

EVOLUCIÓN DE FENÓMENOS BÁSICOS DE APRENDIZAJE EN TAREAS DE MEMORIA ESPACIAL: BLOQUEO, ENSOMBRECIMIENTO E INHIBICIÓN LATENTE EN ANFIBIOS*

EVOLUTION OF BASIC LEARNING PHENOMENA IN SPATIAL MEMORY TASKS: BLOCKING, OVERSHADOWING AND LATENT INHIBITION IN AMPHIBIANS

MARÍA FLORENCIA DANERI** Y RUBÉN NÉSTOR MUZIO***

*Trabajo financiado con el subsidio UBACYT-P052 de la Universidad de Buenos Aires (UBA) y el PIP 3196 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

**Doctora en Ciencias Biológicas. Profesora investigadora de la Facultad de Psicología de la Universidad de Buenos Aires (UBA). E-Mail: flordaneri@yahoo.com

***Doctor en Ciencias Biológicas. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Profesor Asociado Regular de la Facultad de Psicología de la Universidad de Buenos Aires (UBA), Director del Grupo de Aprendizaje y Cognición Comparada del Laboratorio de Biología del Comportamiento (IBYME) y Director de los subsidios UBACYT P052 y PIP 3196 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). E-Mail: rnmuzio@gmail.com
Laboratorio de Biología del Comportamiento. Grupo de Aprendizaje y Cognición Comparada. Instituto de Biología y Medicina Experimental (IBYME). Vuelta de Obligado 2490
(C1428ADN) Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina.

RESUMEN

En este artículo se describen desde una perspectiva comparativa los fenómenos de *bloqueo*, *ensombrecimiento* e *inhibición latente*, enfatizando su presencia en tareas de *aprendizaje espacial*. Estos fenómenos de aprendizaje, ampliamente observados en otras clases de vertebrados e invertebrados, han sido recientemente descritos por primera vez en *anfibia*s, un grupo de vertebrados con un cerebro filogenéticamente antiguo. Tomando como modelo al sapo terrestre *Rhinella arenarum*, se revisarán los tres fenómenos de aprendizaje asociativo mencionados en una situación de aprendizaje espacial: (1) bloqueo entre claves visuales asociadas a una meta, (2) *ensombrecimiento* de una clave visual lejana por la presencia de una clave cercana y (3) inhibición latente debida a la pre-exposición a una clave visual. Todos los entrenamientos se llevaron a cabo en una arena circular de color blanco, uti-

lizando agua como recompensa. Dentro de la arena, se distribuyeron cuatro piletas de acrílico en forma de cruz contra las paredes laterales (sólo una tenía acceso a la recompensa). En las paredes interiores de la arena circular se colocaron varias señales visuales para guiar a los animales. Los resultados obtenidos en sapos indican que estos fenómenos, observados previamente en aves y mamíferos, también se encuentran en este grupo (utilizando un paradigma de aprendizaje espacial con claves visuales cercanas y lejanas). Este primer registro en anfibios sugiere que los mecanismos biológicos de estos fenómenos de aprendizaje han surgido muy tempranamente en el curso de la evolución de los vertebrados totalmente terrestres y que los mismos han sido fuertemente conservados. El análisis comparado de estos hallazgos contribuirá a mejorar el entendimiento de los mecanismos biológicos que subyacen al aprendizaje espacial, en busca de patrones funcionales comunes con otras clases de verte-

brados y potencialmente presentes en un ancestro común.

Palabras clave: Bloqueo; Ensombrecimiento; Inhibición latente; Aprendizaje espacial; Anfibios.

ABSTRACT (CORREGIDO)

This article describes *blocking*, *overshadowing* and *latent inhibition* phenomena from a comparative perspective, emphasizing their presence in *spatial learning* tasks. These learning phenomena, previously observed in other vertebrates and invertebrates classes, have been recently reported for the first time in *amphibians*, a vertebrate group with a phylogenetically ancient brain. We use the terrestrial toad *Rhinella arenarum* as animal model to analyze the three mentioned associative phenomena in a spatial learning situation: (1) blocking between visual cues associated to a goal, (2) overshadowing of a distant visual cue by the presence of a nearby cue, and (3) latent inhibition generated by the pre-exposure to a visual cue. All trainings were conducted in a white circular arena, using water as reward. Inside the arena, four green acrylic containers were distributed in a cross shape against the side walls (only one with access to reward). On the inner walls of the circular arena they were placed several visual cues for guiding animals. In all studies described in this article toads were partially dehydrated to motivate them to search for water. In the blocking situation, experimental animals had the rewarded container signaled by a visual cue on the wall above the container. In the second phase of training other visual cue was added. The results revealed that in these animals the prior training with only one of the visual cues blocked the association of the reward with the other cue, when both cues were then presented simultaneously to indicate the position of reward. In the overshadowing situation, experimental animals had from the beginning the rewarded container signaled by two visual cues on the wall, one to 10 cm right (named near cue), and the other placed approximately 70 cm to the left (between the adjacent pool and the opposite, named far cue). The results indicated that the location of a visual cue located away from reward was overshadowed by the presence of a nearby cue. Finally, in the situation of

latent inhibition, animals of pre-exposed group had five previous training sessions, where a visual cue was presented without reward. Then, when in the subsequent training this visual cue signaled the reward, animals pre-exposed needed more sessions to reach the asymptote of learning compared to other non-pre-exposed animals. Therefore, the pre-exposure to the visual cue (i.e., unreinforced exposure to the stimulus) significantly retarded the acquisition, delaying the association of this cue with the reward. Taking into account that these phenomena have been observed previously in birds and mammals, this first record in amphibians (using a spatial learning paradigm with near and far visual cues) suggests that biological mechanisms of these learning phenomena have emerged very early in the course of the evolution of fully terrestrial vertebrates and that they have been strongly preserved. With regard to the underlying neural substrates, the relationship of the hippocampal formation with the processes of learning and spatial memory is a constant in all vertebrate species studied. Analyzing the particular case of amphibians, compared with other groups of tetrapods, their telencephalon has a simple organization (in the evolutionary sense non-derived). In this aspect, the *medial pallium*, region in the dorso-medial quadrant of the hemisphere, is considered homologous to the mammalian hippocampal formation (based on their topographic position, its interconnections with other telencephalic areas and neurohistochemical data). Heretofore, the dependence of spatial learning with the functioning of the medial cortex was thought to be a primitive character of amniotes. However, this feature can now be extended to the group of amphibians, as recently has been observed that the lesion of the *medial pallium* impairs spatial learning. Thus, the evidence collected until this moment in amphibians suggests that this relationship may have emerged more earlier than previously thought.

