rossato y cols. (Rossato et al., 2006) sea correcta, pero que cada una enfoque un momento distinto del proceso de memoria.

La afirmación de Rossato y cols. (Rossato et al., 2006) está basada en el descubrimiento con roedores de que la administración intrahipocampal del inhibidor de la síntesis de proteínas Anisomicina (ANI) luego de una fase de Reversión breve (i.e., 8 ensayos) perjudica la retención tanto del aprendizaje espacial original como del adquirido durante la Reversión. En el estudio de estos autores, es posible que durante la fase de Reversión la memoria de la ubicación original de la plataforma oculta se hubiera activado a fin de mantenerse (i.e., reconsolidarse). Sin embargo, la administración de ANI pudo haber impedido este proceso. De ser así, en una prueba demorada la recuperación del aprendizaje original no ocurrió debido a que esta memoria se perdió por la falta de su reconsolidación. A favor de esta interpretación hay evidencia de que si posterior a la extinción se da un único ensayo no reforzado, entonces la recuperación espontánea y la renovación no ocurren aún bajo las condiciones propicias para ello (Monfils, Cowansage, Klann & Le Doux, 2009). Por otra parte, la afirmación de Lattal y cols. (Lattal et al., 2003) se fundamenta en el descubrimiento con roedores de que la administración subcutánea de ANI antes (Lattal et al., 2001) o después (Lattal et al., 2004) de una fase prolongada de Reversión (i.e., 40 ensayos) no perjudica la extinción de un aprendizaje espacial originalmente adquirido. Esto es, la administración de ANI no impide la adquisición de la extinción. Entonces, si con una fase de Reversión prolongada se establece la extinción del aprendizaje espacial, una prueba demorada debería ocasionar su recuperación espontánea. Justamente esto es lo que demuestran Lattal y cols. (Lattal et al., 2003).

Para el caso del Experimento 4 aquí presentado, cada fase del entrenamiento (i.e., Adquisición y Reversión) comprendió 8 ensayos. Bajo tales condiciones esperamos que la fase de Reversión haya ocasionado la extinción del aprendizaje espacial original. Sólo de esta manera la recuperación reportada en la prueba demorada sería un caso de recuperación espontánea y no un caso de reconsolidación. Aunque no podemos asegurar sin lugar a dudas que nuestro diseño haya ocasionado extinción, es probable que así haya sido. Esta última aseveración se basa en evidencia que indica que tras 12 ensayos de adquisición en el laberinto de agua, 10 ensayos no reforzados (i.e., extinción simple) ocasionara la extinción del aprendizaje espacial en ratas (Suzuki et al., 2004). También con roedores se ha demostrado que al usar el mismo número de ensayos de Adquisición y de Reversión en el laberinto de agua, esta última produce la extinción del primer aprendizaje espacial adquirido (Lattal & Abel, 2001; Lattal et al., 2003, 2004).

Asumiendo que el Experimento 4 demuestra un efecto de recuperación espontánea del aprendizaje espacial, este efecto puede ser interpretado a partir del modelo de recuperación de la información (Bouton, 1993). Para afirmar esto, se parte de la idea de que tanto la fase de Adquisición como la de Reversión se realizaron en un contexto A, que es el mismo contexto para una prueba inmediata. Sin embargo, una prueba demorada se realiza en un contexto B, cuya diferencia es temporal respecto al presente durante el entrenamiento. Así, dicho cambio de contexto permite recuperar la respuesta originalmente adquirida.

El efecto de renovación (Experimento 3b) y de recuperación espontánea del aprendizaje espacial (Experimento 4) y su interpretación basadas en el aprendizaje asociativo indican la presencia de procesos asociativos en la extinción del aprendizaje espacial. El reporte de estos efectos es también coherente con la postura que afirma la

extinción como un segundo aprendizaje, y que ha sido desarrollada desde el aprendizaje asociativo y en los últimos años también desde una perspectiva neurobiológica del aprendizaje (Delamater & Westbrook, 2014). Al mismo tiempo, la ocurrencia de dichos efectos es incompatible con la propuesta de O'Keefe y Nadel (1978) acerca de que la extinción lleva a la pérdida de la información espacial vía la actualización del mapa cognitivo.

La evidencia de los efectos de renovación y de recuperación espontánea del aprendizaje espacial afecta también a otras teorías basadas en la función hipocampal y que reformulan o complementan a la teoría del mapa cognitivo (e.g., Burgess et al., 2000; Foster et al., 2000; Hollup, Molden, Donnett, Moser & Moser, 2001; Poucet et al., 2004). A partir de estas teorías se ha obtenido evidencia de la participación de las células de lugar en la localización de una plataforma oculta en el laberinto de agua (Hollup et al., 2001), pero también se ha sugerido que la ubicación de la plataforma es codificada en un mapa cognitivo a partir de las llamadas *células relacionadas a una meta* (Poucet et al., 2004). Se considera que durante el entrenamiento en una tarea de aprendizaje espacial se fortalecen las sinapsis entre células de lugar específicas (A) y las células relacionadas a una meta (X) (Burgess et al., 2000). Cuando un procedimiento de reversión es empleado, las sinapsis inicialmente reforzadas (AX) se debilitan y las sinapsis involucradas en la nueva posición de la meta son ahora las reforzadas (BX) (Foster et al., 2000). El corolario de esto es la pérdida de las sinapsis correspondientes al primer aprendizaje. El problema de estas teorías de la función hipocampal es que ante la falta de un mecanismo involucrado en la retención y recuperación del aprendizaje espacial, la renovación y la recuperación espontánea no pueden ser predichas.

En la discusión de los resultados de cada experimento aquí reportado se ofreció una interpretación conductual basada en el control de estímulos por reforzamiento diferencial. Esta interpretación se empleó como una hipótesis nula contra la cual contrastar las explicaciones dadas por la aproximación asociativa del aprendizaje espacial y por la teoría del mapa cognitivo. Si bien la aproximación conductual puede dar cuenta de la adquisición y de la extinción del aprendizaje espacial por apelar al incremento y decremento respectivamente en la fuerza de un reflejo EC-R, no puede explicar la renovación y la recuperación espontánea detectados en los experimentos 3b y 4. Debido a esto, el poder explicativo de la aproximación conductual es menor para los datos obtenidos en este estudio.

En términos generales, a través de la aproximación asociativa del aprendizaje espacial es posible explicar de forma parsimoniosa la mayor cantidad de los resultados obtenidos en esta serie de experimentos, en comparación con la teoría del mapa cognitivo o con una aproximación conductual. De esta manera es posible afirmar la presencia de procesos asociativos en la extinción del aprendizaje espacial. No obstante, también existen datos en nuestro estudio que no pueden ser explicados por ninguna de estas tres aproximaciones (i.e., asociativa, cognitiva, conductual). Esto indica la posibilidad de procesos no asociativos en la extinción en el aprendizaje espacial y su descubrimiento tiene implicaciones empíricas y teóricas. Respecto a las implicaciones empíricas, futuros estudios deberán encargarse de identificar las condiciones bajo las cuales operan procesos de naturaleza asociativa o no asociativa en el aprendizaje espacial y en su extinción. Este conocimiento deberá ser integrado en las diversas teorías del aprendizaje espacial existentes para explicitar las condiciones bajo las cuales operan los distintos mecanismos propuestos.

Referencias

- Abel, T., & Lattal, K. M. (2001). Molecular mechanisms of memory acquisition, consolidation and retrieval. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 180-187.
- Afifi, A. K., & Bergman, R. A. (2006). *Neuroanatomía funcional. Texto y atlas*. Mc Graw Hill: México.
- Agranoff, B. W., Davis, R. E., & Brink, J. J. (1966). Chemical studies on memory fixation in goldfish. *Brain Research*, 1, 303-309.
- Aguado, L., de Brugada, I., & Hall, G. (2001). Tests for inhibition after extinction of a conditioned stimulus in the flavor aversion procedure. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 54B, 201-218.
- Aguilar-Valles A., Sánchez, E., de Gortari, P., Balderas, I., Ramírez-Amaya, V., Bermúdez-Rattoni, F., & Joseph-Bravo, P. (2005). Analysis of the stress response in rats trained in the water-maze: differential expression of corticotropin-releasing hormone, CRH-R1, glucocorticoid receptors and brain-derived neurotrophic factor in limbic regions. *Neuroendocrinology*, 82, 306-319.
- Akbari, E., Naghdi, N., & Motamedi, F. (2006). Functional inactivation of orexin 1 receptors in CA1 region impairs acquisition, consolidation and retrieval in Morris water maze task. *Behavioural Brain Research*, 173, 47-52.
- Alberini, C. M. (2005). Mechanisms of memory stabilization: Are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes? *Trends in Neurosciences*, 28, 51-56.
- Alexander, T., Wilson, S. P., & Wilson, P. N. (2009). Blocking of goal-location learning based on shape. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 35, 694-708.
- Alvarado, A., Vila, J., Strempler-Rubio, E., & López-Romero, L. J. (2011). Aprendizaje espacial y recuperación espontánea en humanos. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 37, 139-153.
- Alyan, S., Jander, R., & Best, P. J. (2000). Hippocampectomized rats can use a constellation of landmarks to recognize a place. *Brain Research*, 876, 225-237
- Amsel, A. (1958). The role of frustrative nonreward in noncontinuous reward situations. *Psychological Bulletin*, 55, 102-119.
- Anderson, M. I., & Jeffery, K. J. (2003). Heterogeneous modulation of place cell firing by changes in context. *The Journal of Neuroscience*, 23, 8827-8835.
- Angelucci, M. E., Cesário, C., Hiroi, R. H., Rosalen, P. L., & Da Cunha, C. (2002). Effects of caffeine on learning and memory in rats tested in the Morris water maze. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 35, 1201-1208.
- Aron, A., & Aron, E. N. (2001). *Estadística para psicólogos*. México: Prentice Hall.
- Artigas, A. A., Aznar-Casanova, J. A., & Chamizo, V. D. (2005). Effects of absolute proximity between landmarks and platform in a virtual Morris pool task with humans. *International Journal of Comparative Psychology*, 18, 225-239.

