

## Tesis de Posgrado

# Habitación a largo término y especificidad del estímulo en el cangrejo *Chasmagnathus granulatus*

Lozada, Mariana

1993

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Lozada, Mariana. (1993). Habitación a largo término y especificidad del estímulo en el cangrejo *Chasmagnathus granulatus*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. [http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2601\\_Lozada.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2601_Lozada.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Lozada, Mariana. "Habitación a largo término y especificidad del estímulo en el cangrejo *Chasmagnathus granulatus*". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1993. [http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2601\\_Lozada.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2601_Lozada.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

**Universidad de Buenos Aires**  
**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

**HABITUACION A LARGO TERMINO Y ESPECIFICIDAD DEL ESTIMULO EN  
EL CANGREJO *Chasmagnathus granulatus*.**

Autora: MARIANA LOZADA

Director de Tesis: DR. HECTOR MALDONADO

Lugar de Trabajo: Laboratorio de Fisiología del Comportamiento.  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,  
Universidad de Buenos Aires.

Tesis presentada para optar al título de  
Doctora en Ciencias Biológicas  
1993

TESIS  
2601  
hje

## AGRADECIMIENTOS

Les agradezco mucho:

Al Dr. Héctor Maldonado por todo lo que aprendí a su lado; por haberme brindado la oportunidad de profundizar y trabajar en este tema apasionante del aprendizaje y la memoria; y por todo su entusiasmo, que transmite y que contagia en esta incesable búsqueda de la investigación.

A Pablo, mi marido, por su invaluable apoyo y afecto.

A Beatriz Dimant, por su solidaridad y compañerismo, y sin cuya ayuda no hubiera podido concretar esta tesis.

A Arturo Romano por la amistad, por el trabajo compartido y por su serenidad que tanto me ha ayudado a lo largo de estos años.

A mis compañeros de tantos años: Daniel Tomsic, Gabriela Hermitte, Angel Vidal y Alicia Denti, por su cariño, y por la paciencia que me han tenido en este tiempo de crecimiento.

A mis padres, a mi hermana Damasia, a Alicia, Teresa y Peter Hülkamp, a Violeta Totah, Ruth Viegner, Laura Margutti y Horacio Zagarece, por su gran apoyo, cuidado y afecto que hicieron posible la finalización de este manuscrito.

Y a tantos otros, maestros y amigos.

a Pablo y a Ian con todo mi amor,

-Nada es más importante sobre el principio cuántico que esto, que destruye el concepto del mundo como "algo exterior", con el observador separado de él por una gruesa placa de cristal de 20 cm. Incluso para observar un objeto tan minúsculo como un electrón, debe hacer pedazos el cristal. Debe penetrar. Debe instalar su equipo de medición. A él le corresponde decidir si medirá la posición o el momento. Instalar el equipo para medir lo uno, impide y excluye su instalación para medir lo otro. Además, la medición cambia el estado del electrón. El Universo después, nunca será lo mismo. Para describir lo que ha ocurrido, uno tiene que tachar la vieja palabra "observador" y colocar en su lugar la nueva palabra "partícipe". En algún extraño sentido el Universo es un Universo participante.-

J. A. Wheeler

En el medio de la Tierra,  
hay una montaña ...  
la imagen de la Modestia.

Quien posee lo grande,  
no ha de procurar que sea demasiado lleno.

El camino del Cielo es vaciar lo lleno  
y acrecentar lo modesto.  
La Modestia expande claridad.

I CHING

## INDICE

### CAPITULO 1 : INTRODUCCION

<b>I. La habituación como una categoría de aprendizaje</b>	<b>1</b>
I. 1 La pre-historia de la habituación	2
I. 2 La historia reciente de la habituación. Sistematización y teorías.	4
I. 3 Observaciones a los modelos teóricos de la habituación.	8
I.3.a) Habituación a corto término (HCT) y a largo término (HLT): dos procesos diferentes	8
I.3.b) Efecto de la frecuencia e intensidad sobre HCT y HLT.	9
I.3.c) El carácter no-asociativo de la habituación	9
I.3.d) Función de la respuesta en la HLT	11
I.3.e) Estímulo-especificidad y complejidad del estímulo	11
<b>II. Habituación a largo término y especificidad del estímulo</b>	<b>12</b>
II. 1. Los riesgos de la habituación a largo término	12
II. 2. Condiciones de protección	12
II. 3. El estímulo habituante	14
II. 4. El carácter irreductiblemente complejo del estímulo y una interpretación reduccionista de la habituación.	16

<b>III. Habitación en crustáceos</b>	17
<b>IV. Hipótesis</b>	20
<b>V. Objetivos de la tesis</b>	21

## **CAPITULO 2 : MATERIALES Y METODOS**

2. 1 Animales	22
2. 2 Diseño experimental	22
2. 3 Procedimiento	25
2. 4 Parámetros para evaluar la habitación	25
2. 5 Consideraciones metodológicas sobre la evaluación de la HLT, poder habitante y estímulo-especificidad	28
2. 5.1. Evaluación de la HLT	28
2. 5.2. Evaluación comparativa de la influencia de estímulos diferentes sobre la HLT. Poder habitante, generalización y estímulo-especificidad.	30

## **CAPITULO 3 : ESTIMULO- ESPECIFICIDAD: VARIABLE ESPACIAL E INTENSIDAD DEL ESTIMULO**

3. 1. La habitación al estímulo de peligro persiste al menos por 24 hs	36
3. 2. La habitación de la respuesta de escape al estímulo de peligro es estímulo-específica	38



3. 3. Correlación entre diferencias en la intensidad del estímulo y diferencias en el poder habituante	43
3. 4. La exposición continuada al sólo contexto no extingue la HLT.	47
3. 5. Discusión	50

#### CAPITULO 4 : ESTIMULO-ESPECIFICIDAD : VARIABLE TEMPORAL

4. I. Habituaación a corto y largo término con diferentes intervalos interestímulo.	54
4. II. Poder habituante e intervalo interestímulo.	63
Frecuencia-especificidad:	
4. 2.a) 36 vs 180 seg	63
4. 2.b) 36 vs 360 seg	66
4. 2.c) 36 vs 720 seg	69
Discusión	74
4. III : <b>Conclusiones</b>	78
CAPITULO 5 : <b>BIBLIOGRAFIA</b>	79

# **CAPITULO 1 : INTRODUCCION**

## CAPITULO I

En la presente tesis se estudia la habituación (a 24 hs) de la respuesta de escape en el cangrejo *Chasmagnathus granulatus* frente a la presentación repetida de un estímulo de peligro. En la primera parte del Capítulo 1 se hace una reseña histórica y bibliográfica del fenómeno de la habituación y en la segunda parte se plantea el marco teórico sobre el cual se formula la hipótesis de trabajo.

### INTRODUCCION

#### 1.- La habituación como una categoría de aprendizaje.

Los fenómenos "como habituación", es decir los procesos en los que se da el decremento de una respuesta por la presentación repetida de un estímulo inocuo, han sido objeto de estudio desde hace muchos años, sin embargo, puede considerarse que solo desde tiempos relativamente recientes (*circa* 1950) se ha depuesto la reticencia a considerar la habituación como un caso de aprendizaje. Esa reticencia se basaba en dos motivos. Por un lado, considerar que la habituación implicaba un cambio de comportamiento de poca persistencia que podía ser mejor entendido como un ejemplo más de adaptación sensorial o fatiga motora, es decir, como un proceso periférico y no central; por el otro, entender que, a diferencia del condicionamiento clásico o instrumental, la habituación era un fenómeno no-asociativo, es decir, que carecía del carácter diagnóstico de un aprendizaje (Marlin y Miller, 1981). El primer argumento cedió ante muchos resultados experimentales que demostraban casos de habituación con una retención del orden de días y semanas, descartándose así una explicación periférica del fenómeno (e.g. Carew, Pinsker y Kandel, 1972

Harding y Rundle, 1969; Leaton, 1974; Lopiano et al. 1990). Respecto al segundo argumento, debe decirse que no hay razones válidas para considerar como aprendizaje sólo a los procesos asociativos (e.g. Hinde, 1970; Thorpe, 1963), aparte que el carácter no-asociativo de la habituación es en sí un tema controvertido (Mackintosh, 1983; Wagner, 1978; Withlow et al 1984).

Por lo tanto, sería posible considerar dos etapas en los estudios sobre habituación: una etapa inicial en la que no había ni sistematización de sus características, ni acuerdo sobre el nombre con el que se titulaba el fenómeno, ni siquiera consenso en considerarlo como un proceso mnésico, central; y una segunda etapa, cuyo comienzo podría ubicarse en 1960, en el que la habituación queda definida como un proceso de aprendizaje y se inicia su tratamiento sistemático.

### **1) La pre-historia de la habituación.**

En los trabajos más tempranos sobre el tema, debemos destacar los de Sherrington (1906) acerca del fenómeno de fatiga refleja en perros espinales, los que pueden ser considerados como los primeros aportes al estudio de las bases neurofisiológicas de la habituación. Pavlov (1927), por su parte, describió el proceso de decremento del reflejo de orientación en humanos, definiéndolo como un fenómeno de extinción de la respuesta debido a la formación de un proceso inhibitorio, agregando que la respuesta extinguida podía ser reinstalada luego de un período de ausencia del estímulo, fenómeno que explicaba por una desinhibición del proceso inhibitorio.

Otras investigaciones tempranas versaron sobre la adaptación del postnistagmus visual causada por la rotación repetida de un cuerpo (Dodge, 1923); y la disminución en la amplitud de las respuestas

galvanicas de la piel (RGP) debida a la repetición de estímulos sonoros (Davis, 1934). Los resultados de estos trabajos señalaron una nota común a ambos procesos: una recuperación total de la respuesta después de algunos días sin presentación del estímulo. Coombs (1938) demostró que si se daban series sucesivas de estimulación sonora iterativa, había una transferencia del decremento de la RGP de una sesión a la siguiente; y Seward y Seward (1934), por su parte, señalaron que el decremento desaparecía si se presentaba un estímulo diferente al original, siendo ésta, a nuestro entender, la primera referencia a estímulo-especificidad en fenómenos como-habitación, un tema de gran relevancia al que volveremos repetidamente en esta tesis.

Uno de los primeros estudios cuantitativos fue realizado en un invertebrado, el caracol *Helix albolabris* (Humphrey, 1933). Cuando estos animales eran sometidos a sucesivas vibraciones del sustrato sobre el que se los colocaba, se producía una disminución en la respuesta de retracción provocada por cada estímulo mecánico, demostrando que el grado de esa disminución (medido por la amplitud de la contracción del pie) estaba relacionado con el número de ensayos recibidos así como con los distintos intervalos inter-ensayos.

En 1940, Hilgard y Marquis, basándose en los mencionados trabajos de Sherrington, así como en los de Prosser y Hunter (1936) acerca de la habitación de la respuesta de sobresalto en ratas, intentan caracterizar el fenómeno de habitación -bajo el nombre de **adaptación**- en base a los siguientes enunciados: i) la adaptación es acumulativa: a mayor número de repeticiones mayor es la caída de la respuesta; ii) la adaptación es función de la tasa de provocación de la respuesta: a mayor frecuencia mayor adaptación; iii) la adaptación no es permanente: la respuesta se recupera y a un nivel que es función del intervalo entrenamiento-retención; iv) la readaptación (luego de la recuperación) es

más rápida que la adaptación; v) la adaptación puede ser generalizada a otro estímulo; vi) cuanto más tiempo se continúe con el estímulo iterativo, pese a haber cesado la respuesta, mayor será el intervalo entrenamiento-retención para lograr una recuperación espontánea (adaptación subcero).

La primera revisión comprehensiva de la literatura sobre habituación fue publicada por Harris en 1943, en la que se ponen ejemplos a todos los niveles de la escala filogenética y se destaca así el carácter ubicuo del proceso (ubicuo, un adjetivo que desde entonces se usa casi invariablemente para describir la habituación). Por lo tanto, la mayor contribución de la de Harris fue destacar que habituación es una propiedad fundamental de los animales, a lo que debe sumarse, como mérito adicional, el haber afirmado que el fenómeno estaba más cerca de ser un caso de aprendizaje que un ejemplo de fatiga motora. Sin embargo, Harris no propuso ningún modelo o teoría de la habituación.

## **2) La historia reciente de la habituación. Sistematización y teorías.**

Desde la década del 50, una activa investigación sobre habituación con énfasis en el abordaje teórico se llevaba a cabo en Rusia, pero fue ignorada por la mayoría de los estudiosos occidentales hasta la publicación por Sokolov de su artículo "Modelos neuronales y reflejo de orientación" (Sokolov, 1960). Sokolov plantea allí una teoría de la habituación del reflejo de orientación en humanos, según la cual la presentación repetida de los mismos estímulos durante una sesión, lleva a la formación de *un modelo del estímulo* iterativo en el cortex, de manera tal que si con posterioridad se presenta nuevamente un estímulo, se lo compara con el *modelo*; si difiere del original, ocurre la respuesta de orientación, pero si no surge una diferencia significativa en el cotejo,

la respuesta se anula. Tanto la hipótesis, y sobre todo su lenguaje, implicaban una aproximación cognitiva difícil de adecuar a animales no humanos, pero representó, de todos modos, el primer intento de postular un modelo teórico para un caso de habituación al que se reconocía explícitamente como proceso mnésico.