On the whole, the comparative analyzes of these findings will contribute to a better understanding of the biological mechanisms underlying spatial learning, thereby looking for common functional patterns with other vertebrate classes, potentially present in a common ancestor.

Key words: Blocking; Overshadowing; Latent inhibition; Spatial learning; Amphibians.

INTRODUCCIÓN

Un proceso de aprendizaje está generalmente acompañado por un cambio gradual en el comportamiento. Cuando ocurre este cambio, se asume como una consecuencia de la actividad nerviosa y su estudio se usa para probar si el funcionamiento del cerebro del individuo ha cambiado a través de la experiencia (Lüddecke, 2003). Desde la perspectiva de la Psicología Comparada, un comportamiento aprendido debe ser analizado bajo condiciones que permitan establecer su función en relación con las demandas del ambiente y para determinar su valor adaptativo éste debe ser asociado con la historia natural de la especie en estudio (Lüddecke, 2003; Papini, 2002, 2009).

Al analizar ciertas habilidades cognitivas, como la posibilidad de orientación en el espacio mediante el aprendizaje espacial, surge la incógnita de cómo ha aparecido esta capacidad en términos evolutivos. Una de las maneras de intentar resolver este enigma es realizando un análisis comparado de la conducta en grupos filogenéticamente antiguos tales como anfibios, reptiles y aves (Muzio, 2013; Papini, 2002, 2009).

Si se analiza la capacidad de aprendizaje espacial en vertebrados en general, varios estudios han demostrado que los mamíferos y las aves pueden utilizar diferentes estrategias para la orientación en el espacio, basadas en múltiples sistemas de aprendizaje con el objetivo de orientarse y luego retornar al propio territorio-hogar (López, Broglio, Rodríguez, Thinus-Blanc & Salas, 1999). A pesar de la importancia de los estudios comparativos para comprender la estructura y el funcionamiento del aprendizaje espacial y los sistemas de memoria en vertebrados (Sherry & Schacter, 1987), sólo unos pocos han analizado los mecanismos del aprendizaje espacial en vertebrados filogenéticamente más antiguos tales como peces (López et al., 1999), tortugas (Grisham & Powers, 1990; López, Vargas, Gómez & Salas, 2003) y lagartijas (Day, Ismail & Wilczynski, 2003), siendo muy pocos los que lo han hecho en anfibios (Daneri, Casanave & Muzio, 2011, 2015a; Muzio, 2013).

Los estudios naturalistas de la conducta migratoria en anfibios (Freeland & Martin, 1985; Gallardo, 1987; Tunner, 1992) parecerían sugerir que pueden utilizar diferentes estrategias espaciales, similares a aquellas observadas en mamíferos. Los movimientos de los anfibios están generalmente guiados por una conducta de orientación destinada a elegir la distancia más corta hacia la meta a fin de minimizar el riesgo de predación y deshidratación. Individuos de muchas especies de anfibios desplazados de su territorio son capaces de relocalizar sitios conocidos utilizando una variedad de claves direccionales y mecanismos de orientación (Sinsch, 1987). La información sensorial obtenida de una potencial clave está jerarquizada y es específica para cada especie, e incluso para cada población; esto permite maximizar el uso de la información disponible en los ambientes naturales (Sinsch, 2006).

Para estudiar los mecanismos subyacentes al aprendizaje espacial en anfibios en un marco comparativo, se han revisado tres fenómenos básicos de aprendizaje: el bloqueo, el *ensombrecimiento* y la inhibición latente entre claves visuales. La presencia de estos fenómenos ha sido ampliamente demostrada en varios grupos de vertebrados, incluyendo mamíferos, y algunos recientemente observados en anfibios en nuestro laboratorio (Daneri, Casanave & Muzio, 2015b; Daneri & Muzio, 2013). Los anfibios representan un grupo de transición entre el modo de vida acuático y terrestre entre los vertebrados, por ello su estudio es central para comprender los mecanismos evolutivos asociados a la colonización de la tierra y todas las adaptaciones vinculadas en este proceso (Muzio, 2013). La información obtenida en este tipo de análisis comparado es entonces clave para el estudio de la evolución de estos fenómenos, ya que analizar su presencia en anfibios permite sentar las bases para luego describir los mecanismos neurales que subyacen a estos aprendizajes. El objetivo final es la búsqueda de patrones funcionales comunes con otras clases de vertebrados, potencialmente presentes en un ancestro común (Muzio, 2013).

BLOQUEO Y ENSOMBRECIMIENTO

Se ha observado que el entrenamiento previo con una sola clave (Estímulo Condicionado - EC1) interfiere la asociación del refuerzo con otra clave (EC2) cuando en una segunda fase de entrenamiento, ambas claves (EC1 + EC2) son presentadas simultáneamente señalando la posición del refuerzo (Estímulo Incondicionado - EI). Este fenómeno se denomina *bloqueo*. El bloqueo se da cuando el establecimiento previo de un elemento de una clave compuesta como señal del reforzador reduce o bloquea lo que se puede aprender acerca del segundo (Kamin, 1969). El Cuadro 1 resume los detalles principales del procedimiento. Existe una gran cantidad de trabajos que muestran la presencia del fenómeno de bloqueo en diferentes grupos de vertebrados e incluso invertebrados, bajo distintas condiciones de entrenamiento (ver Cuadro 2). En todos ellos se observa un fuerte bloqueo entre claves, sin importar la naturaleza de las mismas, ya que se ha observado con claves olfatorias, visuales, auditivas e incluso estructurales.