- Astur, R. S., Ortiz, M. L., & Sutherland, R. J. (1998). A characterization of performance by men and women in a virtual Morris water task: a large and reliable sex difference. *Behavioural Brain Research*, 93, 185-190.
- Astur, R. S., Taylor, L. B., Mamelak, A. N., Philpott, L., & Sutherland, R. J. (2002). Humans with hippocampus damage display severe spatial memory impairments in a virtual Morris water task. *Behavioral Brain Research*, 132, 77-84.
- Astur, R. S., Troop, J., Sava, S., Constable, R. T., & Markus, E. J. (2004). Sex differences and correlations in Morris water task, a virtual radial maze, and mental rotation. *Behavioural Brain Research*, 151, 103-115.
- Ayaz, H., Shewokis, P. A., Curtin, A., Izzetoglu, M., Izzetoglu, K., & Onaral, B. (2011). Using mazesuite and functional near infrared spectroscopy to study learning in spatial navigation. *Journal of Visualized Experiments*, 56, e3443.
- Baker, J. R., Bezance, J. B., Zellaby, E., & Aggleton, J. P. (2004). Chewing gum can produce context-dependent effects upon memory. *Appetite*, 43, 207-210.
- Barad, M. (2005). Fear extinction in rodents: basic insight to clinical promise. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 710-715.
- Bavaresco, C. S., Streck, E. L., Netto, C. A., & de Souza Wyse, A. T. (2005). Chronic hyperproliferemia provokes a memory deficit in the Morris water maze task. *Metabolic Brain Disease*, 20, 73-80.
- Bernal-Gamboa, R., Alvarado, A., León, S., Nieto, J., Rosas, J. M., & Vila, J. (2012). La generalización entre contextos como función del entrenamiento en una tarea instrumental con humanos. *Acta de Investigación Psicológica*, 2, 792-807.
- Berridge, K. C., & Kringelbach, M. L. (2013). Neuroscience of affect: brain mechanisms of pleasure and displeasure. *Current Opinion in Neurobiology*, 23, 294-303.
- Best, P. J., White, A. M., & Minai, A. (2001). Spatial Processing In The Brain: The activity of hippocampal place cells. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 459-486.
- Biegler, R., & Morris, R. G. M. (1999). Blocking in the spatial domain with arrays of discrete landmarks. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 334-351.
- Blodgett, H. C. (1929). The effect of introduction of reward upon the maze performance of rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 113-134.
- Blodgett, H. C., McCutchan, K., & Mathews, R. (1949). Spatial learning in the T maze: The influence of direction, turn, and food location. *Journal of Experimental Psychology*, 39, 800-809.
- Bohbot, V. D., Iaria, G., & Petrides, M. (2004). Hippocampal function and spatial memory: Evidence from functional neuroimaging in healthy participants and performance of patients with medial temporal lobe resections. *Neuropsychology*, 18, 418-425.
- Bonini, J. S., da Silva, W. C., Bevilaqua, L. R. M., Medina, J. H., Izquierdo, I., & Cammarota, M. (2007). On the participation of hippocampal PKC in acquisition, consolidation and reconsolidation of spatial memory. *Neuroscience*, 147, 37-45.

- Bouton, M. E. (1991). Context and retrieval in extinction and in other examples of interference in simple associative learning. En L. Dachowski & C. F. Flaherty (Eds.), *Current topics in animal learning: Brain, emotion, and cognition* (pp. 25-53). Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Bouton, M. E. (1993). Context, time, and memory retrieval in the interference paradigms of pavlovian learning. *Psychological Bulletin*, 114, 80-99.
- Bouton, M. E. (2004). Context and behavioral processes in extinction. *Learning & Memory*, 11, 485-494.
- Bouton, M. E. & Brooks, D. C. (1993). Time and context effects on performance in a Pavlovian discrimination reversal. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 19, 165-179.
- Bouton, M. E., & King, D. A. (1983). Contextual control of the extinction of conditioned fear: Tests for the associative value of the context. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 248-265.
- Bouton, M. E., & Moody, E. W. (2004). Memory processes in classical conditioning. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 28, 663-674.
- Bouton, M. E., Todd, T. P., Vurbic, D., & Winterbauer, N. E. (2011). Renewal after the extinction of free operant behavior. *Learning & Behavior*, 39, 57-67.
- Bouton, M. E., Westbrook, R. F., Corcoran, K. A., & Maren, S. (2006). Contextual and temporal modulation of extinction: Behavioral and biological mechanisms. *Biological Psychiatry*, 60, 352-360.
- Bremner, J. D., Vermetten, E. V., Afzal, N., & Vythilingam, M. (2004). Deficits in verbal declarative memory function in women with childhood sexual abuse-related posttraumatic stress disorder. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, 192, 643-649.
- Broadbent, N. J., Squire, L. R., & Clark, R. E. (2006). Reversible hippocampal lesions disrupt water maze performance during both recent and remote memory tests. *Learning & Memory*, 13, 187-191.
- Brown, J. (1958). Some test of the decay theory of immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 10, 10-21.
- Brown, M. F., Yang, S. Y., & DiGian, K. A. (2002). No evidence for overshadowing or facilitation of spatial pattern learning by visual cues. *Animal Learning & Behavior*, 30, 363-375.
- Brown, P. L., & Jenkins, H. M. (1968). Autoshaping the pigeon's key peck. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 11, 1-8.
- Brown, R., & Herrnstein, R. J. (1975). *Psychology*. Boston: Little Brown.
- Burgess, N., Jackson, A., Hartley, T., & O'Keefe, J. (2000). Predictions derived from modeling the hippocampal role in navigation. *Biological Cybernetics*, 83, 301-312.
- Burkitt, J., Widman, D., & Saucier, D. E. (2007). Evidence for the influence of testosterone in the performance of spatial navigation in a virtual water maze in women but not in men. *Hormones and Behavior*, 51, 649-654.

- Calton, J. L., Mitchell, K. G., & Schachtman, T. R. (1996). Conditioned inhibition produced by extinction of a conditioned stimulus. *Learning & Motivation*, 27, 335-361.
- Cánovas, R., Espínola, M., Iribarne, L. & Cimadevilla, J. M. (2008). A new virtual task to evaluate human place learning. *Behavioural Brain Research*, 190, 112-118.
- Capaldi, E. J. (1966). Partial reinforcement: A hypothesis of sequential effects. *Psychological Review*, 73, 459-477.
- Carr, H., & Watson, J. B. (1908). Orientation in the white rat. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 18, 27-44.
- Chamizo, V. D. (2002). Spatial learning: Conditions and basic effects. *Psicológica*, 23, 33-57.
- Chamizo, V. D., & Mackintosh, N. J. (1989). Latent learning and latent inhibition in maze discriminations. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 41B, 21-31.
- Chamizo, V. D., Artigas, A. A., Sansa, J., & Banterla, F. (2011). Gender differences in landmark learning for virtual navigation: The role of distance to a goal. *Behavioral Processes*, 88, 20-26.
- Chamizo, V. D., Aznar-Casanova, J. A., & Artigas, A. A. (2003). Human overshadowing in a virtual pool: Simple guidance is a good competitor against locale learning. *Learning and Motivation*, 34, 262-281.
- Chamizo, V. D., Rodríguez, C. A., Espinet, A., & Mackintosh, N. J. (2012). Generalization decrement and not overshadowing by associative competition among pairs of landmarks in a navigation task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 38, 255-265.
- Chamizo, V. D., Sterio, D., & Mackintosh, N. J. (1985). Blocking and overshadowing between intra-maze and extra-maze cues: a test of the independence of locale and guidance learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B, 235-253.
- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23, 149-178.
- Chun, M. M., & Phelps, E. A. (1999). Memory deficits for implicit contextual information in amnesic subjects with hippocampal damage. *Nature Neuroscience*, 2, 844-847.
- Cholvin, T., Loureiro, M., Cassel, R., Cosquer, B., Herbeaux, K., de Vasconcelos, A. P., & Cassel, J. C. (2014). Dorsal hippocampus and medial prefrontal cortex each contribute to the retrieval of a recent spatial memory in rats. *Brain Structure and Function*. Publicación anticipada en línea. doi: 10.1007/s00429-014-0894-6
- Cimadevilla, J. M., Cánovas, R., Iribarne, L., Soria, A., & López, L. (2011). A virtual-based task to assess place avoidance in humans. *Journal of Neuroscience Methods*, 196, 45-50.
- Cimadevilla, J. M., López, F., Nieto, L., Aguirre, M. J., & Fernández, R. (2009). Lidocaine, tetrodotoxin and their effect on consolidation of spatial memory. *Psicothema*, 21, 471-474.