Es, sin embargo, el año 1966, el que puede tomarse como referencia fundamental en esta historia de los estudios de la habituación. Thompson y Spencer investigaron la habituación del reflejo de flexión de la pata en el gato espinal (Spencer, Thompson y Nielson, 1966 a, b y c). Sumado a sus resultados, publicaron una amplia revisión de todos los antecedentes hasta esa fecha. Al sistematizar y organizar la literatura existente, plantearon las nueve condiciones paramétricas de la habituación con las que pretendían definir operacionalmente el fenómeno.

1) *Decremento de la respuesta*. Dado un estímulo particular que genera una respuesta, la presentación repetida de ese estímulo resulta en una disminución de la respuesta (habituación). Este decremento es generalmente una función exponencial negativa respecto del número de presentaciones del estímulo.

2) *Recuperación espontánea*. Si luego de una habituación no se efectúan nuevas presentaciones del estímulo, la respuesta tiende a recuperarse con el tiempo.

3) *Potenciación de la habituación en series sucesivas*. Si se presentan series repetidas de entrenamiento con sucesivas recuperaciones espontáneas, la habituación deviene sucesivamente más rápida.

4) *Efecto de la frecuencia de estimulación*. Manteniendo otras variables constantes, cuanto mayor es la frecuencia de la estimulación más rápida y/o más pronunciada es la habituación.

5) *Efecto de la fuerza del estímulo*. Cuanto más débil es el estímulo, más pronunciada es la habituación. Estímulos fuertes pueden no

generar una habituación.

6) *Habitación subcero*. Los efectos del entrenamiento pueden producir habituación, aún cuando la respuesta haya alcanzado el nivel asintótico.

7) *Generalización del estímulo*. La habituación de la respuesta a un determinado estímulo exhibe generalización a otros estímulos.

8) *Deshabitación*. La presentación de otro estímulo -generalmente más intenso- genera una recuperación de la respuesta.

9) *Habitación de la deshabitación*. La presentación repetida del estímulo deshabitante provoca la habituación de la deshabitación.

Esta revisión tuvo un gran impacto en los estudios sobre el tema, principalmente por dos motivos; primero, porque ofrecía un conjunto de criterios objetivos que permitían definir operativamente a la habituación, y segundo, porque esos criterios diagnósticos pretendían ser válidos para una amplia gama de respuestas en grupos muy diferentes de animales, de tal manera que la habituación parecía estar mediada por un único mecanismo fundamental inherente a todos los organismos. En efecto, Thompson y Spencer sugirieron que el mecanismo subyacente en cualquier proceso de habituación implicaría un cambio en la vía estímulo-respuesta (**teoría del proceso único de la habituación**) y esta aseveración, relativizada en trabajos posteriores, tuvo entonces un gran valor heurístico. Hinde (1970) afirmó: "lo importante de la aproximación de Thompson y Spencer es que abrió un camino fructífero para buscar correlatos entre el comportamiento y la neurofisiología", y en realidad las investigaciones sobre "el" mecanismo de la habituación no solo interesaron a fisiólogos, farmacólogos y psicólogos experimentales, sino que se extendieron a estudiosos pertenecientes a disciplinas hasta el momento no preocupadas por el fenómeno, como la psiquiatría (Depue y Fowles, 1973) y la educación (Shaywitz, Gordon, Klopfer y Zelterman, 1977).



No hubo, sin embargo, acuerdo unánime acerca de las condiciones paramétricas de la habituación. Se fueron hallando muchas excepciones y entre ellas, la más notable, estuvo relacionada con la forma de la curva de habituación, la que muy frecuentemente se alejaba de la exponencial negativa propuesta por Thompson y Spencer para presentar un notorio aumento en la parte inicial (un *hump* o joroba). Un número creciente de observaciones tendían a sugerir que la caída de la respuesta por estimulación iterativa, podía implicar un mecanismo más complejo que el que inicialmente se planteara, concretamente, un proceso paralelo de sensibilización y habituación. Fue entonces que Groves y Thompson (1970) formularon la **teoría dual de la habituación**, con dos postulados básicos, a saber, que la repetición de un estímulo activa dos procesos simultáneos y de efectos opuestos, uno decremental (habituación) y otro incremental (sensibilización); y que los dos procesos son independientes y servidos por distintos sustratos neuronales. La habituación ocurriría en la **vía estímulo-respuesta**, es decir, en la ruta neuronal más directa entre el estímulo iterativo y la respuesta correspondiente; la sensibilización, en cambio, tendría lugar en el **estado**, es decir, en el conjunto de vías y regiones del sistema nervioso que determinan el nivel general de respuesta del organismo.

Consecuente con lo que se había hecho sobre habituación, Groves y Thompson definieron las condiciones paramétricas de la sensibilización, basándose en evidencias comportamentales y neurofisiológicas que resultaban de sus propios trabajos así como de una revisión exhaustiva de la literatura.

Si consideramos esas dos revisiones, la de Thompson y Spencer (1966) y la de Groves y Thompson (1970), como las que constituyen el cuerpo teórico sobre el que se basan los estudios de habituación en el presente, debemos señalar las principales críticas que se le formulan, pues ellas

definen actualmente las líneas de investigación más fructíferas en este campo.

### **3) Observaciones a los modelos teóricos de la habituación.**

#### **3.a. Habituación de corto término (HCT) y de largo término (HLT): dos procesos diferentes.**

La distinción entre (HCT) y (HLT) no se había hecho adecuadamente y su legitimidad quedó evidenciada en trabajos posteriores. El criterio para clasificar a los dos tipos de habituación corresponde a aquel que discrimina entre memoria corta y larga, basándose en la menor o mayor persistencia de la respuesta habituada. Suele definirse a la habituación de corto término (HCT) como el decremento de la respuesta durante la presentación repetida de los estímulos (durante la sesión de adquisición o entrenamiento), es decir, como la habituación intrasesión.; y la habituación de largo término (HLT), como el decremento de la respuesta que se evidencia luego de un largo período de tiempo después del entrenamiento, es decir, como la habituación intersesión.

Se ha propuesto que HCT y HLT constituyen en realidad dos procesos diferentes (Hinde 1970, Groves et al 1970, Peeke et al 1980, Wagner 1981, Withlow et al, 1984). Esta postulación ha sido avalada por estudios neuroanatómicos, como los realizados por Leaton y otros investigadores, quienes lograron alterar significativamente la HLT mediante lesiones en el vermis cerebeloso de ratas, sin modificar la HCT ni el nivel inicial de la respuesta (Leaton 1974; Leaton y Supple 1986; Lopiano et al 1990). Coincidentemente, experimentos con un inhibidor de la síntesis de proteína (cicloheximida) ha demostrado tener efecto amnésico sobre la HLT pero no sobre la HCT (Pedreira, Dimant, Quesada-Alloe y Maldonado, 1993).

### **3.b. Efecto de la frecuencia e intensidad sobre HCT y HLT.**

Las formulaciones de Thompson y Spencer respecto a la intensidad y frecuencia del estímulo habituante, parecieron confirmarse cuando el análisis se limitó a considerar el efecto de esos factores sobre la curva de habituación corta. Así, una buena cantidad de trabajos demostraron que la caída de la respuesta dentro de una sesión estaba directamente relacionada con la frecuencia de estimulación (e.g. Boulis y Sahley, 1988; Byrne 1982; Groves y Thompson, 1970; Hinde 1970; Mallardi 1979;), considerándose que quedaba confirmada la validez de la cuarta condición paramétrica de la habituación, es decir, que cuanto menor es el intervalo interestímulo (IIE) mayor es la habituación. En la base de tal inferencia había dos supuestos, primero, que una simple comparación de caídas de respuesta correspondientes a diferentes frecuencias era un método válido para estudiar la influencia de esa variable; y segundo, que lo que se demostraba cierto para la **HCT** era extrapolable a la **HLT**. Con respecto al primer supuesto, debe decirse que si bien tal comparación directa de las caídas de respuesta es una buena aproximación al análisis de la relación frecuencia-habituación, un estudio más riguroso exige otro tipo de análisis como veremos luego en el capítulo de Materiales y Métodos. Con respecto al segundo supuesto, estudios realizados por varios autores demostraron que cuanto mayor es la frecuencia durante el entrenamiento, menor es la retención de la respuesta habituada en una sesión posterior de evaluación (e.g. Balderrama y Maldonado, 1970; Carew Pinsky y Kandel, 1972; Davis, 1970; File, 1973; Marlin y Miller, 1981), por lo que no resulta correcto extrapolar las conclusiones obtenidas en **HCT** a **HLT**.

### **3.c. El carácter no-asociativo de la habituación.**

Pese a la novedad que implicó la postulación de la teoría dual de la habituación, así como de otros modelos que la ampliaron y perfeccionaron en su formulación (Davis y File, 1984), no hubo un cuestionamiento

explícito a lo que ha parecido un dogma en el tema, es decir, el carácter no-asociativo de la habituación, hasta que Wagner (1978, 1981, Withlow y Wagner 1984) propuso una **teoría asociacionista** de la habituación. Concretamente, se postula que mientras la HCT es mediada por un proceso de tipo refractario, la HLT constituye un proceso de condicionamiento, donde las claves contextuales de la situación experimental (estímulo condicionado) devienen condicionadas, durante el entrenamiento, al estímulo iterativo (estímulo incondicionado), de tal manera que la respuesta resulta inhibida en la sesión de retención (*testing*) por la reinstalación del animal en el mismo contexto del entrenamiento.

La teoría asociacionista tiene dos corolarios: primero, no debería encontrarse HLT si se introdujeran modificaciones drásticas en el contexto durante la sesión de retención (especificidad del contexto), y segundo, tampoco se detectaría HLT si durante el intervalo entrenamiento-retención los sujetos experimentales hubiesen permanecido en el contexto donde habían sido entrenados pero sin presentación del estímulo iterativo (extinción).

Wagner menciona varias evidencias favorables a la contexto-especificidad (Peeke y Veno, 1973; Shalter, 1975; Siegel 1975, 1977) pero otros autores han fracasado en su intento de encontrar una recuperación de la respuesta habituada mediante un cambio en las claves contextuales (Davis y File, 1984), abundando, por el contrario, resultados indicativos de que la habituación puede ser "transferida a través de los contextos" (a.g. Baker y Mercier, 1982; Churchill, Remington and Siddle, 1987; Hall y Honey, 1989). Respecto al segundo corolario, puede decirse que la mayoría de los autores no encontraron la extinción supuesta por Wagner (Hall et al, 1989; Leaton, 1974; Marlin y Miller, 1981; Popik et al, 1978).

Es necesario agregar, sin embargo, que estos resultados adversos a la teoría de Wagner no deben llevar a desconocer la importancia del contexto en el proceso de habituación, como lo demuestran tanto estudios en cognición humana (Block y Reed, 1978; Lubow et al, 1976; Smith, 1979) como investigaciones en aprendizaje animal (Bolles y Collier, 1976; Bouton y Bolles, 1979; Dweck y Wagner, 1970; Fanselow, 1980; Siegel, 1977; Tomie, 1976 a y b)

### **3.d. Función de la respuesta en la HLT.**

La caída de la respuesta ha sido considerada explícita o implícitamente un carácter diagnóstico de la habituación. Por ejemplo, Thorpe (1963) en su ya clásica definición, afirma que la habituación es el decremento relativamente permanente de la respuesta como resultado de una estimulación repetida, no seguida por ningún tipo de reforzamiento. Sin embargo, diversos investigadores encontraron habituación sin un decremento de la respuesta e incluso sin ninguna respuesta en la sesión de entrenamiento (Davis y Wagner, 1969; Peeke y Veno, 1976; Tomsic et al., 1990). Por este motivo, Peeke (1984) elude referirse a la respuesta en una definición de la habituación, hablando, en cambio, del decremento (relativamente permanente) de la **disposición a responder** frente a la presentación repetida o constante de un estímulo.

### **3.e. Estímulo-especificidad y complejidad del estímulo.**

Los modelos teóricos de habituación que hemos considerado han dado una versión deficiente de la estímulo-especificidad como condición de la HLT y han omitido discutir adecuadamente qué se entiende por "estímulo", tendiendo a reducir el concepto de estímulo estrictamente a la sola señal iterativa (estímulo blanco). Se trata de un tema central en los estudios actuales de habituación sobre el que volveremos en la Sección siguiente.