En algunas situaciones de entrenamiento donde se ofrecen dos claves se evidencia otro fenómeno, donde la clave más conspicua suele ensombrecer a la otra, quitándole poder de asociación con el reforzador. Surge entonces el término *ensombrecimiento*, que se refiere al hecho de que una segunda clave, muy conspicua y saliente, le quita poder asociativo a la primera clave menos conspicua (Kamin, 1969; Pavlov, 1927). El Cuadro 1 también resume los detalles principales del procedimiento de *ensombrecimiento*. Muchos estudios (ver Cuadro 2) muestran este fenómeno en distintas condiciones de entrenamiento, utilizando diferentes modelos experimentales, desde caracoles terrestres hasta humano (Chamizo, Sterio & Mackintosh, 1985) y verificaron por primera vez la existencia de los fenómenos de bloqueo y *ensombrecimiento* usando claves visuales locales en una tarea de aprendizaje espacial en ratas. Estos trabajos permitieron luego desarrollar una serie de análisis de dichos fenómenos, en los cuales se pudo determinar que las claves espaciales que

rodean a un laberinto de Morris pueden afectar al aprendizaje de esta tarea de modo similar a los estímulos condicionados en el condicionamiento clásico o a los estímulos discriminativos en el condicionamiento instrumental (Rodrigo, Chamizo, McLaren & Mackintosh, 1997; Sánchez-Moreno, Rodrigo, Chamizo & Mackintosh, 1999).

El efecto de bloqueo entre claves visuales en un contexto de aprendizaje espacial también ha sido reportado en humanos utilizando una versión computarizada del laberinto de Morris (Hamilton & Sutherland, 1999). Los sujetos inicialmente entrenados para localizar una meta invisible con un determinado conjunto de claves, tuvieron un pobre desempeño al intentar localizar la meta cuando fueron probados con un grupo de claves agregadas con posterioridad (encontrándose un claro efecto de bloqueo).

El *ensombrecimiento* entre claves visuales ha sido descrito anteriormente por Spetch (1995), quien realizó un análisis comparado de experimentos en palomas y humanos utilizando una pantalla táctil y claves generadas por computadora. En este estudio se observó que en ambas especies, el control adquirido sobre la respuesta (picotear en las palomas y presionar en los humanos) por una clave a una distancia dada del objetivo se reducía en presencia de otra clave más cercana. Estos resultados son una clara demostración de *ensombrecimiento* debido a la proximidad espacial relativa de una clave visual frente a otra. Este fenómeno de ensombrecimiento también ha sido hallado en humanos utilizando un procedimiento de navegación virtual (Chamizo, 2002).

En nuestro laboratorio se realizó una serie de experimentos que permitió determinar por primera vez la existencia de los fenómenos de bloqueo y *ensombrecimiento* en anfibios, con un paradigma de aprendizaje espacial (Daneri & Muzio, 2013). A continuación se hace una breve descripción de estos estudios previos. Primero, cabe señalar que como es habitual en todos nuestros estudios en anfibios, en ambas situaciones se utilizaron machos adultos del sapo terrestre *Rhinella arenarum* parcialmente deshidratados (al 80% de su peso para motivar la búsqueda de agua). Los en-

trenamientos se desarrollaron en una arena circular de color blanco (86 cm de diámetro y 100 cm de altura), usando agua deionizada como reforzador (ver Figura 1). En el aparato experimental se ubicaron cuatro piletas idénticas de acrílico color verde (12 x 10 x 4 cm) distribuidas en cruz contra las paredes laterales, donde sólo una permitía el acceso al refuerzo. En las paredes internas de la arena circular se ubicaron distintas claves visuales (de 10 x 10 cm, realizadas en goma eva) para que los animales se orientaran. En todos estos estudios los animales tuvieron un entrenamiento que constaba de una sesión diaria con tres ensayos cada una, comenzando cada ensayo ubicados en el centro de la arena circular. La principal variable dependiente utilizada fue el porcentaje de respuestas correctas, aunque también se registraron otras, como el promedio de sesiones hasta alcanzar el criterio de aprendizaje y la latencia de recorrido.

En el experimento de bloqueo, en una primera etapa de entrenamiento (18 sesiones), el grupo experimental tenía la piletta reforzada señalada por una clave visual (rombo rojo o panel rayado) pegada sobre la pared de la arena circular a 10 cm sobre la piletta. En una segunda etapa (16 sesiones) se agregó otra clave visual (la clave a bloquear, rombo rojo o panel rayado, según lo que hubieran recibido en la primera etapa). A los sujetos del grupo control sólo se les administró esta segunda etapa, donde la piletta reforzada siempre estaba señalada por las dos claves visuales ubicadas sobre la piletta (rombo rojo y cuadrado rayado). Los resultados de los ensayos de prueba revelaron que en los animales del grupo experimental, el entrenamiento previo con una sola de las claves visuales bloqueó la asociación del refuerzo con la otra clave (reflejado por un menor porcentaje de respuestas correctas) cuando, en la segunda fase del experimento, ambas claves fueron presentadas simultáneamente señalando la posición del refuerzo. Este fenómeno no se observó en los animales del grupo control (sin exposición previa), donde cada una de las dos claves de presentación simultánea fue asociada exitosamente con el reforzador. Este resultado demuestra que el bloqueo entre claves visuales

durante el aprendizaje espacial es un fenómeno generalizado, presente en una amplia variedad de vertebrados, que incluye también a los anfibios (Daneri & Muzio, 2013).