- Cimadevilla, J. M., Miranda, R., López, L., & Arias, J. L. (2005). Partial unilateral inactivation of the dorsal hippocampus impairs spatial memory in the MWM. *Cognitive Brain Research*, 25, 741-746.
- Cimadevilla, J. M., Miranda, R., López, L., & Arias, J. L. (2008). Bilateral and unilateral hippocampal inactivation did not differ in their effect on consolidation processes in the MWM. *International Journal of Neuroscience*, 118, 619-626.
- Clark, B. J., Hines, D. J., Hamilton, D. A., & Wishaw, I. Q. (2005). Movements of exploration intact in rats with hippocampal lesions. *Behavioural Brain Research*, 30, 91-99.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 398, 272-274.
- Cohen, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved learning and retention of pattern analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, 210, 207-209.
- Conwill, R. M., & Motzkin, D. P. (1994). Encoding of the unconditioned stimulus in Pavlovian conditioning. *Animal Learning & Behavior*, 22, 384-394.
- Crespo, P., Rodríguez, C. A., & Chamizo, V. D. (2013). Learning in a navigation task: The role of salience of pairs of landmarks and sex differences. *Anuario de Psicología*, 42, 361-376.
- D'Hooge, R., & De Deyn, P. (2001). Applications of the Morris water maze in the study of learning and memory. *Brain Research Reviews*, 36, 60-90.
- da Silva, W. C., Bonini, J. S., Bevilaqua, L. R. M., Medina, J. H., Izquierdo, I., & Cammarota, M. (2007). Inhibition of mRNA synthesis in the hippocampus impairs consolidation and reconsolidation of spatial memory. *Hippocampus*, 18, 29-39.
- Daneri, M. F., & Muzio, R. N. (2013). Bloqueo y ensombrecimiento en un grupo de vertebrados filogenéticamente antiguo: los anfibios. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 45, 185-200.
- Daneri, M. F., Casanave, E. B., & Muzio, R. N. (2011). Control of spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*). *Journal of Comparative Psychology*, 125, 296-307.
- Davachi, L., Mitchell, J. P., & Wagner, A. D. (2003). Multiple routes to memory: Distinct medial temporal lobe processes build item and source memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 2157-2162.
- Delamater, A. R. (1996). Effects of several extinction treatments upon the integrity of Pavlovian stimulus-outcome association. *Animal Learning & Behavior*, 24, 437-449.
- Delamater, A. R., & Westbrook, R. F. (2014). Psychological and neural mechanisms of experimental extinction: A selective review. *Neurobiology of Learning and Memory*, 108, 38-51.
- Dember, W. N., & Fowler, H. (1958). Spontaneous alternation behavior. *Psychological Bulletin*, 55, 412-428.

- Devan, B. D., Goad, E. H., & Petri, H. L. (1996). Dissociation of hippocampal and striatal contributions to spatial navigation in the water maze. *Neurobiology of Learning and Memory*, 66, 305-323.
- Devan, B. D., McDonald, R. J., & White, N. M. (1999). Effects of medial and lateral caudate-putamen lesions on place- and cue-guided behaviors in the water maze: relation to thigmotaxis. *Behavioural Brain Research*, 100, 5-14.
- Devan, B. D., & White, N. W. (1999). Parallel information processing in the dorsal striatum: relation to hippocampal function. *The Journal of Neuroscience*, 19, 2789-2798.
- Diamond, J. (2006). *Colapso. Por qué unas sociedades perduran y otras desaparecen*. México: De Bolsillo.
- Dickinson, A. (1980). *Teorías actuales del aprendizaje animal*. España: Debate.
- Domjan, M., Lyons, R., North, N. C., & Bruell, J. (1986). Sexual pavlovian conditioned approach behavior in male Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 100, 413-21.
- Dorokhov, V. B., Kozhedub, R. G., Arseniev, G. N., Kozhechkin, S. N., Ukraintseva, Yu. V., Kulikov, M. A., Manolov, A. I., & Kovalzon, V. M. (2012). Effects of sleep deprivation on consolidation of spatial memory in rats after one-day training in a Morris water maze. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 42, 1032-1039.
- Drapeau, E., Mayo, W., Aourousseau, Le Moal, M., Piazza, P. V., & Abrous, D. N. (2003). Spatial memory performances of aged rats in the water maze predict levels of hippocampal neurogenesis. *Proceedings of the National Academy of Science*, 100, 14385-14390.
- Driscoll, I., Hamilton, D.A., Yeo, R. A., Brooks, W. M., & Sutherland, R. J. (2005). Virtual navigation in humans: the impact of age, sex, and hormones on place learning. *Hormones and Behavior*, 47, 326-335.
- Doty, B. A., & Doty, L. A. (1966). Facilitative effects of amphetamine on avoidance conditioning in relation to age and problem difficulty. *Psychopharmacologia*, 9, 234-241.
- Dudai, Y. (2004). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51-86.
- Duncan, C. P. (1949). The retroactive effect of electroshock on learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 42, 32-44.
- Durlach, P. D., & Rescorla, R. A. (1980). Potentiation rather than overshadowing in flavor aversion learning: An analysis in terms of within-compound associations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 6, 175-187.
- Ebbinghaus, H. (1913). *Memory. A Contribution to Experimental Psychology*. New York: Teachers College, Columbia University.
- Ehlers, A., & Clark, D. M. (2000). A cognitive model of posttraumatic stress disorder. *Behaviour Research and Therapy*, 38, 319-345.

- Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or a memory space? *Neuron*, 23, 209-226.
- Eichenbaum, H., & Fortin, N. (2003). Episodic memory and the hippocampus: It's about time. *Current Directions in Psychological Science*, 12, 53-57.
- Ekstrom, A., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., & Fried, I. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature*, 425, 184-187.
- Elmes, D. G. (1988). Interference in spatial memory. *Journal of Experimental psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 14, 668-675.
- Escobar, A. I., & Silva, A. H. (2002). Anatomía funcional de las emociones. En C. Escobar Briones & R. A. Aguilar Roblero (Eds.), *Motivación y conducta: Sus bases biológicas* (pp. 319-343). México: Manual Moderno.
- Fajnerová, I., Rodriguez, M., Levcík, D., Konrádová, L., Mikoláš, P., Brom, C., Stuchlík, A., Vlcek, K., & Horáček, J. (2014). A virtual reality task based on animal research – spatial learning and memory in patients after the first episode of schizophrenia. *Frontiers on Behavioral Neuroscience*, 8, 1-15.
- Fanselow, M. S. (2000). Contextual fear, gestalt memories, and the hippocampus. *Behavioral Brain Research*, 110, 73-81.
- Fantino, E. (2001). Context: A central concept. *Behavioural Processes*, 54, 95-110.
- Ferrara, M., Iaria, G., de Gennaro, L., Guariglia, C., Cursio, G., Tempesta, D., & Bertini, M. (2006). The role of sleep in the consolidation of route learning in humans: A behavioural study. *Brain Research Bulletin*, 71, 4-9.
- Fitting, S., Allen, G. L., & Wedell, D. H. (2007). Remembering places in space: A human analog study of the Morris water maze. En T. Barkowsky, M. Knauff, G. Ligozat, & D. R. Montello (Eds.), *Spatial Cognition V: Reasoning, Action, Interaction* (pp. 59–75). Berlin: Springer.
- Florian, C., & Roullet, P. (2004). Hippocampal CA3-region is crucial for acquisition and memory consolidation in Morris water maze task in mice. *Behavioural Brain Research*, 154, 365-374.
- Forcano, L., Santamaría, J., Mackintosh, N. J., & Chamizo, V. D. (2009). Single landmark learning in rats: Sex differences in a navigation task. *Learning and Motivation*, 40, 46-61.
- Foreman, N., Stirk, J., Pohl, J., Mandelkow, L., Lehnung, M., Herzog, A., & Leplow, B. (2000). Spatial information transfer from virtual to real versions of the Kiel locomotor maze. *Behavioural Brain Research*, 112, 53-61.
- Foster, D. J., Morris, R. G. M., & Dayan, P. (2000). Models of hippocampally dependent navigation, using the temporal difference learning rule. *Hippocampus*, 10, 1-16.
- Foucaud, J., Burns, J. G., & Mery, F. (2010). Use of spatial information and search strategies in a water maze analog in *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 5, e15231.