## II.- **Habitación a largo término y especificidad del estímulo.**

### 1.- **Los riesgos de la habitación a largo término.**

Se sostiene que el valor adaptativo de la habitación radica en el ahorro de tiempo y esfuerzo que implica para el animal no responder a un estímulo que por su repetición sin consecuencias revela su inocuidad (Fantino y Logan, 1979). Sin embargo, la persistencia por largo tiempo de esa depresión (HLT) podría resultar perjudicial para la sobrevivencia del animal, ya que se trata de la anulación de una respuesta que tiene también en sí valor adaptativo. En el caso de la *habitación de la exploración* (Dimant Maldonado, 1992; Jackson y Elwood, a 1989), la ausencia prolongada del comportamiento exploratorio impediría que el animal tuviese acceso a nueva información por un largo tiempo, afectando así sus actividades vitales de mantenimiento. En el caso de la *habitación de una respuesta defensiva*, los peligros de una persistente HLT resultan aún más obvios ya que el animal quedaría privado de la reacción de defensa ante estímulos que señalizan un daño real o potencial.

Por lo tanto, debe suponerse que existirían condiciones que protejan al animal contra los posibles riesgos de una HLT, es decir, mecanismos que permitan un adecuado balance entre el aprovechamiento del valor adaptativo de la habitación y el de la respuesta. Para el estudio de esas condiciones, nos centraremos en el caso de la habitación de una respuesta defensiva ante un estímulo de peligro.

### 2.- **Condiciones de protección**

Una primera protección contra el riesgo, está dada por el hecho de que HLTs persistentes y fácilmente adquiribles, sólo se dan ante estímulos de gran **ambigüedad** en su significado (Fantino y Logan, 1979). Es decir,

la probabilidad de la habituación de una respuesta defensiva a un determinado estímulo, es menor cuanto más inequívoca sea la relación entre el estímulo y el peligro que señala (Tomsic et al, 1993). En esa línea de pensamiento, Treisman (1984) distingue, con relación a los diversos tipos de estímulos, entre **indicadores probabilísticos** e **indicadores determinísticos**, es decir, entre estímulos que señalan la probabilidad de un daño y los que lo señalan inequívocamente. Respecto a los indicadores probabilísticos, se espera diversos grados de habituación: e.g. un alto grado de habituación de poliquetos a sombras pasantes en un mar densamente poblado por algas flotantes (Clark, 1960, a, b); o una baja habituación del cangrejo *Fachygrapsus marmoratus* a una sombra pasante en un biotopo sin vegetación (Tomsic et al, 1993). Respecto a los **indicadores determinísticos**, se espera que la habituación de la respuesta sea altamente improbable o imposible: e.g. la respuesta de socorro de los ratones a los llamados de la cría (Zippelius y Schleidt, 1956); o la contracción de la pupila ante un aumento en la intensidad de la luz (Lehner, 1941).

Otra limitación al riesgo que implicaría una habituación persistente, está dada por el hecho de que la HLT queda **específicamente** ligada a la estimulación recibida durante la adquisición de la respuesta habituada. Es decir, la HLT tiende a **no ser generalizada** a un **estímulo** diferente.

Este concepto de **estímulo-especificidad**, constituye para muchos autores un carácter diagnóstico de la habituación (Peeke, 1984). Si se diera un decremento de la respuesta que no fuera estímulo-específico sino respuesta-específico, es decir que se generalizara a cualquier otro estímulo, no podría ser considerado como un caso de habituación. Más probablemente, se trataría de uno de los dos fenómenos con los que se puede confundir la habituación: la fatiga motora o la adaptación sensorial.

### 3.- El estímulo habituante

Dada la relevancia atribuida a la estímulo-especificidad en la definición de este proceso mnésico, resulta oportuno detenerse a considerar qué se entiende por **estímulo** en la habituación.

En una primera aproximación, **estímulo** sería la señal que se presenta iterativamente y que desencadena la respuesta. Por ejemplo, en el caso de la habituación del sobresalto de un roedor a un sonido (*acoustic startle response*, Davis, 1969), el estímulo sería un tono de determinada frecuencia e intensidad. Los psicólogos experimentales suelen reducir el concepto de estímulo exclusivamente a la señal desencadenante (Rescorla, 1988; Sokolov, 1963). Otros autores, no obstante, han entendido por estímulo a la señal **más** el conjunto de **claves contextuales** que necesariamente la acompañan (Korn y Moyer, 1966; Marlin y Miller, 1981). Por otro lado, Wagner (1976, 1978, 1979) ha enunciado la teoría asociacionista de la habituación que explicáramos más arriba, donde propone un condicionamiento clásico de los estímulos contextuales a la señal desencadenante, de tal manera que el contexto actuaría inhibiendo la respuesta cuando el estímulo se presenta nuevamente en el mismo entorno. Si bien esta teoría no ha recibido mucho apoyo, la idea que el estímulo habituante es un complejo de estimulación en el que se integran las claves contextuales, ha ido ganando adeptos entre los mismos psicólogos experimentales (e.g. Bouton y Swartzentruber, 1986; Fanselow, 1980; Marlin y Miller, 1981). Es curioso destacar, sin embargo, que trabajos muy anteriores sobre habituación, realizados con invertebrados y con un enfoque más biológico, ya habían atribuido un rol importante al contexto (Nicol, 1950; Clark 1960, a,b).

Estudios sobre habituación con énfasis ecológico, han hecho un aporte adicional al concepto de **estímulo** (Peeke et al, 1973; Petrinovich et al



1976, 1984; Shalter, 1975, 1978, 1984). Estos autores introducen la **variable espacial** del estímulo. Consideran que un componente adicional del estímulo es la localización y forma de desplazamiento de la señal respecto al animal que se habitúa. Así, por ejemplo, Peeke y Veno (1973, 1979) informan que el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) habitúa su respuesta de ataque a un intruso, con especificidad no solo a sus características morfológicas sino también al lugar en que se presentó en el territorio; y Petrinovich et al (1976, 1979) encuentran un hecho similar en la habituación del chingolo (*Zonotrichia leucophrys*) al canto territorial de un vecino.

La consideración de una **variable temporal** en la estimulo-especificidad de la habituación, se menciona excepcionalmente en la bibliografía (Shalter, 1975; Laming et al, 1990). Sin embargo, en investigaciones sobre otros tipos de aprendizaje, se ha demostrado la posibilidad que un animal memorice un intervalo de tiempo entre dos estímulos, adecuando su respuesta a esa variable (Logan, 1976; Mackintosh, 1983).

En resumen, la HLT podría ser específica a un **complejo estimulante** que comprende la totalidad de las variables de la señal y el contexto, inclusive la variable espacial (localización y modo de desplazamiento de la señal) y la variable temporal (frecuencia de aparición de la señal). Así, cualquier modificación en un componente de ese complejo podría provocar una reinstalación de la respuesta. Esto significa que en condiciones de laboratorio, los estudios sobre HLT logran estabilizar la casi totalidad de las variables que componen el complejo de estimulación y obtener así una anulación de la respuesta por largo tiempo. Por el contrario, en condiciones naturales, la inestabilidad de las variables conspiraría contra esa persistencia, protegiendo al animal de los riesgos de la HLT.

#### **4.- El carácter irreductiblemente complejo del estímulo y una interpretación reduccionista de la habituación.**

El tema de la **complejidad del estímulo**, que se ha considerado en los párrafos anteriores y que se tratara experimentalmente en la presente tesis, excede a este paradigma de aprendizaje interesando a la temática de la memoria en general.

Según ciertos autores, una aproximación puramente celular y molecular podría explicar la totalidad del proceso mnésico. Así, por ejemplo, el grupo de Kandel y colaboradores, intentan decodificar lo que llaman el "alfabeto celular del aprendizaje" en *Aplysia* (Hawkins y Kandel, 1984), mediante la detección de cambios en la relación (**wiring**) entre dos neuronas. Pese a que tal propuesta tiene *prima facie* asidero, puesto que se trata de un modelo experimental simplificado y de una forma de aprendizaje "simple" (e.g. habituación, sensibilización), se ha criticado la pretensión de que haya **"un exacto mapeo psicofísico entre el comportamiento del organismo intacto y las propiedades de la conexión entre las dos neuronas en cultivo"** (Rose, 1989). Los trabajos del grupo de Kandel, así como de otros grupos de investigadores que comparten su enfoque experimental (e.g. Alkon y col. con *Hermisenda*, 1987), han realizado grandes aportes acerca de la naturaleza de la marca mnésica. Lo que se discute es la explicación reduccionista del comportamiento adquirido (Rose, 1989; Withlow et al, 1984), cuestionándose, entre otros aspectos, la pretendida simplicidad de la habituación. En efecto, un supuesto básico de esta teoría es que los fenómenos de memoria animal, aún los más complejos, resultan de combinaciones de las letras del "alfabeto" (habituación, sensibilización), siendo así módulos irreductibles de simplicidad (Kandel et al, 1992). Es en este punto donde la discusión sobre este tópico de la llamada biología

molecular de la memoria (Rose, 1989) se relaciona con el tema de la tesis.

Hawkins y Kandel (1984) dicen que durante la habituación toda la información que el animal adquiere está relacionada con el estímulo que el experimentador presenta reiteradamente ("un estímulo débil" que el animal aprende a ignorar). La presente tesis parte de un postulado básico opuesto: **el estímulo habituante es irreductiblemente complejo**. Considera que el error reduccionista deriva de la suposición, por parte del experimentador, que mediante una gran estabilización de las variables experimentales se reduce la información adquirida sólo al estímulo blanco. En realidad, el estímulo que el experimentador diseña y aquel que el animal recibe difieren marcadamente en complejidad. Durante el proceso de habituación, el animal incorpora mucha más información que la supuesta por la hipótesis reduccionista.

### III.- Habituación en crustáceos

Dado que el animal experimental usado en esta tesis es *Chasmagnathus granulatus*, es decir, un decápodo brachyuro, resulta oportuno presentar aquí, brevemente, los antecedentes de estudios en crustáceos sobre aprendizaje en general y habituación en particular.

Las primeras evidencias de aprendizaje en esta clase, se remiten a las investigaciones realizadas por Yerkes en cangrejos y langostinos (Yerkes et al, 1908), y desde entonces, ha sido incesante el aporte de trabajos que prueban aprendizaje en este grupo (Abramson y Feinman, 1987, 1988, 1990; Jackson y Elwood, 1989 a y b; Taylor, 1971).

Como afirma Krasne (1972), Crustacea es una clase interesante para

estudiar la capacidad de modificación comportamental frente a distintas demandas ambientales, pues presenta estilos de vida muy diversos y, en consecuencia, una gran variedad de maneras de aprender, sosteniendo que "este grupo provee un excelente material para distinguir los aspectos relativamente universales, esenciales y primitivos de los procesos de aprendizaje".

El sistema nervioso de los crustáceos posee equipos sensorio-motrices muy diversos para poder adecuarse a una gama muy amplia de formas diferentes de vida, ofreciendo así buenas oportunidades para encarar el estudio de correlatos fisiológicos del comportamiento.

Numerosos investigadores describieron neuronas específicas del SNC así como circuitos neuronales básicos en varias especies de crustáceos, y este hecho permitió estudiar cambios de la actividad neuronal vinculados al aprendizaje (Burrows, 1967; Krasne, 1973; Sandeman, 1971; Wiersma, 1970).

Particularmente Sandeman (1990) intentó relacionar la organización estructural del cerebro de decápodos con su respectiva función. Clasificó tres niveles de comportamiento de acuerdo a la complejidad:

-**El primer nivel** estaría caracterizado por respuestas a estímulos "simples" que involucren un mismo grupo muscular y cuya acción siempre ocurre en idéntica dirección. El número de neuronas esenciales para la respuesta es pequeño. Un ejemplo de comportamiento de primer nivel es la retracción protectora del ojo del cangrejo.

-**El segundo nivel** correspondería a respuestas en las cuales el estímulo es recibido por órganos de los sentidos complejos y altamente selectivos (estatocistos, ojos, propioceptores). La señal determina cuali y cuantitativamente la naturaleza de la respuesta. Las respuestas pueden involucrar varios grupos de sistemas motores, controlados por retroalimentación sensorial e influenciados por diversas entradas sensoriales.

Un ejemplo de este nivel puede encontrarse en el comportamiento compensatorio de los pedúnculos oculares, capaces de movimientos en tres planos, o en la respuesta de escape ante la presencia de un estímulo visual. El carácter multimodal de estas respuestas sugiere que el animal extrae información de dirección y velocidad necesarias para generar una respuesta optocinética.

-El **tercer nivel** describe acciones en las cuales no se requiere un mantenimiento de la estimulación externa. Se pueden establecer las condiciones bajo las cuales aparece la respuesta, sin embargo la iniciación de la misma parece surgir del propio animal (auto-motivados). En este nivel, están involucrados muchos sistemas aferentes y motores. exploración táctil es un buen ejemplo del mismo.

Los primeros trabajos registrados en **habituación** fueron los realizados por Drzerwina (1910) en el cangrejo ermitaño (*Clibanus sp.*). Los cangrejos desnudos -sin caparazón- abandonaban el intento de entrar a los caparazones de caracoles sellados, pero si en este estado se les presentaban otros caparazones (desconocidos), se desencadenaba nuevamente la respuesta de entrada.