En el experimento de *ensombrecimiento*, los animales experimentales tenían la piletta reforzada señalada por las dos claves visuales pegadas sobre la pared blanca de la arena a 10 cm de altura: la primera, ubicada a 10 cm a la derecha de la piletta reforzada (denominada *clave cercana*) y la segunda, colocada aproximadamente a 70 cm a la izquierda sobre la pared que estaba entre la piletta contigua y la opuesta (denominada *clave lejana*). Los animales del grupo control tenían la piletta reforzada señalada por sólo una clave visual lejana (ubicada también a la izquierda, sobre la pared que estaba entre la piletta contigua y la opuesta a la piletta reforzada). Luego de 24 sesiones de adquisición, los resultados de los ensayos de prueba indicaron que la ubicación de una clave visual localizada lejos del refuerzo fue ensombrecida por la presencia de una clave cercana (en los animales del grupo experimental el estímulo lejano no adquirió ningún valor predictivo, mostrando un bajo porcentaje de respuestas correctas). Este fenómeno no se observó en los animales del grupo control, donde la clave lejana fue estrechamente asociada con la presencia del reforzador y pudo ser utilizada con éxito para predecir su posición. Estos resultados mostraron claramente que el fenómeno de *ensombrecimiento* también está presente en anfibios (Daneri & Muzio, 2013).

Globalmente, el conjunto de resultados anteriores sugiere que el bloqueo y el *ensombrecimiento* entre claves son fenómenos presentes en un amplio grupo de seres vivos, incluyendo tanto vertebrados como invertebrados. El hallazgo de estos dos fenómenos de aprendizaje en anfibios se suma a los resultados anteriores y apoya la idea de un origen evolutivo temprano de los mismos.

INHIBICIÓN LATENTE

La *inhibición latente* es un fenómeno que se observa cuando la exposición previa a un

estímulo, en ausencia de un reforzador, retarda significativamente el condicionamiento subsecuente de ese estímulo cuando se presenta seguido de un reforzador o un EI (Lubow, 1973). El Cuadro 1 también resume los detalles principales del procedimiento de inhibición latente. Actualmente, la interferencia generada por la pre-exposición no reforzada a un estímulo sobre el condicionamiento subsiguiente a ese estímulo está bien establecida y ha sido demostrada en una amplia variedad de especies y procedimientos (ver Cuadro 2). Sin embargo, existe menos consenso acerca de la explicación de este fenómeno (De la Casa & Lubow, 2005; Mackintosh, 1974). La interpretación del fenómeno de inhibición latente puede verse desde dos puntos de vista: como una forma de habituación, o como una pérdida en el valor de predicción. En el primer caso, la presentación repetida de un estímulo puede reducir su novedad; el sujeto se familiariza con él y ya no se sorprende con su presentación. Visto en este sentido, la inhibición latente sería una forma de habituación. En el segundo caso, el estímulo se presenta repetidamente sin ser seguido por otro evento, perdiendo así el valor predictivo que puede tener un estímulo novedoso. Como el condicionamiento involucra el establecimiento de un estímulo como predictor de un evento, este cambio en el valor predictivo subyace a la baja asociabilidad del estímulo pre-expuesto (Mackintosh, 1983).

Con respecto a la presencia del fenómeno de inhibición latente en un contexto de aprendizaje espacial, existe evidencia previa en un trabajo de Chamizo y Mackintosh (1989) realizado con ratas y utilizando un laberinto elevado con distintos tipos de claves visuales tanto intra como extra laberinto. En esta situación pudo demostrarse que la pre-exposición no reforzada a uno de los brazos del laberinto que tenía sus paredes coloreadas retrasó la adquisición del aprendizaje una vez que se introdujo el reforzador.

Nuestro grupo de trabajo también ha llevado a cabo una serie de experimentos con el fin de establecer si el fenómeno de inhibición latente se observa en anfibios (Daneri, Casanave & Muzio, 2015b). Al igual que en los

experimentos de bloqueo y de ensombrecimiento, en estos estudios previos se utilizaron machos adultos del sapo terrestre *Rhinella arenarum* parcialmente deshidratados (al 80% de su peso) y entrenados en una arena circular, usando agua como reforzador. Sobre las paredes internas de la arena se ubicaron distintas claves visuales cercanas para que los animales se orientaran. Los animales del grupo pre-expuesto tuvieron cinco sesiones previas al entrenamiento, en las que se presentaba una clave visual sin reforzador. Luego, cuando en el entrenamiento posterior esta clave visual señalaba la recompensa, al comparar el número promedio de sesiones hasta lograr el aprendizaje de este grupo pre-expuesto con otro grupo no pre-expuesto, se observó una diferencia significativa: los animales del grupo pre-expuesto necesitaron más entrenamiento para llegar a la asíntota de aprendizaje (aproximadamente 16 sesiones, en tanto que sólo 10 sesiones en promedio para el grupo sin pre-exposición). Por lo tanto, la pre-exposición a la clave visual (exposición no reforzada del estímulo) retrasó significativamente la adquisición, demorando la asociación de este estímulo con el reforzador.

Estos resultados revelan entonces por primera vez que los anfibios también presentan el fenómeno de inhibición latente usando claves visuales en una situación de aprendizaje espacial (Daneri et al., 2015b).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En primer lugar, el conjunto de resultados obtenidos en nuestro laboratorio indica que por primera vez los fenómenos de bloqueo, *ensombrecimiento* e inhibición latente (previamente documentados en otros vertebrados e incluso en invertebrados), también están presentes en anfibios. Esta información confirma el paralelismo establecido entre el aprendizaje espacial mediante el uso de claves visuales proximales y otras formas de aprendizaje, las que estarían gobernadas por las mismas leyes asociativas. En este sentido, en términos generales, el conjunto de estos fenómenos (observados en una situación

de aprendizaje espacial o no) comparten una dinámica asociativa común, ya que todos ellos son fenómenos proactivos de procesamiento de la información (i.e., memorias previas interfieren con la adquisición de nuevos aprendizajes) (Loy, Fernandez & Acebes, 2006). Por lo tanto, es altamente probable que los procesos de aprendizaje asociativo observados en estos experimentos jueguen un papel importante en los procesos a través de los cuales un animal se orienta en el espacio.