- Frick, K. M., Stillner, E. T., & Berger-Sweeney, J. (2000). Mice are not little rats: Species differences in a one-day water maze task. *Learning and Memory*, 11, 3461-3465.
- Gaffan, E. A., & Davies, J. (1981). The role of exploration in win-shift and win-stay performance on a radial maze. *Learning and Motivation*, 12, 282-299.
- Galea, L. A. M., & Kimura, D. (1993). Sex differences in route learning. *Personality and Individual Differences*, 14, 53-65.
- Galea, L. A. M., Kavaliers, M., & Ossenkopp, K. P. (1996). Sexually dimorphic spatial learning in meadow *microtus pennsylvanicus* and deer mice *peromyscus maniculatus*. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 195-200.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge: MIT Press.
- Garcia, J., & Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- García-Gutiérrez, A., & Rosas, J. M. (2003). Recuperación de la relación clave-consecuencia por el cambio de contexto después de la interferencia en aprendizaje causal. *Psicológica*, 24, 243-269.
- Geary, D. (2005). *El origen de la mente. Evolución del cerebro, cognición e inteligencia*. México: Manual Moderno.
- Glaser, O. C. (1910). The formation of habits at high speed. *The Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 20, 165-184.
- Glickman, S. E., Higgins, T. J., & Isaacson, R. L. (1970). Some effects of hippocampal lesions on the behavior of mongolian gerbils. *Physiology and Behavior*, 5, 931-938.
- Godden, D. R., & Baddeley, A. D., (1975). Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *British Journal of Psychology*, 66, 325-331.
- Good, M. (2002). Spatial memory and hippocampal function: Where are we now? *Psicológica*, 23, 109-138.
- Good, M., & Honey, R. C. (1991). Conditioning and contextual retrieval in hippocampal rats. *Behavioral Neuroscience*, 105, 499-509.
- Goodrich-Hunsaker, N. J., Livingstone, S. A., Skelton, R. W., & Hopkins, R. O. (2009). Spatial deficits in a virtual water maze in amnesic participants with hippocampal damage. *Hippocampus*, 20, 481-491.
- Graham, M., Good, M. A., McGregor, A., & Pearce, J. M. (2006) Spatial learning based on the shape of the environment is influenced by properties of the objects forming the shape. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 32, 44-59.
- Gresack, J. E., & Frick, K. M. (2003). Male mice exhibit better spatial working and reference memory than females in a water-escape radial arm maze task. *Brain Research*, 982, 98-107.
- Griffin, D. R., & Speck, G. B. (2004). New evidence of animal consciousness. *Animal Cognition*, 7, 5-18.
- Hall, G. (2002). Associative structures in pavlovian and instrumental conditioning. En C. R. Gallistel (Ed.), *Steven's handbook of experimental psychology*, (vol. 3, pp. 1-45). Nueva York: John Wiley & Sons.

- Hamilton, D. A., & Sutherland, R. J. (1999). Blocking in human place learning: Evidence from virtual navigation. *Psychobiology*, 27, 453-461.
- Hamilton, D. A., Johnson, T. E., Redhead, E. S., & Verney, S. P. (2009). Control of rodent and human spatial navigation by room and apparatus cues. *Behavioural Processes*, 81, 154-169.
- Hamilton, D. A., Rosenfelt, C. S., & Whishaw, I. Q. (2004). Sequential control of navigation by locale and taxon cues in Morris water task. *Behavioral Brain Research*, 154, 385-397.
- Hamilton, D., Driscoll, I., & Sutherland, R. J. (2002). Human place learning in a virtual Morris water task: some important constraints on the flexibility of place navigation. *Behavioral Brain Research*, 129, 159-170.
- Hampson, E. (1995). Spatial cognition in humans: Possible modulation by androgens and estrogens. *Journal of Psychiatry and Neurosciences*, 20, 397-404.
- Hardt, O., Hupbach, A., & Nadel, L. (2009). Factors moderating blocking in human place learning: The role of task instructions. *Learning & Behavior*, 37, 42-59.
- Harrison, F. E., Hosseini, A. H., McDonald, M. P., & May, J. M. (2009). Vitamin C reduces spatial learning deficits in middle-aged and very old APP/PSEN1 transgenic and wild-type mice. *Pharmacology Biochemistry & Behavior*, 93, 443-450.
- Hartley, T., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & Burgess, N. (2003). The well-worn route and the path less traveled: Distinct neural bases of route following and wayfinding in humans. *Neuron*, 37, 877-888.
- Havermans, R. C., Keuker, J., Lataster, T., & Jansen, A. (2005). Contextual control of extinguished conditioned performance in humans. *Learning & Motivation*, 36, 1-19.
- Healy, D. J., & Drugan, R. C. (1996). Escapable stress modulates retention of spatial learning in rats: preliminary evidence for involvement of neurosteroids. *Psychobiology*, 24, 110-117.
- Herry, C., Ciocchi, S., Senn, V., Demmou, L., Müller, C., & Lüthi, A. (2008). Switching on and off fear by distinct neuronal circuits. *Nature*, 454, 600-606.
- Hirsh, R. (1974) The hippocampus and contextual retrieval of information from memory: A theory. *Behavioral Biology*, 12, 421-444.
- Hollup, S. A., Molden, S., Donnett, J. G., Moser, MB., & Moser, E. I. (2001). Accumulation of hippocampal place fields at the goal location in an annular watermaze task. *The Journal of Neuroscience*, 21, 1635-1644.
- Horne, M. R., & Pearce, J. M. (2009). A landmark blocks searching for a hidden platform in an environment with a distinctive shape after extended pre-training. *Learning and Behavior*, 37, 167-178
- Horne, M. R., & Pearce, J. M. (2010). Conditioned inhibition and superconditioning in an environment with a distinctive shape. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 36, 381-394.
- Hull, C., L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.

- Iaria, G., Petrides, M., Dagher, A., Pike, B., & Bohbot, V. D. (2003). Cognitive strategies dependent on the hippocampus and caudate nucleus in human navigation: variability and change with practice. *The Journal of Neuroscience*, 23, 5945-5952.
- Ingebritsen, O. C. (1933). Coordinating mechanisms of the spinal cord. *Genetic Psychology Monographs*, 13, 483-555.
- Izquierdo, I., Medina, J. H., Vianna, M. R. M., Izquierdo, L. A., & Barros, D. M. (1999). Separate mechanisms for short- and long-term memory. *Behavioural Brain Research*, 103, 1-11.
- Jacobs, L. F., Gaulin, S. J., Sherry, D.F., Hoffman, G.E. (1990). Evolution of spatial cognition: Sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87, 6349-6352.
- Jacobs, W. J., Laurance, H. E., & Thomas, K. G. F. (1997). Place learning in virtual space I: Acquisition, overshadowing, and transfer. *Learning and Motivation*, 28, 521-541.
- Jacobs, W. J., Thomas, K. G. F., Laurance, H. E., & Nadel, L. (1998). Place learning in virtual space II: Topographical relations as one dimension of stimulus control. *Learning and Motivation*, 29, 288-308.
- Janmaat, K. R. L., Ban, S. D., & Boesch, C. (2013). Chimpanzees use long-term spatial memory to monitor large fruit trees and remember feeding experiences across seasons. *Animal Behaviour*, 86, 1183-1205.
- Jenkins, H. M., & Harrison, R. H. (1960). Effects of discrimination training on auditory generalization. *Journal of Experimental Analysis Behavior*, 59, 246-253.
- Jerison, H. J. (1976). Principles of the Evolution of the Brain and Behavior. En R.B. Masterton, W. Hodos, H. Jerison (Eds.), *Evolution, Brain and Behavior. Persistent Problems* (pp. 23-45) New Jersey: LEA, Hillsdale.
- Johnson, A., & Crowe, D. A. (2009). Revisiting Tolman, his theories and cognitive map. *Cognitive Critique*, 1, 43-73.
- Kamin, L.J. (1969). Predictability, surprise, attention and conditioning. En B. A. Campbell & R. M. Church (Eds.), *Punishment and aversive behavior*, (pp. 279-296). N. Y.: Appleton-Century-Crofts
- Karpicke, J., Christoph, G., Peterson, G., & Hearst, E. (1977). Signal location and positive versus negative conditioned suppression in the rat. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3, 105-118.
- Keeton, W. T. (1974). The orientational and navigational basis of homing in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 5, 47-132.
- Kehoe, E. J., & Macrae, M. (1997). Saving in animal learning: Implications for relapse and maintenance after therapy. *Behavior Therapy*, 141-155.
- Keller, F. S., & Schoenfeld, W. N. (1950). *Principles of Psychology*. Nueva York, EU: Appleton-Century-Croft, INC.
- Kelly, D. M., & Gibson, B. M. (2007). Spatial navigation: Spatial learning in real and virtual environments. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 2, 11-124.