Otras investigaciones tempranas en habituación fueron realizadas también en cangrejos ermitaños por Fink en 1941. Este autor demostró que los movimientos repetidos del sustrato de apoyo provocaban una disminución significativa en el comportamiento de reclusión al caparazón suscitado por dicho estímulo. Luego de 17 días de entrenamiento los cangrejos abandonaban totalmente el comportamiento de reclusión.

Más recientemente, Jackson et al, (1989, a,b) y Dimant et al, (1992) retomaron los trabajos de habituación de la exploración, comenzados por Drzewina, con el cangrejo *Pagurus bernhardus* y el cangrejo *Chasmagnathus granulatus* respectivamente. A lo que debemos

agregar, por último, la nutrida bibliografía reunida con respecto a *Chasmagnathus* cuando se usa el paradigma de habituación de la respuesta de escape a un estímulo de peligro (ya sea un estímulo visual o un leve choque eléctrico) a la que iremos haciendo referencia en el curso de esta tesis.

#### **IV.- Hipótesis**

En base al supuesto que el cangrejo *Chasmagnathus granulatus* presenta una habituación a largo término (HLT) de la respuesta de escape a un estímulo visual de peligro, se formula la hipótesis central de esta tesis en los siguientes términos.

**La habituación es un proceso de aprendizaje que involucra la adquisición y el almacenamiento de información acerca de un estímulo, que por su complejidad no es reducible a la mera presentación de la señal iterativa (estímulo blanco).**

## **V.- Objetivos de la tesis.**

Los objetivos de la presente tesis pueden resumirse en los siguientes puntos:

1.- Estudiar la estímulo-especificidad en el proceso de habituación de largo término, analizando los efectos de modificaciones en la intensidad del estímulo visual (cambios de tamaño del estímulo-señal) y modificaciones en la variable espacial (cambio de la relación espacial entre el estímulo y el sujeto respondiente).

2.- Estudio de la variable temporal en la estímulo-especificidad de la habituación de largo término, entendiéndose por variable temporal la frecuencia de presentación del estímulo iterativo.

## **CAPITULO II : MATERIALES Y METODOS**



## CAPITULO 2

### MATERIALES Y METODOS

#### Animales

Los individuos experimentales usados fueron cangrejos machos adultos de la especie *Chasmagnathus granulatus*, cuyo caparazón promediaba en un ancho de 28 a 30 mm. Los mismos fueron recolectados en las rías de San Clemente del Tuyú (Provincia de Buenos Aires, Argentina) en aguas salobres de menos de un metro de profundidad. Se trasladaba a los animales al laboratorio, donde eran alojados en recipientes de vidrio de paredes opacas (35 X 48 X 27 cm) cuyo fondo contenía 1 a 2 cm de agua, proveniente del sitio de captura. Tanto el recinto experimental como el de mantenimiento de los animales, fueron conservados a una temperatura constante de 20 a 22 °C. Todos los experimentos se realizaban dentro del lapso de 1 a 3 días, después del ingreso de los animales al laboratorio. Cada individuo participaba en un solo experimento.

#### Dispositivo Experimental

El dispositivo experimental básico, llamado **actómetro** (figura 1A) constaba de un recipiente plástico con una pared circular cóncava suspendido por tres hilos de nylon desde una estructura de madera (23 X 23 X 30 cm), iluminado por una lámpara de 10 watts. En la base del

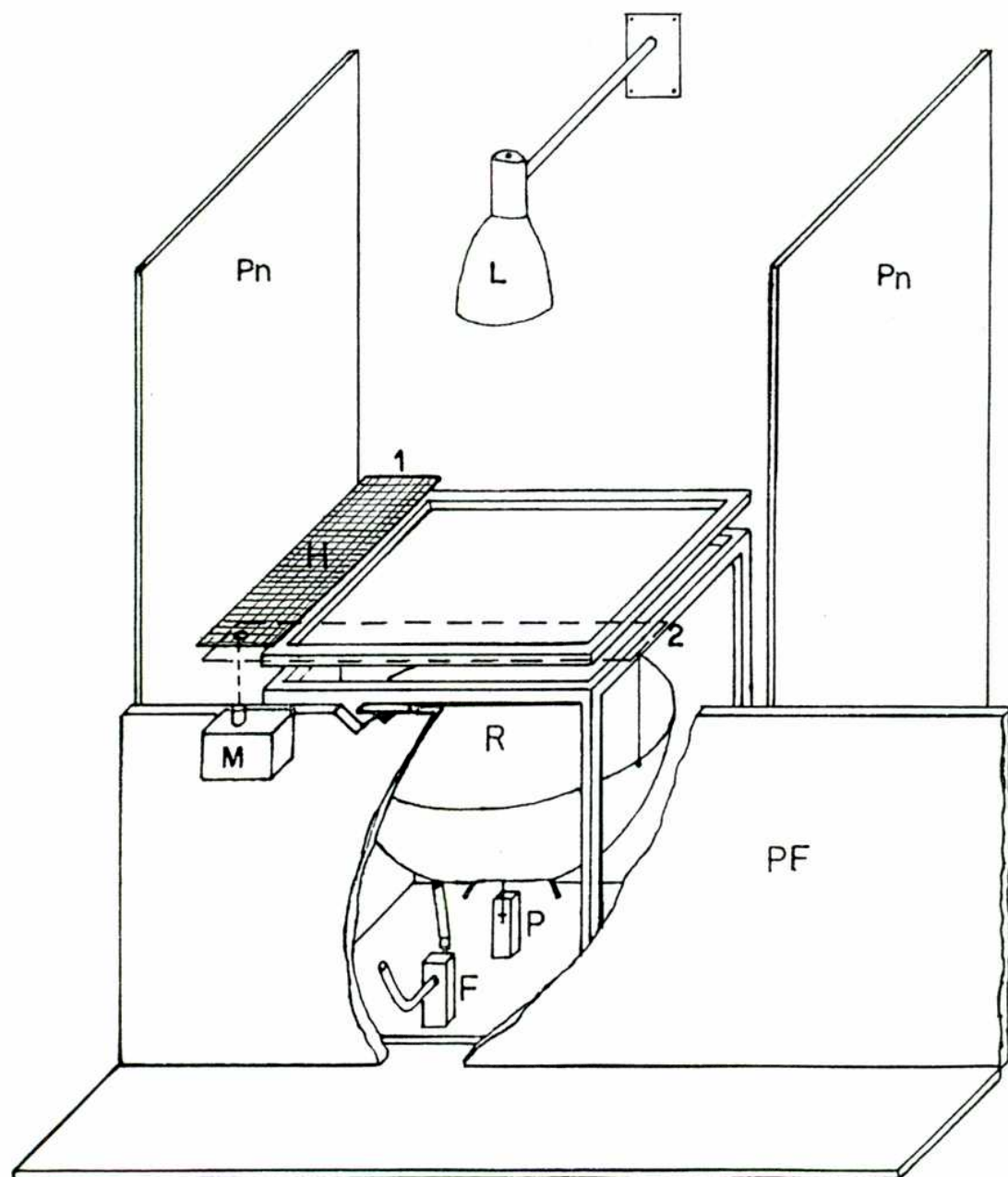
recipiente se disponía una aguja fonográfica conectada a un elemento piezoeléctrico. Cada cangrejo era colocado en un recipiente. El fondo del mismo estaba cubierto aproximadamente de 1 cm de agua salobre. Un motor desplazaba una figura rectangular opaca (15 X 30 cm) -casi rasante al extremo superior de la estructura de madera- a una velocidad angular tal, que la misma recorría la apertura total en 2.3 segundos. El pasaje de la figura por encima del animal, generaba una respuesta de escape. Esta huída se limitaba a la base central aplanada del recipiente, ya que la gran concavidad de la pared impedía que el animal pudiese treparse por ella. Los movimientos del recipiente, producidos por la reacción del cangrejo, inducían cambios de voltaje en el elemento piezoeléctrico de la aguja fonográfica. Estos cambios de voltaje eran amplificados, integrados y decodificados en una escala ordinal de unidades en un rango de 1 a 1020 (1 unidad = 0.02 V) y luego procesados por una computadora. La amplificación era elegida de manera tal que el máximo permanecía por debajo de las 1020 unidades. Una palanca de freno impedía que el recipiente se moviera durante la limpieza del mismo o durante el manejo del animal, para proteger el elemento piezoeléctrico.

Una versión previa de este dispositivo tenía una amplificación menor a la que hemos descripto (1 unidad = 0.01 V) con una escala que iba de 1 a 510. Todos los experimentos presentados en el Capítulo 3 fueron realizados en esta versión previa, mientras que los del Capítulo 4, con la versión última del aparato.

El recinto experimental constaba de 40 actómetros, aislados uno de otro mediante particiones laterales y una pared frontal.

La secuencia de ensayos, su duración y los intervalos interestímulo eran programados por medio de la computadora que a su vez controlaba los eventos experimentales.

1A -



**Figura 1A:** Actómetro. F: freno; R: recipiente plástico; PF: pared frontal; L: lámpara de 10W; M: motor que desplaza la figura de posición 1 a 2; P: sensor piezoeléctrico; Pn: paneles entre actómetros; H: figura horizontal.

## Procedimiento

Los experimentos incluyeron dos sesiones de 15 ensayos cada una: la **sesión de entrenamiento** y la **sesión de retención o de evaluación** (*testing*) separadas por un intervalo de 24 horas durante el cual cada cangrejo permanecía en un recipiente plástico completamente aislado. Se usaron tres tipos distintos de estímulo: la figura horizontal (**H**), la figura grande (**G**) y la figura vertical (**V**). La figura **H** (8 X 25 cm) (figura 1B) era desplazada horizontalmente, la **V** era igual a la **H** pero el desplazamiento se producía en sentido vertical (figura 1B), y la **G**, que se desplazaba en el mismo sentido que **H**, pero medía 13 X 25 cm. Durante cada ensayo, que duraba 9 segundos, la figura opaca era desplazada 4 veces.

Antes del comienzo de un entrenamiento o de una evaluación, había un **período de adaptación** al actómetro de 30 min.

Los grupos control, que no eran sometidos a entrenamiento en la primera sesión, permanecían sin embargo en los actómetros durante el mismo tiempo que los experimentales.

La actividad del cangrejo se registraba durante el tiempo total de cada ensayo, es decir los 9 seg.

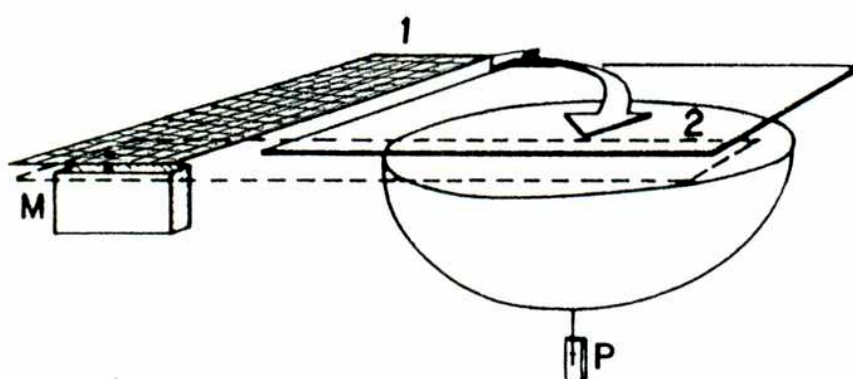
En todos los experimentos cada grupo (experimental o control) constaba de 30 a 40 cangrejos.

## Parámetros para evaluar la habituación

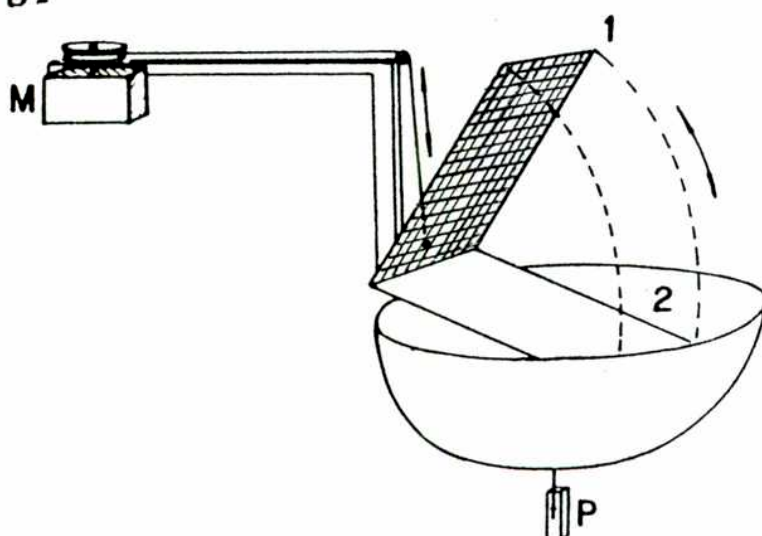
En estudios de habituación, se usan generalmente dos parámetros para estimar la actividad del animal durante cada sesión: el nivel de respuesta (la fuerza de la misma) y la tasa de caída.

1B.

a.



b.



**Figura 1B:** Representación esquemática de los desplazamientos de la figura rectangular en el actómetro. a) Desplazamiento horizontal de la figura H. b) Desplazamiento vertical de la figura V. M: motor; P: censor piezoeléctrico.