Dado que estos fenómenos han sido observados previamente en aves y mamíferos, este primer registro en anfibios (empleando un paradigma de aprendizaje espacial con claves visuales cercanas y lejanas) sugiere que los mecanismos biológicos de estos fenómenos de aprendizaje habrían surgido muy tempranamente en el curso de la evolución de los vertebrados plenamente terrestres y que los mismos han sido fuertemente conservados. Por otra parte, debemos tener en cuenta que la evolución ha requerido del desarrollo exitoso de sistemas de defensa para afrontar los peligros que amenazaban con interrumpir la transmisión de genes (y la información codificada por los mismos) entre generaciones. El escape y la evitación han sido estrategias claves con alto valor adaptativo desarrolladas con este fin (Öhman & Mineka, 2001). En este aspecto, el aprendizaje espacial es crucial para la supervivencia de una especie ya que contribuye no sólo a mejorar las conductas de escape y evitación de predadores, sino también a optimizar la ubicación de fuentes de alimento y agua, refugio y potenciales parejas. Por lo tanto, es esperable que este tipo de aprendizaje también haya sido moldeado por los procesos evolutivos (Bingman, Salas & Rodríguez, 2009; Sotelo, Bingman & Muzio, 2015).

Desde esta perspectiva, es muy probable que las relaciones entre claves ambientales y sus consecuencias relevantes para la supervivencia sean usadas por la selección natural para promover su asociación selectiva y preferencial en el cerebro de los animales (cf., Bolles, 1970; Seligman, 1970). Con la aparición de sistemas nerviosos más complejos, las habilidades seleccionadas por la evolu-

ción pudieron involucrar mecanismos más sofisticados y selectivos (Öhman & Mineka, 2001). Así, los fenómenos de bloqueo, *ensombrecimiento* e inhibición latente podrían haber sido seleccionados por procesos evolutivos con el fin de maximizar la eficiencia del uso de claves ambientales y particularmente, en los procedimientos descritos en este artículo, con el objetivo de optimizar el uso de claves visuales ambientales para la orientación espacial.

Finalmente, si se consideran los sustratos neurales implicados, la relación de la formación hipocampal con los procesos de aprendizaje y memoria espacial aparece como una constante en todas las especies de vertebrados estudiadas (Rodríguez, López, Vargas & Salas, 1998). Analizando el caso particular de los anfibios, en comparación con los demás grupos de tetrápodos, su telencéfalo presenta una organización simple (en el sentido *no derivado* u original, definido en términos evolutivos). Así, el telencéfalo de los anfibios puede dividirse en una región palial (palio o *pallium*) y otra subpalial (Muzio, 1999, 2013; Rodríguez et al., 1998). En el palio de los anfibios pueden distinguirse tres zonas principales: (1) el *pallium medial*, considerado homólogo a la formación hipocampal de los mamíferos, que es la región más extensa del palio y ocupa el cuadrante dorsomedial del hemisferio; (2) el *pallium dorsal*, que puede considerarse homólogo al isocórtex de otros vertebrados y se continúa lateralmente con el *pallium medial*, sin que se aprecie una frontera precisa entre ambas zonas; y (3) el *pallium lateral*, que es considerado homólogo al córtex piriforme de otros vertebrados y ocupa el cuadrante dorsolateral del hemisferio (Muzio, 2013; Northcutt & Kicliter, 1980).

La hipótesis muy aceptada respecto de que el *pallium medial* de los anuros es homólogo al complejo hipocampal de otros tetrápodos, está basada en su posición topográfica (cuadrante dorsomedial telencefálico), derivada de un desarrollo cerebral por evaginación (Papiñi, Salas & Muzio, 1999), y de sus interconexiones neurales con otras áreas telencefálicas, así como de datos histoquímicos (Northcutt & Ronan, 1992). Todas estas características con-

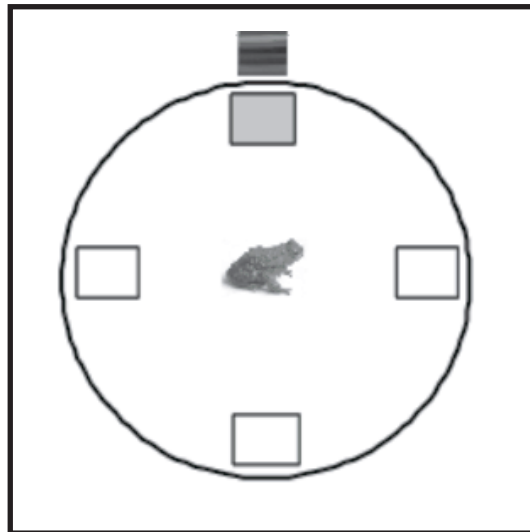
vierten al *pallium medial* en la estructura de mayor interés en el estudio del aprendizaje espacial en anfibios (Muzio, 2013).

En relación a los aspectos neuromorfológicos detallados anteriormente, cabe mencionar que en términos generales los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) son considerados como un grupo monofilético que evolucionó de un conjunto primitivo de tetrápodos durante los inicios del Carbonífero (Carroll, 1988; Gaffney, 1980). De esta manera, el hallazgo en reptiles, aves y mamíferos de que las capacidades de memoria y la presencia de aprendizaje espacial allocéntrico (es decir, usando claves visuales externas) eran dependientes de la corteza medial, parecía indicar que este rasgo podría ser un carácter primitivo de los amniotas. Así, estas capacidades de aprendizaje podrían ya haber estado presentes en el ancestro común reptiliano de los amniotas modernos que habitó la tierra

en la era Mesozoica, siendo conservadas a lo largo de la evolución en cada linaje en forma independiente (Salas, Broglio & Rodríguez, 2003). Sin embargo, la dependencia del aprendizaje espacial con el funcionamiento de la corteza medial puede extenderse ahora al grupo de los anfibios, ya que recientemente se ha observado que la lesión del *pallium medial* deteriora el aprendizaje espacial (Daneri, Casanave & Muzio, 2015c). De esta forma, la evidencia reunida hasta este momento en anfibios sugiere que esta relación pudo haber surgido más tempranamente de lo que se pensaba.