- Kennedy, P. J., & Shapiro, M. L. (2004). Retrieving memories via internal context requires the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 24, 6979–6985.
- Kesner, R. P., Bolland, B. L., & Dakis, M. (1993). Memory for spatial locations, motor responses, and objects: Triple dissociation among the hippocampus, caudate nucleus, and extrastriate visual cortex. *Experimental Brain Research*, 93, 462-470.
- King, J. A., Trinkler, I., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & Burgess, N. (2004). The hippocampal role in spatial memory and the familiarity–recollection distinction: A case study. *Neuropsychology*, 18, 405– 417.
- Knierim, J. J., Lee, I., & Hargreaves, E. L. (2006). Hippocampal place cells: parallel input streams, subregional processing, and implications for episodic memory. *Hippocampus*, 16, 755-764.
- Konorski, J. (1948). *Conditioned reflexes and neuron organization*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Konorski, J. (1967). *Integrative activity of the brain*. Chicago: University of Chicago Press.
- Konorski, J. (1974). Classical and instrumental conditioning: The general laws of connection between “centers”. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 34, 5-13.
- Kosaki, Y., Austen, J. M., & McGregor, A. (2013). Overshadowing of geometry learning by discrete landmarks in the water maze: Effects of relative salience and relative validity of competing cues. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 39, 126-139.
- Krebs, J. R. (1990). Food-storing birds: Adaptive specialization in brain and behavior? *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 329, 153-160.
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Healy, S. D., Perry, V. H., & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proceedings of the National Academy of Science*, 86, 1388-1392.
- Lashley, K. S., & Ball, J. (1929). Spinal conduction and kinesthetic sensitivity in the maze habit. *Journal of Comparative Psychology*, 9, 71-105.
- Lattal, K. M., & Abel, T. (2001). Different requirements for protein synthesis in acquisition and extinction of spatial preferences and context-evoked fear. *The Journal of Neuroscience*, 21, 5773-5780.
- Lattal, K. M., Honarvar, S., & Abel, T. (2004). Effects of post-session injections of anisomycin on the extinction of a spatial preference and on the acquisition of a spatial reversal preference. *Behavioural Brain Research*, 153, 327–339
- Lattal, K. M., Mullen, M. T., & Abel, T. (2003). Extinction, renewal and spontaneous recovery of a spatial preference in the water maze. *Behavioral Neuroscience*, 117, 1017-1028.
- Lavenex, P., & Amaral, D. G. (2000). Hippocampal-neocortical interaction: a hierarchy of associativity. *Hippocampus*, 10, 420-430.
- Leahey, T. H. (2004). *Historia de la psicología*. México: Pearson Education.
- Leising, K. J., & Blaisdell, A. P. (2009). Associative basis of landmark learning and integration in vertebrates. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 4, 80-102.

- Leising, K. J., Garlick, A., & Blaisdell, A. P. (2011). Overshadowing between landmarks on the touchscreen and in ARENA with pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 37, 488-494.
- León, S. P., Abad, M. J. F., & Rosas, J. M. (2010). The effect of context change on simple acquisition disappears with increased training. *Psicologica*, 31, 49-63.
- Lewejohann, L., Pickel, T., Sachser, N., & Kaiser, S. (2010). Wild genius - domestic fool? Spatial learning abilities of wild and domestic guinea pigs. *Frontiers in Zoology*, 7.
- Livingstone, S. A., & Skelton, R. W. (2007). Virtual environment navigation tasks and the assessment of cognitive deficits in individuals with brain injury. *Behavioural Brain Research*, 185, 21-31.
- López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y., & Salas, C. (2004). Diferentes estrategias de aprendizaje espacial en tortugas reveladas mediante un procedimiento de inmersión en un laberinto radial. *Psicológica*, 25, 147-162.
- Lovibond, P. F. (2004). Cognitive processes in extinction. *Learning & Memory*, 11, 495-500.
- Lucke, S., Lachnit, H., Koenig, S., & Uengoer, M. (2013). The informational value of contexts affects context-dependent learning. *Learning & Behavior*, 41, 285-297.
- Ludwig, N., Tang, H. M., Gohil, B. C., & Botero, J. M. (2004). Detecting location-specific neuronal firing rate increases in the hippocampus of freely-moving mice. *Brain Research*, 1014, 97-109.
- Luque, D., Cobos, P. L., & López, F. J. (2005). Procesos de razonamiento causal en la interferencia entre señales. En N. J. Vila & J. M. Rosas (Eds.), *Aprendizaje causal y recuperación de la información* (pp. 18-30). España: Del lunar.
- Mackintosh, N. J. (1971). An analysis of overshadowing and blocking. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 23, 118-125.
- Mackintosh, N. J. (1974). *The psychology of animal learning*. San Diego: Academic Press.
- Mackintosh, N. J. (1975). A theory of attention: Variations in the associability of stimuli reinforcement. *Psychological Review*, 82, 276-298.
- Mackintosh, N. J., & Reese, B. (1979). One-trial overshadowing. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 31, 519-526.
- Macphail, E. M. (1987). The comparative psychology of intelligence. *Behavioural and Brain Sciences*, 10, 645-695.
- Macphail, E. M. (2002). The role of the avian hippocampus in spatial memory. *Psicológica*, 23, 93-108.
- Maei, H. R., Zaslavsky, K., Teixeira, C. M., & Frankland, P. W. (2009). What is the most sensitive measure of water maze probe test performance? *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 3, 1-9.
- Maguire, E. A., Frackowiak, R. S. J., & Frith, C. D. (1996). Learning to find your way: A role for the human hippocampal region. *Proceedings of the Royal Society of London*, 263, 1745-1750.

- Maguire, E. A., Frackowiak, R. S., & Frith, C. D. (1997). Recalling routes around London: activation of the right hippocampus in taxi drivers. *The Journal of Neuroscience*, 17, 7103-7110.
- Maguire, E. A., Gadian, D. G., Johnsrude, I. S., Good, C. D., Ashburner, J., Frackowiak, R. S. J., & Frith, C. D. (2000). Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 4398-4403.
- Maier, R. (2001). *Comportamiento animal. Un enfoque evolutivo y ecológico*. México: McGrawHill.
- Manns, J. R., & Eichenbaum, H. (2009). A cognitive map for object memory in the hippocampus. *Learning & Memory*, 16, 616-624.
- Maren, S., & Holt, W. (2000). The hippocampus and contextual memory retrieval in Pavlovian conditioning. *Behavioural Brain Research*, 110, 97-108.
- Maren, S., Anagnostaras, S. G., & Fanselow, M. S. (1998). The startled seahorse: is the hippocampus necessary for contextual fear conditioning? *Trends in Cognitive Science*, 2, 39-42.
- Maren, S., Phan, K. L., & Liberzon, I. (2013). The contextual brain: Implications for fear conditioning, extinction and psychopathology. *Nature Reviews Neuroscience*, 14, 417-428.
- Marshall, B. S., Gokey, D. S., Green, P. L., & Rashotte, M. E. (1979). Spatial location of first-and second-order visual conditioned stimuli in second-order conditioning of the pigeon's keypeck. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 13, 133-136.
- Martin, A., & Chao, L. L. (2001). Semantic memory and the brain: structure and processes. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 194-201.
- Matheis, R. J., Schultheis, M. T., Tiersky, L. A., DeLuca, J., Millis, S. R., & Rizzo, A. (2007). Is learning and memory different in a virtual environment? *Clinical Neuropsychology*, 21, 146-161.
- Matus-Amat, P., Higgins, E. A., Barrientos, R. M., & Rudy, J. W. (2004). The role of the dorsal hippocampus in the acquisition and retrieval of context memory representations. *The Journal of Neuroscience*, 24, 2431-2439.
- McGaughey, J. L. (2000). Memory – a century of consolidation. *Science*, 287, 248-251.
- McGregor, A., Horne, M. R., Esber, G. O. R., & Pearce, J. M. (2009). Absence of overshadowing between a landmark and geometric cues in a distinctively shaped environment: A test of Miller and Shettleworth (2007). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 35, 357-370.
- Medina, J. H., Schöeder, N., & Izquierdo, I. (1999). Two different properties of short- and long-term memory. *Behavioural Brain Research*, 103, 119-121.
- Méndez-Couz, M., Conejo, N. M., Vallejo, G., & Arias, J. L., (2014). Spatial memory extinction: A c-Fos protein mapping study. *Behavioural Brain Research*, 260, 101-110.