El **nivel de respuesta (NR)** implica un registro directo de la cantidad total de respuesta durante una sesión, el que en la presente tesis fue calculado computando la media de los registros acumulados por un grupo durante la sesión de 15 ensayos.

Con respecto a la tasa de caída de la respuesta, los procedimientos usados en la literatura han sido muy variados (Hinde, 1970; Megela et al, 1979; Peeke et al, 1969; Petrinovich, 1979). Petrinovich y Widaman (1984) argumentaron convincentemente en favor de un análisis de regresión individual, donde se calculaba una ecuación lineal para cada sujeto, obteniéndose luego la pendiente media como una estimación de la tasa de respuesta de cada grupo experimental. Una simple inspección de la forma de caída de la respuesta en *Lhasmagnathus*, sugiere que una regresión lineal de la totalidad de los 15 ensayos resulta un método inadecuado para describir el proceso, dado el notable peso de la porción asintótica de la curva. Por este motivo, se diseñó el siguiente procedimiento para evaluar la **tasa de habituación (TH)**, basado en la realización de regresiones lineales sucesivas (Lozada, Romano y Maldonado, 1990). En la primera regresión se incluían los 15 ensayos; en la segunda se omitía el primer ensayo; en la tercera se omitían los primeros dos ensayos; y así sucesivamente hasta obtener una pendiente que no difiriera significativamente de cero. Esta parte final de la curva -estadísticamente paralela al eje de las abscisas- fue considerada la porción asintótica y su valor promedio por ensayo y por animal fue llamado **valor asintótico**. El último ensayo de la porción de caída y por lo tanto el primer ensayo de la asíntota, se lo llamó **ensayo límite**.

Los dos parámetros usados en esta tesis para estudiar habituación fueron **nivel de respuesta (NR)** y **tasa de habituación (TH)**, y subsidiariamente, **valor asintótico y ensayo límite**. Respecto a la HLT el análisis recurrió en casi todos los casos al uso de comparaciones de

NRs, excluyendo la estimación de THs, puesto que el grupo entrenado suele presentar en la evaluación (sesión de "testing"), una deformación de la curva como consecuencia de una gran reducción en el nivel de respuesta y del efecto de piso.

En los estudios relacionados con la variable temporal del estímulo (Capítulo 4), se usaron dos índices: el **índice de decremento entre sesiones de la respuesta (I%)** y el **índice de generalización de la frecuencia (IG%)**.

El **I%** es una estimación de la HLT mediante una comparación entrenamiento-evaluación, y es igual a la media aritmética de la relación  $[(R1-R2)/R1] \times 100$  por animal, donde R2 simboliza el NR de la sesión de evaluación y R1 el NR de la sesión de entrenamiento. Las limitaciones en el uso de este índice se discuten luego.

El **IG%** ilustra el porcentaje de generalización de una frecuencia de entrenamiento **A** a una frecuencia distinta de evaluación **B**, respecto al caso en que se entrena y evalúa con la misma frecuencia **B** (es decir, 100% de generalización) y se explica en el Capítulo 4.

**Consideraciones metodológicas sobre la evaluación de la HLT, poder habituante y estímulo especificidad.**

### **1) Evaluación de la HLT.**

La elección de los criterios que permiten calificar como aprendizaje a un proceso de adquisición de información y evaluar la retención a largo término, implica una toma de posición acerca de lo que se ha considerado dos concepciones antitéticas del fenómeno mnésico. En efecto, según un punto de vista, al que llamaremos **tradicional**, el aprendizaje consiste en la modificación de un comportamiento como resultado de la experiencia; por otro lado, una concepción más **moderna** considera que el aprendizaje

implica antes que nada un cambio interno que se puede expresar de maneras muy diferentes (Rescorla, 1968). Si **t1** es el tiempo en que el animal está expuesto a la oportunidad de aprender (**tiempo de entrada**) y **t2** un tiempo posterior en que puede descubrirse la modificación producida por la experiencia (**tiempo de evaluación**); el primer punto de vista describe el aprendizaje como un cambio en el comportamiento de **t1** a **t2**, mientras que el segundo lo describe como diferencias comportamentales en **t2** en función de diferencias de experiencias en **t1**.

Las consecuencias metodológicas de una y otra concepción son notablemente diferentes. Veamoslas referidas a un estudio de habituación a largo término.

Segun la concepcion **tradicional**, el estudio de la habituacion debe realizarse mediante una comparacion del nivel de respuesta en **t1** con aquel en **t2**, usando, por ejemplo, el índice de decremento (I%) al que nos referimos anteriormente y concluyendo que habrá HLT cuando el valor de I% sea significativamente mayor que cero. Este procedimiento, aunque quizás el más simple, puede acarrear sin embargo muchas dificultades interpretativas. En efecto, el comportamiento de un animal puede diferir de **t1** a **t2** por causas no atribuibles a un fenómeno mnésico, entre ellas, por ejemplo, la influencia de factores no controlados por el experimentador que actúan durante el intervalo de retención **t1-t2** o en **t2**. Además, en el caso de la habituación, un método basado en una evaluación **t2** vs **t1** resulta especialmente inapropiado ya que la HLT puede ocurrir con niveles de respuesta en **t1** muy bajos, o inexistentes (Peeke, 1976).

Un metodo más acorde con lo que llamamos la concepción **moderna** del fenómeno mnésico, implica un estudio de la HLT mediante la exposición de diferentes animales a diferentes experiencias en **t1** y luego una evaluación de este aprendizaje en **t2** por un procedimiento de evaluación



comun. Así, por ejemplo, si un grupo control y un grupo experimental tienen en  $t_1$  condiciones idénticas, con la única excepción de que el segundo grupo recibe la estimulación iterativa y el primero no; y si en  $t_2$ , el grupo control presenta un nivel de respuesta (NR) estadísticamente superior al experimental, se puede concluir que éste ha adquirido una respuesta habituada.

El segundo método entraña una clara distinción entre condiciones en  $t_1$  y condiciones en  $t_2$ , es decir entre aprendizaje y *performance*, lo que permite evitar los profundos errores de interpretación a los que en muchos casos ha conducido, como lo veremos luego, la aplicación del primer método (Rescorla y Holland, 1976).

## **2) Evaluación comparativa de la influencia de estímulos diferentes sobre la HCT. Poder habituante, generalización y estímulo-especificidad.**

Antes que nada, debemos aclarar que por estímulos iterativos **diferentes** entendemos a aquellos que difieren ya sea en el valor de la variable de un mismo parámetro (e.g. frecuencia, intensidad) o en algún parámetro del estímulo (e.g. modalidad sensorial, contexto).

El método para comparar el grado de HLT obtenido por estímulos diferentes, es decir, el **poder habituante** de cada estímulo, definiéndolo como su poder relativo para inducir una respuesta habituada duradera, nos lleva a consideraciones similares a las que hicimos previamente respecto a los criterios para definir aprendizaje.

Conforme a la concepción **tradicional** del fenómeno mnésico, si se quiere estimar el poder habituante del estímulo A respecto a B, podría optarse por cualquiera de las siguientes modalidades.

En un primer método de estimación, se usa el índice de decremento

(1%), de manera que, de obtenerse para un entrenamiento con A un índice mayor que para con B, se concluiría que A tiene más **poder habituante** que B. La inconveniencia de este procedimiento fue señalada mas arriba.

Otra modalidad de análisis consiste en estudiar el curso de decremento de la respuesta ante el estímulo iterativo, en función de las variables que interesan (e.g. intensidad, frecuencia). Este método ha sido aplicado ampliamente (e.g. Thompson y Spencer, 1966), y ha llevado a una conclusión bastante generalizada, según la cual la caída de la respuesta es más rápida cuanto menos intenso es el estímulo y más alta la frecuencia de presentación. Sin embargo, tal estudio del curso de la habituación confunde las condiciones del aprendizaje con las condiciones de estimación del aprendizaje. En efecto, cuando en el ensayo  $n$  se observa un diferente nivel de respuesta al estímulo de intensidad A respecto a B, no sabemos si esa disparidad es atribuible a las diferencias en la intensidad del estímulo a la cual los animales fueron expuestos en los  $n-1$  ensayos anteriores o a diferencias en la intensidad del estímulo al cual ellos responden en  $n$ . Con el propósito de separar estas alternativas, es necesario exponer distintos animales a las dos intensidades de estímulo diferentes durante los primeros  $n-1$  ensayos (es decir durante  $t_1$ ) y luego evaluarlos con una intensidad común (o una serie de intensidades comunes) durante la sesión de retención (es decir durante  $t_2$ ). Davis y Wagner (1968) llevaron a cabo este experimento en ratas, encontrando que cuanto más baja era la intensidad del estímulo habituante en  $t_1$ , menor era la habituación demostrada en  $t_2$ , o sea llegaron a una conclusión opuesta a la generalmente aceptada. Este ejemplo es uno, entre los muchos que podrían mencionarse, acerca de los errores interpretativos a los que puede conducir el uso de una metodología inadecuada en estudios sobre habituación.

Un tercer procedimiento de análisis incluye, además de grupos

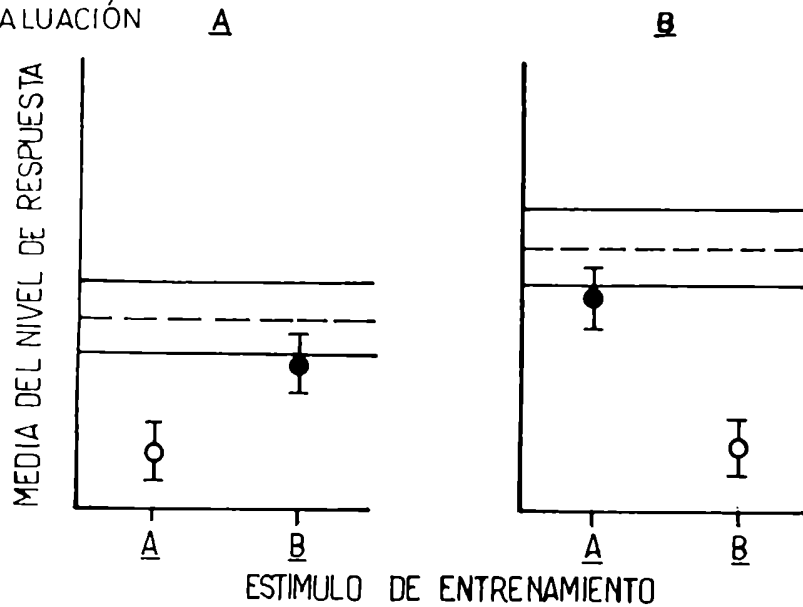
entrenados con los estímulos diferentes (grupo A y B), dos grupos control que durante **t1** comparten las mismas condiciones experimentales que los grupos A y B, pero sin recibir la estimulación iterativa. En **t2**, el grupo A y un grupo control son evaluados con A, mientras el grupo B y el otro grupo control son evaluados con B. Pese a que este método tiene la virtud de incluir controles adecuados, incurre en el error antes mencionado de confundir las condiciones de entrenamiento y de evaluación, y por lo tanto, si se encontrase una diferencia entre A y B durante la evaluación quedaría la duda de si ella se debe a la estimulación en **t1** o en **t2**.

Por lo tanto, el método de elección para esta clase de estudios, inspirado en lo que hemos llamado la concepción **moderna** del aprendizaje, parte de una noción básica que podríamos enunciar en los términos de Rescorla (1988): "la estimación del impacto de una variable independiente sobre el aprendizaje, sólo puede hacerse cuando se usa un procedimiento de evaluación común".

El diseño experimental usado en la presente tesis para abordar este tipo de estudio, al que llamaremos desde ahora en adelante **diseño de evaluación común** se ilustra en la fig 2. Se trata de estimar comparativamente la influencia que dos valores de una variable (A y B) tienen sobre la HLT, para lo que se forman seis grupos de cangrejos. Durante **t1**, los grupos AA y AB reciben 15 ensayos de entrenamiento con el estímulo A; los grupos BB y BA, 15 con B; los grupos CONTROL-A y CONTROL-B no reciben entrenamiento pero permanecen en los actómetros. Durante **t2** (24 horas después que **t1**), los grupos AA, BA y CONTROL-A reciben 15 ensayos con A, mientras que los grupos BB, AB y CONTROL-B, 15 ensayos con B. Los grupos AA y BB son denominados **concordantes** (o en situación de concordancia) puesto que son entrenados y evaluados con un mismo estímulo, en tanto que a los grupos AB y BA se los llama **discordantes** (o en situación de discordancia).