En síntesis, la información obtenida a partir de nuestros estudios en anfibios constituye un avance importante en el análisis comparado de estos fenómenos de aprendizaje, incorporando por primera vez a este grupo pre-amniota al conjunto de clases de vertebrados que tienen estas capacidades cognitivas.

FIGURA 1
DIAGRAMA DE LA ARENA CIRCULAR EMPLEADA EN LOS ESTUDIOS DESCRIPTOS EN ANFIBIOS



CUADRO 1
RESUMEN DE LOS DISEÑOS EXPERIMENTALES DE LOS FENÓMENOS DE BLOQUEO, ENSOMBRECIMIENTO
E INHIBICIÓN LATENTE

Fenómeno	Grupo	Fase I	Fase II	Test	Respuesta
Bloqueo	Experimental	A+	AB+	B	Reducida
	Control	A/+	AB+	B	Media
Ensombrecimiento	Experimental	---	AC+	C	Reducida
	Control	---	C+	C	Grande
Inhibición Latente	Experimental	A	A+	A	Reducida
	Control	---	A+	A	Grande

Nota

A, B y C: estímulos condicionados

+: estímulo incondicionado

/: estímulos desparejados en el tiempo (adaptado de Molero Chamizo, 2006)

CUADRO 2
EJEMPLOS EXPERIMENTALES DE LOS FENÓMENOS DE BLOQUEO, ENSOMBRECIMIENTO E INHIBICIÓN LATENTE EN DIFERENTES ESPECIES DE VERTEBRADOS E INVERTEBRADOS

Modelo	Bloqueo	Ensombrecimiento	Inhibición latente
Caracol terrestre	Claves olfativas en asociación con alimento (Acebes et al., 2009).	Claves olfativas en asociación con alimento (Loy et al., 2006).	Claves olfativas en asociación con alimento (Loy et al., 2006).
Abejas	Extensión de proboscis con claves de olor (Hammer & Menzel, 1995). Localización de alimento utilizando claves de olor (Bitterman, 1996). Claves visuales en localización de solución azucarada (Cheng & Spetch, 2001).	Localización de alimento utilizando claves de color y olor (Bitterman, 1996).	Condicionamiento aversivo en un contexto de alimentación (Abramson & Bitterman, 1986).
Peces	Orientación utilizando claves de ángulo - color (Tennant & Bitterman, 1975).	Orientación utilizando claves de color-sonido y ángulo-color (Tennant & Bitterman, 1975).	Claves olfativas para reconocimiento de predador (Ferrari & Chivers, 2006; Mitchell et al., 2011).
Anfibios	Orientación espacial en un campo abierto utilizando claves visuales intralaberinto (Daneri & Muzio, 2013).	Orientación espacial en un campo abierto utilizando claves visuales intralaberinto (Daneri & Muzio, 2013).	Orientación espacial en un campo abierto utilizando claves visuales intralaberinto (Daneri et al., 2015b).
Palomas	Discriminación utilizando claves con patrones de rayas y color (Mackintosh & Honig, 1970).	Claves visuales en pantalla táctil de computadora (Spetch, 1995).	Picoteo espontáneo de tecla luminosa (Tranberg & Rilling, 1978).
Ratas	Claves visuales en laberinto de Morris (Chamizo et al., 1985. Roberts & Pearce, 1999). Forma de la pileta y color de las paredes (Pearce et al., 2006). Bloques de madera en campo abierto (Stahlman & Blaisdell, 2009).	Claves visuales en laberinto de Morris (Chamizo et al., 1985); Forma de la pileta y color de las paredes (Pearce et al., 2006).	Uso de claves visuales intra y extra laberinto (Chamizo & Mackintosh, 1989). Aversión gustativa (De la Casa & Lubow, 2005).
Humanos	Claves visuales en navegación virtual de laberinto (Hamilton & Sutherland, 1999).	Claves visuales en pantalla táctil de computadora (Spetch, 1995). Claves visuales en navegación virtual de laberinto (Chamizo, 2002).	Inhibición de la respuesta de parpadeo (Schnur & Ksir, 1969). Asociado a rasgos de personalidad (Carson et al., 2003). Asociado a esquizofrenia (Lubow & Gewirtz, 1995).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramson, C.I. & Bitterman, M.E. (1986). Latent inhibition in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 14, 184-189. <http://dx.doi.org/10.3758/bf03200054>
- Acebes, F., Solar, P., Carnero, S. & Loy, I. (2009). Blocking of conditioning of tentacle lowering in the snail (*Helix aspersa*). *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 62(7), 1315-1327. <http://dx.doi.org/10.1080/17470210802483545>
- Bingman, V. P., Salas, C. & Rodríguez, F. (2009). Evolution of the hippocampus. En M. Binder, & U. Windhorst (Eds.), *Encyclopaedia of neuroscience* (pp. 1356-1360). Berlín: Springer-Verlag.
- Bitterman, M.E. (1996). Comparative analysis of learning in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 24(2), 123-141. <http://dx.doi.org/10.3758/bf03198961>
- Bolles, R.C. (1970). Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48. <http://dx.doi.org/10.1037/h0028589>
- Carroll, R. (1988). *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: Freeman. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1988.1001170>
- Carson, S.H., Peterson, J.B. & Higgins, D.M. (2003). Decreased latent inhibition is associated with increased creative achievement in high-functioning individuals. *Journal of Personality and Social Psychology*, 85(3), 499-506. <http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.85.3.499>
- Chamizo, V.D. (2002). Spatial learning: Conditions and basic effects. *Psicológica*, 23, 33-57. Recuperado el 25 de enero de 2012 de <http://www.uv.es/revispsi/articulos1.02/M2Chamizo.pdf>
- Chamizo, V.D. & Mackintosh, N.J. (1989). Latent learning and latent inhibition in maze discriminations. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 41B, 21-31. <http://dx.doi.org/10.1080/14640748908401181>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1080/14640748508402098>
- Cheng, K. & Spetch, M.L. (2001). Blocking in the spatial domain in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 29, 1-9. <http://dx.doi.org/10.3758/bf03192811>
- Daneri, M.F., Casanave, E. & Muzio, R.N. (2011). Control of spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(3), 296-307. <http://dx.doi.org/10.1037/a0024242>
- Daneri, M.F., Casanave, E.B. & Muzio, R.N. (2015a). Use of local visual landmarks for spatial orientation in toads (*Rhinella arenarum*): The role of distance to a goal. *Journal of Comparative Psychology*. <http://dx.doi.org/10.1037/a0039461>
- Daneri, M.F., Casanave, E.B. & Muzio, R.N. (2015b). Blocking, Overshadowing and latent inhibition in terrestrial toads. (*Rhinella arenarum*): Use of visual cues for orientation.
- Daneri, M.F., Casanave, E.B. & Muzio, R.N. (2015c). Medial Pallium lesion affects both turn and cue spatial learning in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*).
- Daneri, M.F. & Muzio, R.N. (2013). Bloqueo y ensombrecimiento en un grupo de vertebrados filogenéticamente antiguo: Los anfibios [Blocking and overshadowing in a phylogenetically ancient vertebrate group: Amphibians]. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 45(2), 185-200. <http://dx.doi.org/10.14349/rlp.v45i2.1138>
- Day, L.B., Ismail, N. & Wilczynski, W. (2003). Use of position and feature cues in discrimination learning by the Wiptail Lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative*