- Metz, G. A., Kolb, B., & Whishaw, I. Q. (2005). Neuropsychological test. En: I. A. Whishaw & B. Kolb (Eds.), *The behavior of the laboratory rat* (pp. 475-498). Nueva York: Oxford University Press.
- Miller, R. R., Barnet, R. C., & Grahame, N. J. (1995). Assessment of the Rescorla-Wagner model. *Psychological Bulletin*, 117, 363-386.
- Miller, R. R., & Escobar, M. (2001). Contrasting acquisition-focused and performance-focused models of acquired behavior. *Current Directions in Psychological Science*, 10, 141-145.
- Miller, R. R., & Matzel, L. D. (1988). The comparator hypothesis: A response rule for the expression of associations. En G. H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. 22, pp. 51-92). San Diego: Academic Press.
- Miller, N. Y., & Shettleworth, S. J. (2007) Learning about environmental geometry: An associative model. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 33, 191-212.
- Milner, B., Squire, L. R., & Kandel, E. R. (1998). Cognitive neuroscience and the study of memory. *Neuron*, 20, 445-468.
- Mineka, S., Mystkowski, J. L., Hladek, D., & Rodriguez, B. I. (1999). The effects of changing contexts on return of fear following exposure therapy for spider fear. *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 67, 599-604.
- Mitchell, C. J., De Houwer, J. & Lovibond, P. F. (2009). The propositional nature of human associative learning. *Behavioral and Brain Science*, 32, 183-246.
- Miyoshi, E., Wietzikoski, E. C., Bortolanza, M., Boschen, S. L., Canteras, N. S., Izquierdo, I., & Da Cunha, C. (2012). Both the dorsal hippocampus and the dorsolateral striatum are needed for rat navigation in the Morris water maze. *Behavioural Brain Research*, 226, 171-178.
- Mizumori, S. J. Y., Puryear, C. B., & Marting, A. K. (2009). Basal ganglia contributions to adaptive navigation. *Behavioural Brain Research*, 199, 32-42.
- Mizunami, M., Weibrecht, J. M., & Strausfeld, N. J. (1998). Mushroom bodies of the cockroach: their participation in place memory. *Journal of Comparative Neurology*, 402, 520-37.
- Moffat, S. D., Hampson, E., & Hatzipantelis, M. (1998). Navigation in a “virtual” maze: Sex differences and correlation with psychometric measures of spatial ability in humans. *Evolution and Human Behavior*, 19, 73-78.
- Monfils, M. H., Cowansage, K. K., Klann, E., & Le Doux, J. E. (2009). Extinction reconsolidation boundaries: key to persistent attenuation of fear memories. *Science*, 324, 951-955.
- Morellini, F. (2013). Spatial memory tasks in rodents: what do they model? *Cell Tissue Research*, 354, 273-286.
- Morris, R. G. M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.

- Morris, R. G. M. (1984). Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, 11, 47-60.
- Morris, R. (2013). Neurobiology of Learning and Memory. D. W. Pfaff (Ed.), *Neuroscience in the 21st Century* (pp. 2173-2211). New York: Springer.
- Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., & O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesion. *Nature*, 297, 681-683.
- Moscovitch, M., Nadel, L., Winocur, G., Gilboa, A., & Rosenbaum, R. S. (2006). The cognitive neuroscience of remote episodic, semantic and spatial memory. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 179-190.
- Moser, M. B., & Moser, E. I. (1998). Distributed encoding and retrieval of spatial memory in the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 18, 7535-7542.
- Mueller, S. C., Jackson, C. P. T., & Skelton, R. W. (2008). Gender differences in a virtual water maze: an eye tracking and pupillometry study. *Behavioural Brain Research*, 193, 209-215.
- Myers, K. M., & Davis, M. (2002). Behavioral and neural analysis of extinction. *Neuron*, 36, 567-584.
- Nadel, L. (1991). The hippocampus and space revisited. *Hippocampus*, 1, 221-229.
- Nadel, L., & Hardt, O. (2004). The spatial brain. *Neuropsychology*, 18, 473-476.
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current Opinion in Neurobiology*, 7, 217-227.
- Nadel, L., Thomas, K. G. F., Laurance, H. E., Skelton, R., Tal, T., & Jacobs, W. J. (1998). Human place learning in a computer generated arena. In C. Freska, C. Habel & K. F. Wender (Eds.), *Spatial Cognition. An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 399-427). Germany: Springer.
- Nelson, J. B., Sanjuan, M. C., VadilloRuiz, S., Pérez, J., & León, S. P. (2011). Experimental renewal in human participants. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 37, 58-70.
- O'Keefe, J. (1976). Place units in the hippocampus of the freely moving rat. *Experimental Neurology*, 51, 78-109.
- O'Keefe, J. & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Oxford University Press.
- O'Keefe, J., & Conway, D. H. (1978). Hippocampus place units in the freely moving rat: Why they fire where they fire. *Experimental Brain Research*, 31, 573-590.
- O'Keefe, J., & Conway, D. H. (1980). On the trail of the hippocampal engram. *Physiological Psychology*, 8, 229-238.
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, 34, 171-175.
- O'Keefe, J., & Speakman, A. (1987). Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 68, 1-27.
- Ofstad, T. A., Zuker, C. S., & Reiser, M. B. (2011). Visual place learning in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 474, 204-208.

- Olton, D. S., & Schlosberg, P. (1978). Food-searching strategies in young rats: Win-shift predominates over win-stay. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 609-618.
- Olton, D. S. (1978). Characteristics of spatial memory. En: S. H. Hulse, H. Fowler, & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior* (pp. 341-373). Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Processes: Animal Behaviour Processes*, 2, 97-116.
- Ono, T., Tamura, R., & Nakamura, K. (1991). The hippocampus and space: Are there "place neurons" in the monkey hippocampus? *Hippocampus*, 1, 253-257.
- Packard, M. G., & McGaugh, J. L. (1996). Inactivation of hippocampus or caudate nucleus with lidocaine differentially affects expression of place and response learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 65, 65-72.
- Papini, M. R. (2008). *Comparative psychology. Evolution and development of behavior*. New York: Psychology Press.
- Pavlov, I. (1927). *Conditioned reflexes*. Inglaterra: Oxford University Press.
- Pearce, J. M. (1987). A model for stimulus generalization in Pavlovian conditioning. *Psychological Review*, 94, 61-73.
- Pearce, J. M. (2009). The 36th Sir Frederick Bartlett Lecture: An associative analysis of spatial learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 62, 1665-1684.
- Pearce, J. M., & Bouton, M. (2001). Theories of associative learning in animals. *Annual Review of Psychology*, 52, 111-139.
- Pearce, J. M., & Hall, G. (1980). A model for Pavlovian learning: variations in the effectiveness of conditioned stimuli but not of unconditioned stimuli. *Psychological Review*, 87, 532-552.
- Pearce, J. M., Graham, M., Good, M. A., Jones, P. M., & McGregor, A. (2006). Potentiation, overshadowing and blocking of spatial learning based on the shape of the environment. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 32, 201-214.
- Pearce, J. M., & Mackintosh, N. J. (2010). Two theories of attention: A review and a possible integration. En C. J. Mitchell & M. E. Le Pelley (Eds.), *Attention and associative learning: From brain to behavior* (pp. 11-40) Oxford: Oxford University Press.
- Peck, C. A., & Bouton, M. E. (1990). Context and performance in aversive-to-appetitive and appetitive-to-aversive transfer. *Learning & Motivation*, 21, 1-21.
- Pineño, O., & Matute, H. (2000). Interference in human predictive learning when associations share a common element. *International Journal of Comparative Psychology*, 13, 16-33.
- Poldrack, R. A., & Packard, M. G. (2003). Competition among multiple memory systems: converging evidence from animal and human brain studies. *Neuropsychologia*, 41, 245-251.

- Postma, A., Jager, G., Kessels, R. P., Koppeschaar, H. P., & van Honk, J. (2004). Sex differences for selective forms of spatial memory. *Brain and Cognition*, 54, 24-34.
- Potegal, M. (1972). The caudate nucleus egocentric localization system. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 32, 479-494.
- Poucet, B. (1985). Spatial behaviour of cats in cue-controlled environments. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B, 155-179.
- Poucet, B., Chapuis, N., Durup, M., & Thinus-Blanc, C. (1986). A study of exploratory behavior as an index of knowledge in hamsters. *Animal Learning & Behavior*, 14, 93-100.
- Poucet, B., Lenck-Santini, P. P., Hok, V., Save, E., Banquet, J. P., Gaussier, P., & Muller, R. U. (2004). Spatial navigation and hippocampal place cell firing: The problem of goal encoding. *Reviews in Neurosciences*, 15, 89-107.
- Prados, J. (1999). Latent inhibition in a navigation task: Evidence for the use of associative processes in spatial memory. *Psicologica*, 20, 151-162.
- Prados, J. (2011). Blocking and overshadowing in human geometry learning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 37, 121-126.
- Prados, J., Artigas, A. A., & Sansa, J. (2007). Preexposure effects in the spatial domain: Dissociation between latent inhibition and perceptual learning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 33, 115-123.
- Prados, J., Manteiga, D., & Sansa, J. (2003). Recovery effects after extinction in the Morris swimming pool navigation task. *Learning & Behavior*, 31, 299-304.
- Prados, J., Sansa, J., & Artigas, A.A. (2008). Partial reinforcement effects on learning and extinction of place preferences in the water maze. *Learning and Behavior*, 36, 311-318.
- Premack, D. (2007). Human and animal cognition: Continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 13861-13867.
- Quirk, G. J., & Muller, D. (2008). Neural mechanisms of extinction learning and retrieval. *Neuropsychopharmacology*, 33, 56-72.
- Ramos, J. M. J. (2002). ¿Es necesario el hipocampo para el aprendizaje espacial? *Revista de Neurología*, 34, 1142-1151.
- Redhead, E. S., & Hamilton, D. A. (2007). Interaction between locale and taxon strategies in human spatial learning. *Learning and Motivation*, 38, 262-283.
- Redhead, E. S., & Hamilton, D. A. (2009). Evidence of blocking with geometric cues in a virtual watermaze. *Learning and Motivation*, 40, 15-34.
- Redhead, E. S., Hamilton, D. A., Parker, M. O., Chan, W., & Allison, C. (2013). Overshadowing of geometric cues by a beacon in a spatial navigation task. *Learning & Behavior*, 41, 179-191.
- Redhead, E. S., Roberts, A., Good, M., & Pearce, J. M. (1997). Interaction between piloting and beacon homing by rats in a swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 340-350.