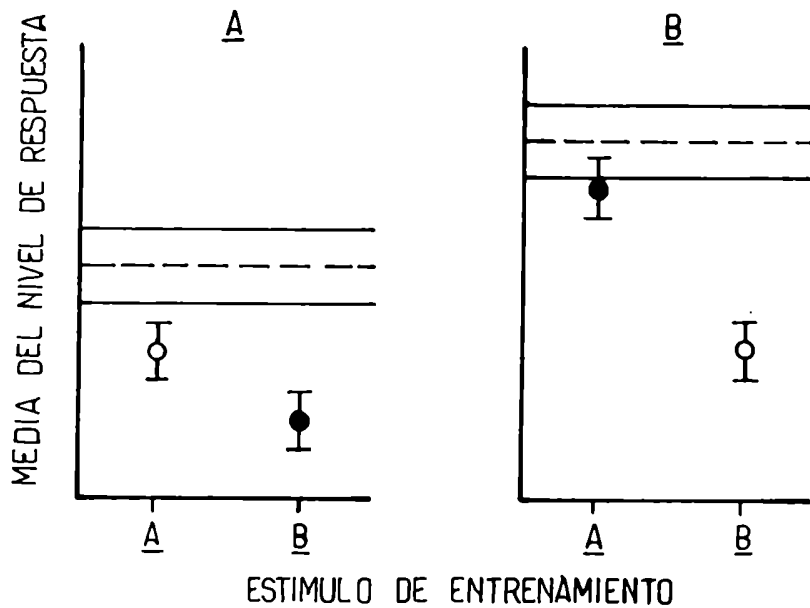
a.

ESTÍMULO DE  
EVALUACIÓN



33

b.



**Figura 2:** Valores hipotéticos del nivel de respuesta correspondientes a la sesión de evaluación. Las líneas punteadas indican los valores de las medias de cada grupo control y las llenas sus respectivos ES. Los círculos claros representan las medias de los grupos concordantes (entrenados y evaluados con el mismo IIE) y los círculos oscuros representan las medias de los grupos discordantes (entrenados y evaluados con IIEs diferentes). El grado de HLT está indicado por el decremento de la respuesta respecto al NR del grupo control. En el primer ejemplo hipotético (fig. a) se observa que solo los grupos concordantes muestran retención de la habituación. El ejemplo hipotético ilustrado en la figura b) indica que el decremento del NR es mayor en los grupos entrenados con B respecto a los entrenados con A (en concordancia y discordancia) y que el grupo entrenado con A y evaluado con B no difiere del grupo control.

Los resultados del experimento son evaluados mediante el análisis sólo de los datos obtenidos durante  $t_2$  y correspondientes a dos conjuntos de tres grupos, cada conjunto evaluado con el mismo estímulo (AA, BA y CONTROL-A; o BB, AB y CONTROL-B). El esquema de presentación de los resultados se exhibe mediante ejemplos hipotéticos en la fig 2a y b, y la diferencia entre las medias de grupos evaluados estadísticamente mediante una prueba de Duncan de comparaciones múltiples. En los paneles de la izquierda se exhiben los niveles de respuesta correspondientes a grupos evaluados con A y en los de la derecha con B, indicándose en las abscisas el estímulo con los que fueron entrenados y con una línea de puntos el nivel de respuesta del control correspondiente.

En el caso hipotético presentado en la fig 2a, la habituación a un estímulo **no se generaliza** al otro en ninguno de los dos análisis, es decir, el NR de ambos grupos discordantes es similar a la de los respectivos controles. Constituye un caso de **estímulo-especificidad** tanto para A como para B, presentándose retención sólo cuando los animales son entrenados y evaluados con el mismo estímulo.

En la fig 2b, la habituación a B se **generaliza** a A pero no a la inversa y, además, el NR de B en situación discordante es estadísticamente menor que el NR de A concordante (panel izquierdo). En este caso, puede decirse que hay estímulo-especificidad para A pero no para B, o en otros términos, que B tiene mayor poder habituante que A.

Este último ejemplo es un caso de extrema diferencia entre el poder habituante de dos estímulos diferentes. Pueden darse sin embargo situaciones intermedias (algunas de las cuales podrán verse a lo largo de esta tesis), por ejemplo, que ocurra generalización para ambos estímulos pero que en uno o en ambos análisis la retención sea mayor para un estímulo que para el otro.

De ahí entonces, que adoptaremos en la presente tesis las siguientes definiciones.

**Estímulo-especificidad.** Se dice que la habituación es estímulo específica a un estímulo A cuando sólo se induce retención en situación de concordancia.

**Poder habituante.** Se dice que un estímulo A tiene mayor poder habituante que un estímulo B, si solo A generaliza a B; o cuando -dándose generalización con ambos estímulos-, la retención es mayor para A que para B, tanto en concordancia como en discordancia.

**CAPITULO III : ESTIMULO-ESPECIFICIDAD:  
VARIABLE ESPACIAL E  
INTENSIDAD DEL ESTIMULO**

### CAPITULO 3

#### ESTIMULO-ESPECIFICIDAD: VARIABLE ESPACIAL E INTENSIDAD DEL ESTIMULO

**I.- La habituación al estímulo de peligro persiste al menos por 24 hs.**

Se trató de verificar si la habituación de la respuesta de escape ante la presentación repetida de un estímulo visual de peligro (la figura horizontal **H**), demostrada a corto término por Brunner y Maldonado (1988), tenía una larga persistencia (HLT, 24 horas).

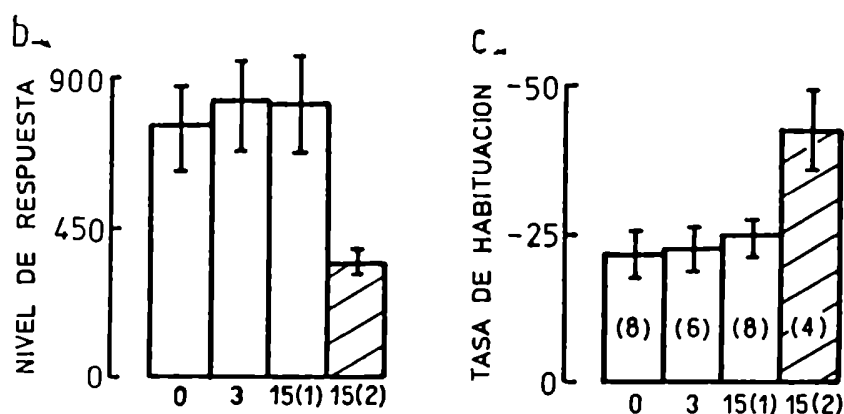
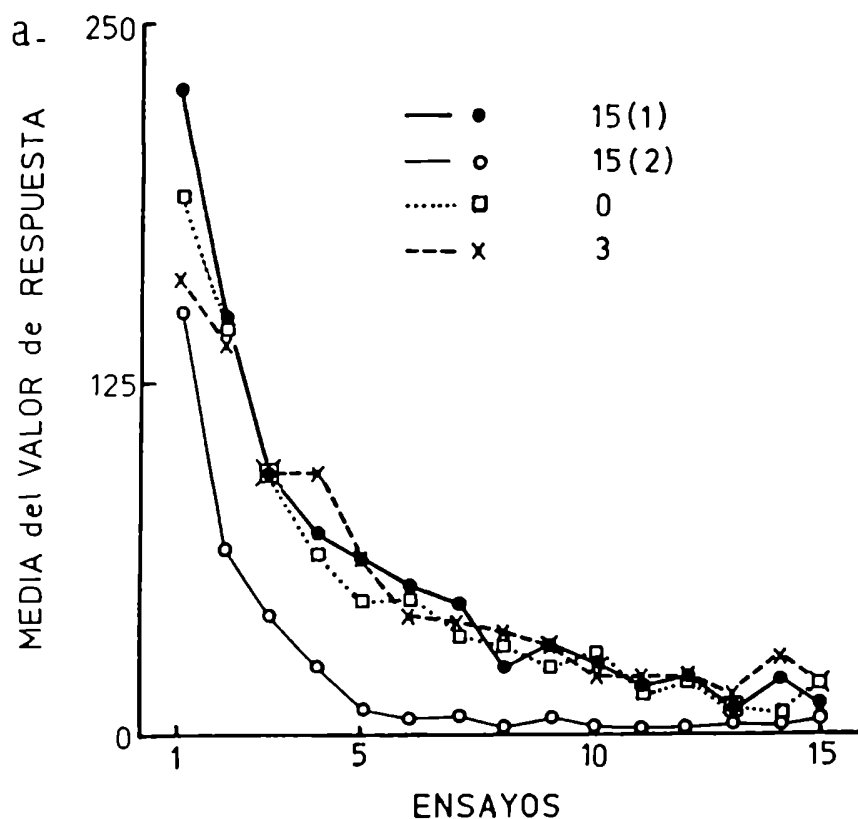
Los cangrejos se distribuyeron aleatoriamente en tres grupos:

- el **grupo 0** no recibió ensayos de estimulación de **H** en la primera sesión pero recibió los 15 ensayos de la segunda sesión;
- el **grupo 3** recibió sólo tres ensayos con **H** en la primera sesión y 15 en la segunda;
- el **grupo 15** recibió 15 ensayos en la primera sesión y 15 en la segunda.

El intervalo entre estímulos (IEE) fue de 180 seg en todos los casos. El tiempo total de permanencia de los animales en el actómetro durante cada sesión fue de 90 minutos, independientemente del programa de estimulación que recibían.

La figura 3a. muestra las curvas de habituación correspondientes a la sesión de evaluación de los grupos 0 y 3, así como las sesiones de entrenamiento y evaluación del grupo 15. La expresión 15 (1) simboliza la sesión de entrenamiento y 15 (2) la de evaluación. Una observación de esta figura 3a., muestra que las curvas correspondientes a los grupos 0, 3 y 15(1) son similares y que la curva de la sesión 15(2) describe un curso distinto.





**Figura 3:** a) Curvas de habituación correspondientes a: sesión de entrenamiento del grupo 15 [15(1), círculos oscuros], sesión de evaluación del grupo 0 (0, cuadrados claros), sesión de evaluación del grupo 3 (3, símbolos x), sesión de evaluación del grupo 15 [15(2), círculos claros].  
 b) Panel izquierdo: valores de medias del nivel de respuesta (NR). Barras claras: sesión de entrenamiento del grupo 15 [15(1)] y sesión de evaluación de los grupos 0 y 3. Barra rayada: sesión de evaluación del grupo 15 [15(2)]. La línea vertical sobre la barra ilustra el error standard. Panel derecho: valores de medias de la tasa de habituación. El número entre paréntesis dentro de las barras indica el valor del ensayo asintótico. N=30 para cada grupo. Dispositivo con amplificación V1.

Los histogramas de la Fig 3.b. representan los valores medios del nivel de respuesta (NR) para las 4 series de estimulación y los de la Fig. 3.c. los valores de la tasa de habituación (TH). Una prueba de Duncan de comparaciones múltiples realizada sobre estos datos, mostró diferencias significativas entre la media del grupo 15(2) (barra rayada) y la de cada una de las otras tres series (barras claras), ( $p < 0.01$ ), tanto para el caso de NR como TH; pero no cuando los grupos 0, 3 y 15(1) fueron comparados entre sí ( $p > 0.05$ ).

Los resultados pueden resumirse de la siguiente manera:

1.- **Los valores de NR y TH de la sesión de evaluación para el grupo 0 son similares a aquellos de la sesión de entrenamiento del grupo 15.** Por lo tanto, el sólo hecho de haber permanecido en los actómetros durante la primera sesión, es decir, haber estado en los recipientes plásticos y haber recibido las manipulaciones pertinentes para trasladar o instalar los animales, no parece inducir *per se* ningún cambio en los niveles de respuesta ni en la tasa de habituación durante la sesión de evaluación.

2.- **El NR del grupo 15 en la sesión de evaluación es menor y la TH mayor que los valores correspondientes del grupo 0.** Por lo tanto, quince presentaciones de la figura H con un IIE de 180 seg permiten a *Chasmagnathus* adquirir una HLT por 24 hs.

3.- **Un entrenamiento con sólo 3 ensayos de H no permite la adquisición de una HLT a 24 hs,** a pesar de que los cangrejos permanecen en el actómetro un tiempo equivalente a una sesión de 15 ensayos (90 min).