- Psychology*, 117(4), 440-448. <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7036.117.4.440>
- De la Casa, L.G. & Lubow, R.E. (2005). Delay-induced super-latent inhibition as a function of order of exposure to two flavours prior to compound conditioning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 58B, 1-18. Recuperado el 20 de noviembre de 2014 de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15844374#>
- Ferrari, M.C.O. & Chivers, D.P. (2006). The role of latent inhibition in acquired predator recognition by fathead minnows. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 505-509. <http://dx.doi.org/10.1139/z06-027>
- Freeland, W.J. & Martin, K.C. (1985). The rate of range expansion by *Bufo marinus* in , 1980-84. *Wildlife Research*, 12(3), 555-559. <http://dx.doi.org/10.1071/wr9850555>
- Gaffney, E.S. (1980). Phylogenetic relationships of the major groups of amniotes. En A.L. Panchen (Ed.), *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates* (pp. 593-610). London: Academic Press.
- Gallardo, J.M. (1987). *Anfibios argentinos: Guía para su identificación* [Argentinean amphibians: Guide for their identification]. Buenos Aires: Librería Agropecuaria.
- Grisham, W. & Powers, A. (1990). Effects of dorsal and medial cortex lesions on Reversal in turtles. *Physiology and Behavior*, 47, 43-49. [http://dx.doi.org/10.1016/0031-9384\(90\)90040-B](http://dx.doi.org/10.1016/0031-9384(90)90040-B)
- Hamilton, D.A. & Sutherland, R.J. (1999). Blocking in human place learning: Evidence from virtual navigation. *Psychobiology*, 27, 453-461. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03332140>
- Hammer, M. & Menzel, R. (1995). Learning and memory in the honeybee. *The Journal of Neuroscience*, 15(3), 1617-1630. <http://dx.doi.org/10.1007/bf01143197>
- Kamin, L.J. (1969). Predictability, surprise, attention and conditioning. En B.A. Campbell & R.M. Church(Eds.), *Punishment and aversive behavior*. NY: Appleton-Century-Crofts.
- López, J.C., Broglio, C, Rodríguez, F, Thinus-Blanc, C. & Salas, C. (1999). Multiple spatial learning strategies in goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*, 2, 109-120. <http://dx.doi.org/10.1007/s100710050031>
- López, J.C., Vargas, J.P., Gómez, Y. & Salas, C. (2003). Spatial and non-spatial learning in turtles: The role of medial cortex. *Behavioral Brain Research*, 143, 109-120. [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00030-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00030-5)
- Loy, I., Fernandez, V. & Acebes, F. (2006). Conditioning of tentacle lowering in the snail (*Helix aspersa*): Acquisition, latent inhibition, overshadowing, second-order conditioning and sensory preconditioning. *Learning and Behavior*, 34(3), 305-314. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03192885>
- Lubow, R.E. (1973). Latent inhibition. *Psychological Bulletin*, 79, 398-407. <http://dx.doi.org/10.1037/h0034425>
- Lubow, R.E. & Gewirtz, J.C. (1995). Latent inhibition in humans: Data, theory, and implications for schizophrenia. *Psychological Bulletin*, 117(1), 87-103. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.117.1.87>
- Lüddecke, H. (2003). Space use, cave choice and spatial learning in the dendrobatid frog *Colostethus palmatus*. *Amphibia-Reptilia*, 24, 37-46. <http://dx.doi.org/10.1163/156853803763806920>
- Mackintosh, N.J. (1974). *The psychology of learning*. London: Academic Press.
- Mackintosh, N.J. (1983). *Conditioning and associative learning*. London: Academic Press.
- Mackintosh, N.J. & Honig, W.K. (1970). Blocking and enhancement of stimulus control in pigeons. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 73(1), 78-85. <http://dx.doi.org/10.1037/h0030021>
- Mitchell, M.D., McCormick, M.I., Ferrari, M. C.O. & Chivers, D.P. (2011). Friend or foe?