- Reid, A. K., & Staddon, J. E. R. (1998). A dynamic route-finder for the cognitive map. *Psychological Review*, 105, 585-601.
- Rescorla R. A. (1968). Probability of shock in the presence and absence of CS in fear conditioning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 66, 1-5.
- Rescorla, R. A. (1969). Pavlovian conditioned inhibition. *Psychological Bulletin*, 72, 77-94.
- Rescorla, R. A. (1988). Behavioral studies of pavlovian conditioning. *Annual Review of Neurosciences*, 11, 329-352.
- Rescorla, R. A. (1997). Response-inhibition in extinction. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 50B, 238-252.
- Rescorla, R. A. (2001). Experimental extinction. En R. R. Mowrer & S. B. Klein (Eds.), *Handbook of contemporary learning theories* (pp. 119-154). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Rescorla, R. A. (2004). Spontaneous recovery varies inversely with the training-extinction interval. *Learning & Behavior*, 32, 401-408.
- Rescorla, R. A., & Cunningham, C. (1979). Spatial contiguity facilitates pavlovian second-order conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, 5, 152-161.
- Rescorla, R. A., & Holland, P. C. (1982). Behavioral studies of associative learning in animals. *Annual Review of Psychology*, 33, 265-308.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. (1972). A theory of pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A. Black & W. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: current research and theory* (pp. 64-99). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Restle, F. (1957). Discriminations of cues in mazes: A resolution of "Place-vs-Response" question. *Psychological Review*, 64, 217-228.
- Reynolds, G. S. (1961). Attention in the pigeon. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 4, 203-208.
- Riecke, B. E., van Veen, H. A. H. C., & Bülhoff, H. H. (2002). Visual homing is possible without landmarks: a path integration study in virtual reality. *Presence*, 11, 443-473.
- Riedel, G., Micheau, J., Lam, A. G., Roloff, E., Martin, S. J., Bridge, H., Hoz, L., Poeschel, B., McCulloch, J., & Morris, R. G. (1999). Reversible neural inactivation reveals hippocampal participation in several memory processes. *Nature Neuroscience*, 2, 898-905.
- Robbins, S. R. (1990). Mechanisms underlying spontaneous recovery in autoshaping. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 235-249.
- Rodrigo, T. (2002). Navigational strategies and models. *Psicológica*, 23, 3-32.
- Rodrigo, T., & Prados, J. (2003). Aprendizaje asociativo y aprendizaje especial: historia de una línea de investigación (1981-2001). En J. Vila, J. Nieto, & J. M. Rosas (Eds.), *Investigación contemporánea en aprendizaje asociativo* (pp. 7-20). España: del lunar.
- Rodrigo, T., Arall, M., & Chamizo, V. D. (2005). Blocking and unblocking in a navigation

- task. *Psicológica*, 26, 229-241.
- Rodrigo, T., Artigas, A. A., & Chamizo, V. D. (2007). Aprendizaje y cognición espacial: de Tolman a Morris. En: O. Pineño, M. A. Vadillo, & H. Matute (Eds.), *Psicología del aprendizaje* (pp. 177-204). España: @becedario.
- Rodrigo, T., Chamizo, V. D., McLaren, I. P. L. & Mackintosh, N. J. (1997). Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, 23, 110-118.
- Rodríguez, C. A., Chamizo, V. D. & Mackintosh, N. J. (2011). Overshadowing and blocking between landmark learning and shape learning: the importance of sex differences. *Learning & Behavior*, 39, 324-335.
- Rosas, J. M., & Callejas-Aguilera, J. E. (2006). Context switch effects on acquisition and extinction in human predictive learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 32, 461-474.
- Rosas, J. M., Callejas-Aguilera, J. E., Ramos-Álvarez, M. M., & Abad, M. J. F. (2006). Revision of Retrieval theory of forgetting: What does make information context specific? *International Journal of Psychology and Psychological Therapy*, 6, 147-166.
- Ross, S. P., Skelton, R. W., & Mueller, S. C. (2006). Gender differences in spatial navigation in virtual space: implications when using virtual environments in instruction and assessment. *Virtual Reality*, 10, 175-184.
- Rossato, J. I., Bevilacqua, L. R. M., Medina, J. H., Izquierdo, I., & Cammarota, M. (2006). Retrieval induces hippocampal-dependent reconsolidation of spatial memory. *Learning & Memory*, 13, 431-440.
- Rothbaum, B. O., & Schwartz, A. C. (2002). Exposure therapy for posttraumatic stress disorder. *American Journal of Psychotherapy*, 56, 59-75.
- Ruddle, R. A., & Péruch, P. (2004). Effects of proprioceptive feedback and environmental characteristics on spatial learning in virtual environments. *International Journal of Human Computer Studies*, 60, 299-326.
- Saito, K., & Watanabe, S. (2005). Experimental analysis of spatial learning in goldfish. *The Psychological Record*, 55, 647-662.
- Sánchez-Carrasco, L., & Nieto, J. (2009). Recuperación de respuestas: Una revisión de la evidencia y del modelo de recuperación de información. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 35, 45-59.
- Sánchez-Moreno, J. Rodrigo, T., Chamizo, V. D., & Mackintosh, N. J. (1999). Overshadowing in the spatial domain. *Animal Learning and Behavior*, 27, 391-398.
- Sandstrom, N. J., Kauffman, J., & Huettel, S. A. (1998). Males and females use different distal cues in a virtual environment navigation task. *Cognitive Brain Research*, 6, 351-360.
- Sansa, J., & Prados, J. (2003). Ensombrecimiento entre puntos de referencia en una tarea de navegación. *Psicológica*, 24, 17-29.

- Sansa, J., Rodrigo, T., Santamaría, J. J., Manteiga, R. D., & Chamizo, V. D. (2009). Conditioned inhibition in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 35, 566-577.
- Sara, S. J. (2000). Retrieval and reconsolidation: Toward a neurobiology of remembering. *Learning & Memory*, 7, 73-84.
- Save, E., & Poucet, B. (2005). Piloting. En: I. A. Whishaw & B. Kolb (Eds.), *The behavior of the laboratory rat* (pp. 393-400). Nueva York: Oxford University Press.
- Sawa, K., Leising, K. J., & Blaisdell, A. P. (2005). Sensory preconditioning in spatial learning using touch screen task in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 31, 368-375.
- Scarlet, J., Campese, V., & Delamater, A. R. (2009). Sensory-specific associations in flavor-preference reversal learning. *Learning & Behavior*, 37, 179-187.
- Schachtman, T. R., Threlkeld, R., & Meyer, K. (2000). Retention of conditioned inhibition produced by extinction. *Learning & Motivation*, 31, 283-300.
- Scharlock, D. P. (1955). The role of extramaze cues in place and response learning. *Journal of Experimental Psychology*, 50, 249-254.
- Schulz, D., Huston, J. P., Jezek, K., Haas, H. L., Roth-Härer, A., Selbach, O., & Luhmann, H. J. (2002). Water maze performance, exploratory activity, inhibitory avoidance and hippocampal plasticity in aged superior and inferior learners. *European Journal of Neurosciences*, 16, 2175-2185.
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 20, 11-21.
- Shettleworth, S. J. (2002). Spatial behavior, food storing, and the modular mind. En M. Bekoff, C. Allen, & G. M. Bughhardt (Eds.), *The Cognitive Animal* (pp. 123-128). London, England: The MIT Press.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution and behavior*. New York, EUA: Oxford University Press.
- Shohamy, D., & Turk-Browne, N. B. (2013). Mechanisms for widespread hippocampal involvement in cognition. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142, 1159-1170.
- Schulz, D., Buddenberg, T., & Huston, J. P. (2007). Extinction-induced “despair” in the water maze, exploratory behavior and fear: Effects of chronic antidepressant treatment. *Neurobiology of Learning and Memory*, 87, 624-634.
- Schulz, D., Houston, J. P., Buddenberg, T., & Topic, B. (2007). “Despair” induced by extinction trials in the water maze: Relationship with measures of anxiety in aged and adult rats. *Neurobiology of Learning and Memory*, 87, 309-323.
- Schulz, D., Topic, B., De Souza Silva, M. A., & Huston, J. P. (2004). Extinction-induced immobility in the water maze and its neurochemical concomitants in aged and adult rats: A possible model for depression? *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 128-141.