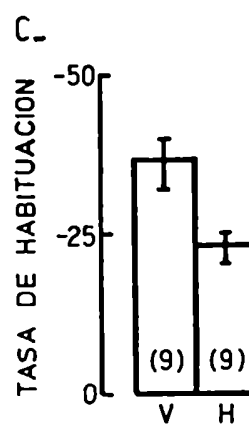
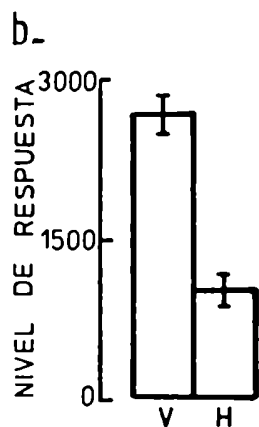
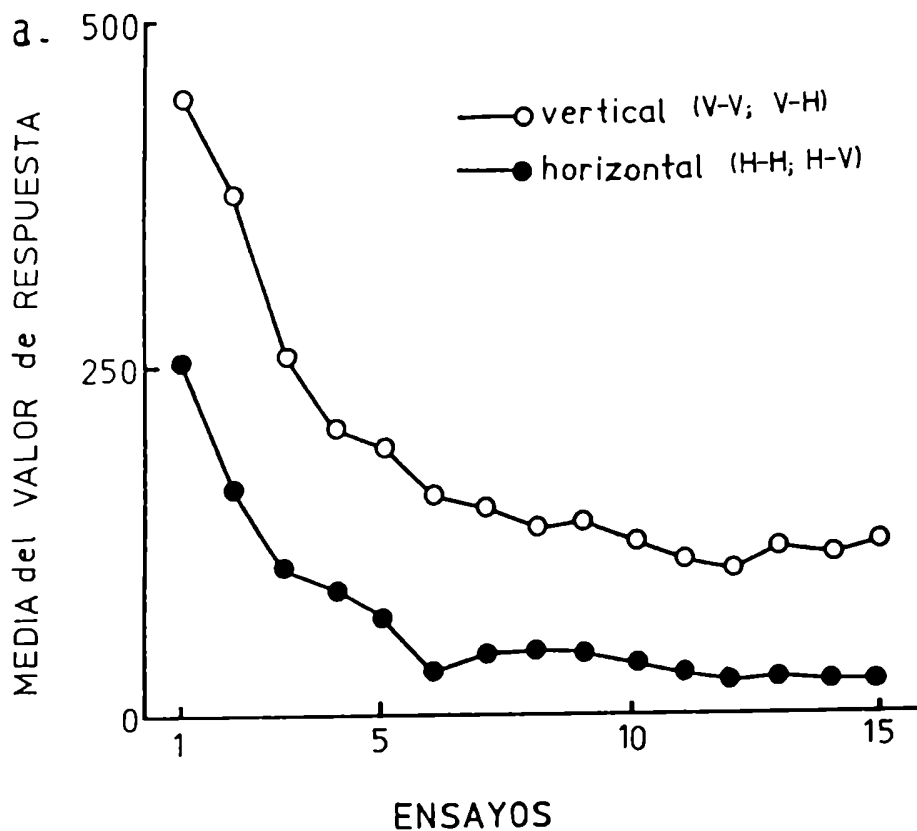
**II. La habituación de la respuesta de escape al estímulo de peligro es estímulo-específica.**

Este experimento fue diseñado para explorar el efecto de la intensidad y el grado de especificidad del estímulo en la habituación de largo término, usando a la figura vertical **V** como el estímulo alternativo de **H**.

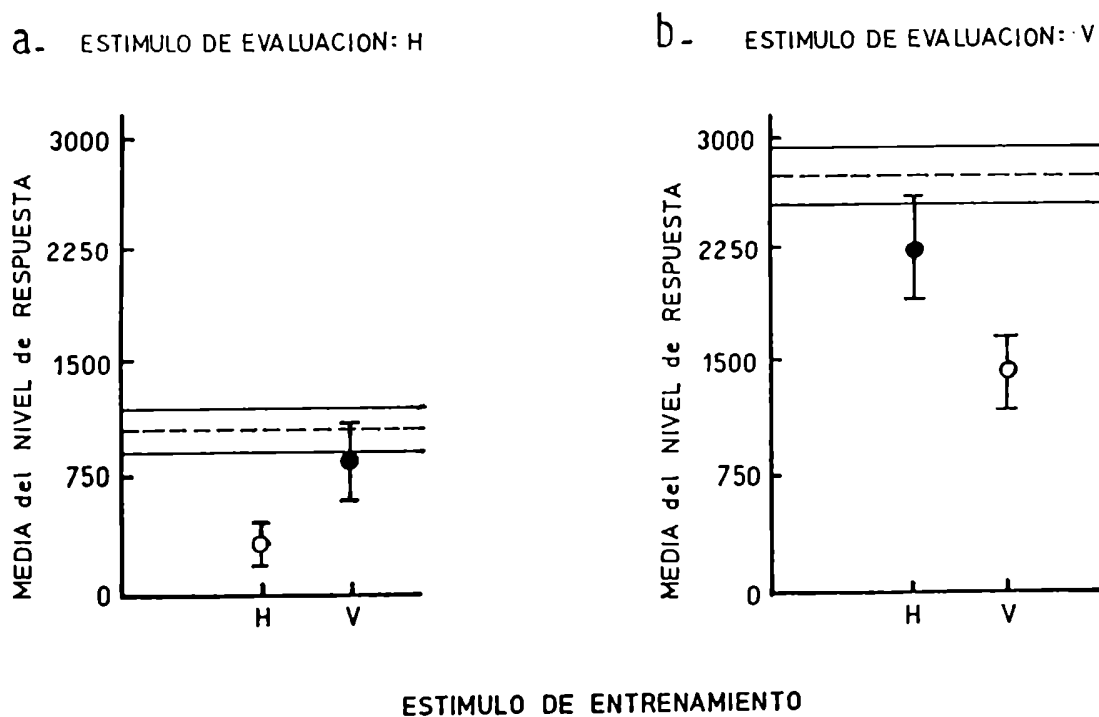
Los animales se distribuyeron aleatoriamente en 6 grupos y conforme al **diseño de evaluación común**. Dos grupos fueron controles, no siendo estimulados en el entrenamiento, y de ellos, uno fue evaluado con **H** (grupo **O-H**) y el otro con **V** (grupo **O-V**). Otros dos grupos (llamados concordantes) recibieron el mismo estímulo en el entrenamiento y la evaluación (tanto **V** como **H**). Y, en los dos grupos restantes, el estímulo de entrenamiento y evaluación fue diferente (grupos discordantes). Los grupos se identifican como **O-H**, **O-V**, **H-H**, **H-V**, **V-V** y **V-H**.

La figura 4.a. muestra las curvas de habituación de la sesión de entrenamiento correspondientes a los grupos **V-V** y **V-H** (N=50) (círculos claros) y a los grupos **H-H** y **H-V** (N=50) (círculos oscuros). En la figura 4b. y 4c. las barras muestran la media de los valores del NR y de las pendientes TH. Tanto los valores del NR como de TH de los grupos entrenados con **V** son significativamente mayores a aquellos de los grupos entrenados con **H** [ $t(98) = 6.17, p < 0.005$ , y  $t(98) = 2.92, p < 0.005$ , respectivamente]. (Entendemos por valor "mayor" de TH aquel con mayor valor absoluto, es decir, que representa una pendiente o caída más pronunciada).

En la figura 5 se presentan los valores del NR de la sesión de evaluación para los 4 grupos experimentales comparados con sus respectivos controles, conforme al método de análisis y exposición explicado en Materiales y Metodos. Una inspección de los gráficos sugiere que el nivel de retención está relacionado directamente con la correspondencia entre el estímulo del entrenamiento y el de evaluación.



**Figura 4:** a) Curvas de habituación de la sesión de entrenamiento. Círculos claros: grupos entrenados con la figura vertical. Círculos oscuros: grupos entrenados con la figura horizontal. b) Panel izquierdo: valores de medias del nivel de respuesta (NR). Panel derecho: valores de medias de la tasa de habituación (TH). V: grupos entrenados con la figura vertical. H: grupos entrenados con la figura horizontal. Los otros símbolos son como en la figura 3. N=50 para cada grupo.



**Figura 5:** Valores de las medias del nivel de respuesta correspondientes a la sesión de evaluación. Panel izquierdo: grupo entrenado con H y grupo entrenado con V, ambos evaluados con H. La línea punteada representa la media del grupo control. Panel derecho: grupo entrenado con H y grupo entrenado con V, evaluados con V. La línea punteada representa la media del NR para el grupo control y las líneas llenas su respectivo ES. El grado de HLT a un determinado estímulo está indicado por el decremento de los valores de la media de la evaluación versus su respectiva línea de base del entrenamiento (línea punteada). Los resultados ilustrados en la figura indican que solo los animales entrenados y evaluados con el mismo estímulo tienen NRs significativamente menores que las líneas de base correspondientes.

Una prueba de Duncan realizada sobre los valores de los grupos evaluados con **V** (figura 5, panel derecho), demostró que la media NR de **V-V** es significativamente menor que las medias de **0-V** y **H-V** ( $p < 0.005$ ), pero que **H-V** no es estadísticamente diferente de **0-V** ( $p > 0.05$ ).

Por otro lado, la misma prueba aplicada sobre los valores de los grupos evaluados con **H** (figura 5, panel izquierdo), reveló diferencias significativas para **H-H** versus **V-H** y para **H-H** versus **0-H** ( $p < 0.01$ ), pero no para **V-H** versus **0-H** ( $p > 0.05$ ).

Así, sólo los animales entrenados y evaluados con el mismo estímulo presentan una habituación de largo término. En otras palabras, el decremento de la respuesta de **V** y **H** es **estímulo-específico** y, en consecuencia, no es posible comparar grados de habituación promovidos por estos dos estímulos.

Este resultado nos lleva a concluir que el decremento persistente de la respuesta es realmente un caso de habituación a 24 hs, excluyéndose una explicación alternativa en términos de deterioro o incapacidad causada por la presentación reiterada e inescapable de una señal de peligro durante el entrenamiento.

Es interesante analizar este fenómeno de **estímulo-especificidad** con más detalle. A primera vista, **V** y **H** son dos valores (intensidades) de una misma modalidad de estímulo, dado que ambos son estímulos visuales que generan niveles de respuesta significativamente diferentes (figura 4). Sin embargo, un análisis más detenido sugiere que **V** y **H** difieren en una propiedad fundamental: la relación espacial de ambas figuras con respecto al cangrejo. **H** se mueve sobre el animal en un plano horizontal constante, mientras que **V** se mueve en el plano vertical (figura 1B), y es probable que estas características diferentes confieran a las figuras significados biológicos diferentes para el cangrejo. Como señalamos en la Introducción, Shalter (1984) demostró la importancia crucial de la relación espacial

entre el estímulo y el animal que se habitúa. Por lo tanto, la especificidad espacial de un estímulo forma parte de sus caracteres diagnósticos, de tal manera que cualquier cambio en la presentación espacial de la figura es interpretado como un nuevo estímulo.

Estas conclusiones son consistentes con las obtenidas en investigaciones realizadas en condiciones naturales (Falls 1969; Hale y Almquist 1960), donde se demostró que la respuesta habituada se recupera si el modo de presentación del objeto-estímulo durante la sesión de evaluación difiere de aquel del entrenamiento, ya sea porque hubo un cambio en la ubicación espacial o en la forma en que se lo desplaza.

### **III. Correlación entre diferencias en la intensidad del estímulo y diferencias en el poder habituante.**

En el experimento anterior, la diferencia en la intensidad de un estímulo de peligro (es decir, en el nivel de respuesta durante el entrenamiento) no fue el factor determinante del grado de retención obtenido durante la segunda sesión, sino la congruencia o incongruencia del parametro espacial del estímulo. Por ello, resultaba interesante investigar si la HLT era igualmente sensible a la incongruencia entrenamiento-evaluación en otro parámetro de estimulación. Con tal propósito, se llevó a cabo el siguiente experimento, donde las figuras-estímulos fueron idénticas en forma, textura y relación espacial con el cangrejo, pero diferían en el tamaño (H: 8 X 25 cm; G: 13 X 25 cm).

Se usó un diseño de evaluación común con 6 grupos de animales. Dos grupos fueron controles, no siendo estimulados en el entrenamiento, pero mientras uno de ellos fue evaluado con H (grupo O-H), el otro lo fue con G (grupo O-G). Otros dos grupos (concordantes) recibieron el mismo estímulo en el entrenamiento y la evaluación (tanto G como H). Y, en los

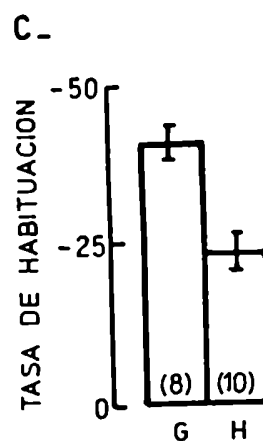
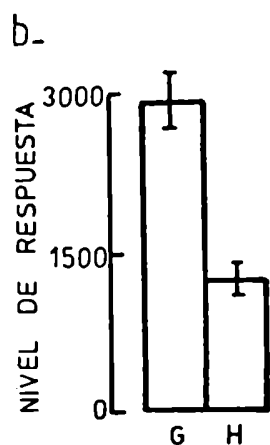
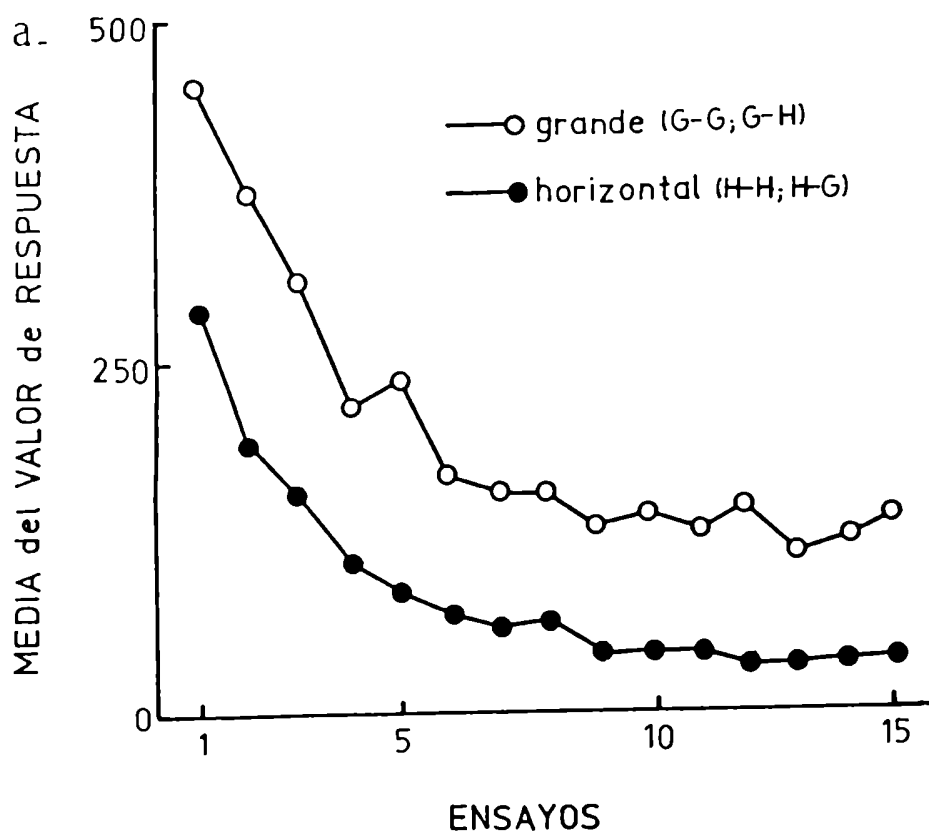
dos grupos restantes, el estímulo de entrenamiento y evaluación fue diferente (grupos discordantes). Los grupos se identifican como **O-H**, **O-G**, **H-H**, **H-G**, **G-G** y **G-H**.