- The role of latent inhibition in predator and non-predator labelling by coral reef fishes. *Animal Cognition*, 14(5), 707-714. <http://dx.doi.org/10.1007/s10071-011-0405-6>
- Molero Chamizo, A. (2006). Características experimentales y neurobiología de la inhibición latente en el paradigma de aprendizaje aversivo gustativo [Experimental characteristics and neurobiology of latent inhibition in an aversive gustative learning paradigm] *Psicológica*, 27, 169-194. Recuperado el 13 de mayo de 2015 de <https://www.uv.es/psicologica/articulos2.06/2Molero.pdf>
- Muzio, R.N. (1999). Aprendizaje instrumental en anfibios [Instrumental learning in amphibians]. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, 35-47. Recuperado el 19 de marzo de 2010 de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=80531103>
- Muzio, R.N. (2013). Aprendizaje en anfibios, el eslabón perdido: Un modelo simple cerebral en el estudio de conductas complejas [Learning amphibians, the missing link: A simple model to study brain complex behaviors]. *Cuadernos de Herpetología*, 27(2), 87-100. Recuperado el 11 de agosto de 2014 de <http://ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/article/view/1365/2337>
- Northcutt, R.G. & Kicliter, E. (1980). Organization of the amphibian telencephalon. En S. O.E. Ebbesson (Ed.), *Comparative neurology of the telencephalon* (pp. 203-255). New York: Plenum.
- Northcutt, R.G. & Ronan, M. (1992). Afferent and efferent connections of the bullfrog medial pallium. *Brain, Behavior and Evolution*, 40, 1-16. <http://dx.doi.org/10.1159/000113898>
- Öhman, A. & Mineka, S. (2001). Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological Review*, 108(3), 483-522. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295x.108.3.483>
- Papini, M.R. (2002). Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109, 186-201. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295x.109.1.186>
- Papini, M.R. (2009). *Psicología comparada. Evolución y desarrollo del comportamiento* [Comparative Psychology. Evolution and development of behavior] (R.N. Muzio et al. Trans.). Bogotá, Colombia: Editorial Manual Moderno. (Trabajo original publicado en 2002).
- Papini, M.R., Salas, C. & Muzio, R.N. (1999). Análisis comparativo del aprendizaje en vertebrados [Comparative analysis of learning in vertebrates]. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, 15-34. Recuperado el 19 de marzo de 2010 de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=80531102>
- Pavlov, I.P. (1927). *Conditioned reflexes*. Londres: Oxford University Press.
- 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(3), 201-214. <http://dx.doi.org/10.1037/0097-7403.32.3.201>
- Roberts, A.D.L. & Pearce, J.M. (1999). Blocking in the Morris swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25(2), 225-235. <http://dx.doi.org/10.1037/0097-7403.25.2.225>
- Rodrigo, T., Chamizo, V.D., McLaren, I.P.L. & Mackintosh, N.J. (1997). Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 110-118. <http://dx.doi.org/doi/10.1037/0097-7403.23.1.110>
- Rodríguez, F., López, J.C., Vargas, J.P. & Salas, C. (1998). *Fundamentos de psicobiología* [Psychobiology foundations]. Sevilla: Kronos.
- Salas, C., Broglio, C. & Rodríguez, F. (2003). Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: Conservation across diversity. *Brain, Behavior and Evolution*, 62, 72-82. <http://dx.doi.org/10.1159/000072438>
- Sánchez-Moreno, J., Rodrigo, T., Chamizo, V.D. & Mackintosh, N.J. (1999). Overshadowing in

- the spatial domain. *Animal Learning and Behavior*, 27, 391-398. <http://dx.doi.org/doi/10.3758/BF03209976>
- Schnur, P. & Ksir, C.J. (1969). Latent inhibition in human eyelid conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, 80, 388-389. <http://dx.doi.org/10.1037/h0027257>
- Seligman, M.E.P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-418. <http://dx.doi.org/10.1037/h0029790>
- Sherry, D.F. & Schacter, D.L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Reviews*, 194, 439-454. <http://dx.doi.org/doi/10.1037/0033-295X.94.4.439>
- Sinsch, U. (1987). Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site. *Journal of Comparative Physiology A*, 161(5), 715-727. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00605013>
- Sinsch, U. (2006). Orientation and navigation in Amphibia. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 39(1), 65-71. <http://dx.doi.org/doi/10.1080/10236240600562794>
- Sotelo, M.I., Bingman, V.P. & Muzio, R.N. (2015). Goal orientation by geometric and feature cues: Spatial learning in the terrestrial toad *Rhinella arenarum*. *Animal Cognition*, 18(1), 315-323. <http://dx.doi.org/10.1007/s10071-014-0802-8>
- Spetch, M.L. (1995). Overshadowing in landmark learning: Touch-screen studies with pigeon and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 166-181. <http://dx.doi.org/doi/10.1037/0097-7403.21.2.166>
- Stahlman, W.D. & Blaisdell, A.P. (2009). Blocking of spatial control by landmarks in rats. *Behavioral Processes*, 81(1), 114-118. <http://dx.doi.org/doi/10.1016/j.beproc.2009.02.007>
- Tennant, (1975). Blocking and overshadowing in two species of fish. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1(1), 22-29. <http://dx.doi.org/10.1037/0097-7403.1.1.22>
- Tranberg, D.K. & Rilling, M. (1978). Latent inhibition in the autoshaping paradigm. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 11(5), 273-276. <http://dx.doi.org/10.3758/bf03336828>
- Tunner, H.G. (1992). Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungary). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. *Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting SEH, Budapest* (pp. 449-452). Budapest, Hungary: Hungarian Natural History Museum.

Laboratorio de Biología del Comportamiento
Grupo de Aprendizaje y Cognición Comparada
Instituto de Biología y Medicina Experimental (IBYME)
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)
Facultad de Psicología
Universidad de Buenos Aires (UBA)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina

Fecha de recepción: 28 de noviembre de 2014
Fecha de aceptación: 3 de agosto de 2015