- Siegel, S. (1982). Pharmacological habituation and learning. En: M. L. Commons, R. I. Herrnstein & A. R. Wagner (Eds.), *Quantitative analyses of behavior III: Acquisition* (pp. 195-217). Cambridge, Massachusetts: Ballinger.
- Siegford, J. M., Rucker, G., & Zanella, A. J. (2008). Effects of pre weaning exposure to a maze on stress responses in pigs at weaning and on subsequent performance in spatial and fear related tests. *Applied Animal Behavior Science*, 110, 189-202.
- Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organisms: an experimental analysis*. Oxford, Inglaterra: Appleton-Century.
- Skinner, B. F. (1950). Are theories of learning necessary? *The Psychological Review*, 57, 193-216.
- Skinner, B. F. (1953). *Ciencia y conducta humana*. Barcelona: Martínez Roca.
- Skinner, B. F. (1973). *Más allá de la libertad y la dignidad*. Barcelona: Fontanella.
- Slamecka, N. J., & Ceraso, J. (1960). Retroactive and proactive inhibition of verbal learning. *Psychological Bulletin*, 57, 449-475.
- Small, W. S. (1901). Experimental study of the mental processes of the rat. II. *The American Journal of Psychology*, 12, 206-239.
- Sociedad Mexicana de Psicología (2010). *Código ético del psicólogo*. México: Trillas.
- Spetch, M. L. (1995). Overshadowing in landmark learning: Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 166-181.
- Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Sallie A. Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., & O'Keefe, J. (2001). Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain*, 124, 2476-2489.
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 171-177.
- Sutherland, N. S., & Mackintosh, N. J. (1971). *Mechanisms of animal discrimination learning*. New York: Academic Press.
- Suzuki, S., Augerinos, G., & Black, A. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, 11, 1-18.
- Suzuki, A., Josselyn, S. A., Frankland, P. W., Masushige, S., Silva, A. J., & Kida, S. (2004). Memory reconsolidation and extinction have distinct temporal and biochemical signatures. *The Journal of Neuroscience*, 24, 4787-4795.
- Sweatt, J. D. (2004). Hippocampal function in cognition. *Psychopharmacology*, 174, 99-110.
- Szapiro, G., Galante, J. M., Barros, D. M., Levi de Stein, M., Vianna, M. R. M., Izquierdo, L. A., Izquierdo, I., & Medina, J. H. (2002). Molecular mechanisms of memory retrieval. *Neurochemical Research*, 27, 1491-1498.
- Thomas, K. G. F., Hsu, M., Laurance, H. E., Nadel, L., & Jacobs, W. J. (2001). Place learning in virtual space. III: Investigation and application of three training

- procedures in the study of human spatial navigation. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers*, 33, 21-37.
- Thomas, B. L., Larsen, N., & Ayres, J. J. B. (2003). Role of context similarity in ABA, ABC, and AAB renewal paradigms: Implications for theories of renewal and for treating human phobias. *Learning and Motivation*, 34, 410-436.
- Thomas, D. R., & Sherman, L. (1986). An assessment of the role of handling cues in “spontaneous recovery” after extinction. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 46, 305-314.
- Thorndike, E. L. (1914). *The psychology of learning*. New York: Teachers College.
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal intelligence: Experimental studies*. New York, Macmillan.
- Tolman, E. C. (1932). *Purposive Behavior in Animals and Men*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Reviews*, 55, 189-208.
- Tolman, E. C., & Honzik, C. H. (1930). Introduction and removal of reward, and maze performance in rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 257-275.
- Tolman, E. C., Ritchie, B. F., & Kalish, D. (1946a). Studies in spatial learning: I. Orientation and short-cut. *Journal of Experimental Psychology*, 36, 13-24.
- Tolman, E. C., Ritchie, B. F., & Kalish, D. (1946b). Place vs. response learning. *Journal of Experimental Psychology*, 36, 224-229.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. En E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Tulving, E., & Thomson, D. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological Review*, 80, 352-373.
- Tyson, A. (2013). What do we know about spatial navigation, and what else could model-based fMRI tell us? *Einstein Journal of Biology & Medicine*, 29, 32-39.
- Üngör, M., & Lachnit, H. (2008) Dissociations among ABA, ABC, and AAB recovery effects. *Learning and Motivation*, 39, 181-195.
- van Gerven, D. J. H., Schneider, A. N., Wuitchik, D. M., & Skelton, R. W. (2012). Direct measurement of spontaneous strategy selection in a virtual Morris water maze shows females choose an allocentric strategy at least as often as males do. *Behavioural Neuroscience*, 126, 465-478.
- Varvel, S. A., & Lichtman, A. H. (2002). Evaluation of CB₁ receptor knockout mice in the Morris water maze. *The Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutic*, 301, 915-924.
- Vicens, P., Redolat, R. & Carrasco, M.C. (2003). Aprendizaje espacial y laberinto de agua: metodología y aplicaciones. *Psicothema*, 15, 539-544.
- Vila, J., Romero, M., & Rosas, J. M. (2002). Retroactive interference after discrimination reversal decreases following temporal and physical context changes in human subjects. *Behavioural Processes*, 59, 47-54.

- von Frisch, K. (1967). *The dance language and orientation of bees*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press.
- Vorhees, C. V., & Williams, M. T. (2006). Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *National Protocols*, 1, 848-858.
- Waller, M. B., Waller, P. F., & Brewster, L. A. (1960). A maze water for use in studies of drive and learning. *Psychological Reports*, 7, 99-102.
- Warburton, E. C., Morgan, A., Baird, A. L., Muir, J. L., & Aggleton, J. P. (1999). Does pretraining spare the spatial deficit associated with anterior thalamic damage in rats? *Behavioral Neuroscience*, 113, 956-967.
- Watson, J. B. (1907). Kinaesthetic and organic sensations: Their role in the reactions of the White rat to the maze. *Psychological Reviews Monograph Supplement*, 33.
- Watson, J. B. (1914). *Behavior: An introduction to comparative psychology*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Watson, J. B., & Lashley, K. S. (1915). *Homing and related activities of birds*. Washington: Carnegie Institute.
- Wessnitzer, J., Mangan, M., & Webb, B. (2008). Place memory in crickets. *Proceedings of the National Academy of Science B*, 275, 915-921.
- Whishaw, I. Q., & Tomie, J. A. (1997). Perseveration on place reversals in spatial swimming pool tasks: Further evidence for place learning in hippocampal rats. *Hippocampus*, 7, 361-370.
- Wiener, S. I. (1993). Spatial and behavioral correlates of striatal neurons in rats performing a self-initiated navigation task. *The Journal of Neuroscience*, 73, 3802-3817.
- Williams, D., Butler, M. & Overmier, B. (1990). Expectancies of reinforcer location and quality as cues for a conditional discrimination in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 3-13.
- Wilson, P. N., & Alexander, T. (2008). Blocking of spatial learning between enclosure geometry and a local landmark. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 34, 1369-1376.
- Wilson, P. N., & Alexander, T. (2010). Enclosure shape influences cue competition effects and goal location learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 63, 1552-1567.
- Woodworth, R. S., & Schlosberg, H. (1938). *Experimental psychology*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Woolley, D. G., Laeremans, A., Gantois, I., Mantini, D., Vermaercke, B., Op de Beeck, H. P., Swinnen, S. P., Wenderoth, N., Arckens, L., & D'Hooge, R. (2013). Homologous involvement of striatum and prefrontal cortex in rodent and human water maze learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 3131-3136.
- Wright, A. A. (2010). Functional relationships for determining similarities and differences in comparative cognition. *Behavioural Processes*, 85, 246-251.

- Xu, J., Evensmoen, H. R., Lehn, H., Pintzka, C. W., & Håberg, A. K. (2010). Persistent posterior and transient anterior medial temporal lobe activity during navigation. *NeuroImage*, 52, 1654-1666.
- Yartsev, M. M., & Ulanovsky, N. (2013). Representation of three-dimensional space in the hippocampus of flying bats. *Science*, 340, 367-372.
- Yin, H. H., & Knowlton, B. J. (2004). Contributions of striatal subregions to place and response learning. *Learning & Memory*, 11, 459-463.
- Young, S. L., Bohenek, D. L., & Fanselow, M. S. (1994). NMDA processes mediate anterograde amnesia of contextual fear conditioning induced by hippocampal damage: immunization against amnesia by context preexposure. *Behavioral Neuroscience*, 108, 19-29.