La figura 6a. muestra las curvas de habituación de la sesión de entrenamiento correspondientes a los grupos **G-G** y **G-H** (círculos claros) y a los grupos **H-H** y **H-G** (círculos oscuros). En la figura 6b. y 6c. las barras muestran la media de los valores del NR y de las pendientes TH. Tanto los valores del NR como de TH de los grupos entrenados con **G** son significativamente mayores a aquellos de los grupos entrenados con **H** [ $t(138) = 6.11, p < 0.005$ , y  $t(138) = 5.35, p < 0.005$ , respectivamente].

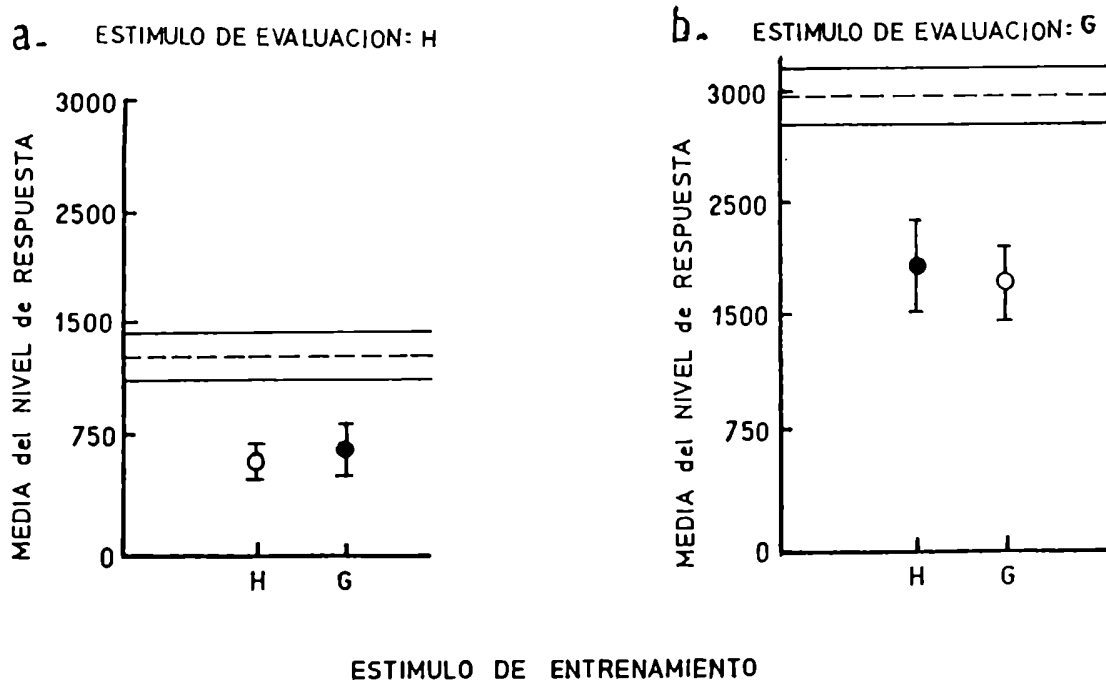
En la figura 7 se presentan los valores del NR de la sesión de evaluación para los 4 grupos experimentales comparados con sus respectivos controles. Una inspección de los gráficos sugiere que el nivel de retención es similar, tanto cuando hay como cuando no hay congruencia respecto al estímulo entre entrenamiento y evaluación. Una prueba de Duncan realizada sobre los valores de los grupos evaluados con **G** (figura 7, panel derecho), demostró que tanto la media de **G-G** como la de **H-G** son significativamente menores que la de **O-H** ( $p < 0.005$ ), pero no significativamente diferentes entre sí ( $p > 0.05$ ). Un resultado similar fue obtenido cuando los valores de los grupos evaluados con **H** (figura 7, panel izquierdo), fueron sometidos al mismo análisis con la prueba de Duncan.

Las respuestas obtenidas durante la sesión de entrenamiento, demuestran que **G** es para *Chasmagnathus* un estímulo más intenso que **H**, provocando un nivel de respuesta claramente superior. En este sentido, la situación es similar a la encontrada en el experimento de la Sección II. de este capítulo, respecto a la relación entre **V** y **H**. Sin embargo, aquí la concordancia o discordancia entrenamiento-evaluación no es un factor decisivo para que la HLT ocurra.





**Figura 6:** a) Curvas de habituación de la sesión de entrenamiento. Círculos claros: grupos entrenados con la figura G. Círculos oscuros: grupos entrenados con la figura H. b) Panel izquierdo: valores de medias del nivel de respuesta. Panel derecho: valores de las medias de la tasa de habituación. Los otros símbolos son similares a los de la figura 3. G: grupo entrenado con la figura grande. H: grupo entrenado con la figura horizontal. N=70 en cada grupo.



**Figura 7:** Valores de las medias del nivel de respuesta correspondientes a la sesión de evaluación. G: figura grande. Los otros símbolos son iguales a los de la figura 5. Los resultados indican que el decremento del NR versus la línea de base del grupo control (línea punteada) es similar para ambos estímulos de evaluación, independientemente del estímulo del entrenamiento (generalización a largo término).

En efecto, los animales muestran, tanto cuando son evaluados con H como cuando lo son con G, retención de la respuesta habituada independientemente de que hayan sido o no entrenados y evaluados con figuras del mismo tamaño, es decir, hay aquí generalización de un tamaño a otro. Esta circunstancia permite, como se explicó en Materiales y Métodos, evaluar el poder habituante de estos estímulos de intensidad diferente, pero la comparación de los comportamientos en la sesión de evaluación indica que los niveles de retención no son estadísticamente diferentes.

Así, dos conclusiones pueden inferirse de estos resultados. Primero, la relación espacial estímulo-cangrejo parece ser una condición paramétrica del complejo estimulante mas saliente que la representada por el tamaño de la figura (al menos dentro de los valores probados para esta variable); segundo, diferencias notables en la intensidad del estímulo, es decir, diferencias notables en la respuesta durante el entrenamiento, no parecen fundar diferencias en el poder habituante.

#### **IV. La exposición continuada solo al contexto no extingue la HLT.**

El objetivo de este experimento fue poner a prueba una de las predicciones de la teoría de Wagner (1976, 1978, Withlow et al, 1984) relativa a la HLT y la asociación al contexto. Este autor sostiene que el decremento persistente de la respuesta podría extinguirse al exponer a los sujetos al entorno (en el cual habían sido realizadas las presentaciones del estímulo) pero en ausencia de estimulación.

Se distribuyeron los animales en dos grupos:

- el **grupo 0** y el **grupo 15**.

El procedimiento, diseño experimental y estímulo usado (H) fueron idénticos a los de la Sección I. de este capítulo, excepto que los animales

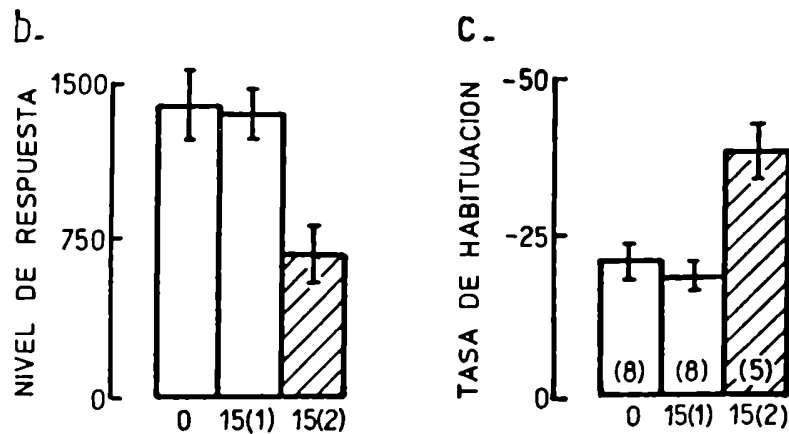
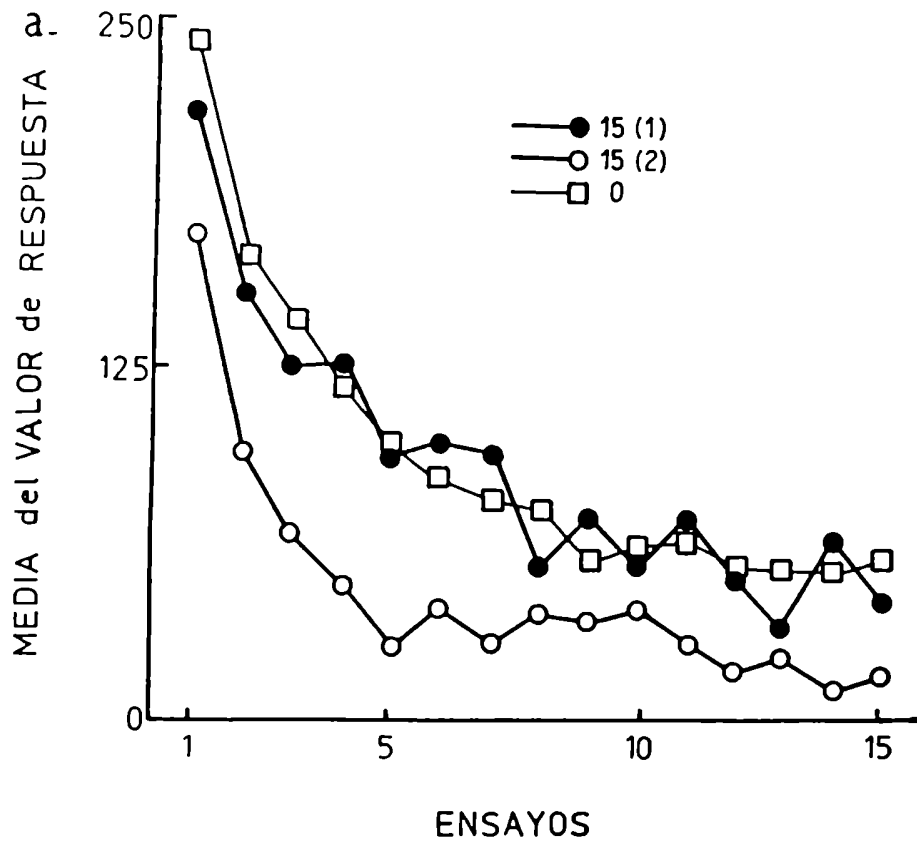
permanecieron en los actómetros durante todo el intervalo de retención, sin recibir ningún ensayo hasta la sesión de evaluación.

La figura 8a. muestra las curvas de habituación correspondientes a la sesión de evaluación del grupo 0 (cuadrados blancos), así como las sesiones de entrenamiento y evaluación del grupo 15. La expresión 15 (1) (círculos negros) se refiere a la sesión de entrenamiento y 15 (2) (círculos blancos), la sesión de evaluación. Una inspección de esta figura 8a., muestra que las curvas correspondientes a los grupos 0 y 15(1) son similares y que la curva de la sesión 15(2) describe un curso distinto. Los histogramas de la fig 8b. representan los valores medios del nivel de respuesta (NR) para las 3 series de estimulación y los de la fig. 8c. los valores de la tasa de habituación (TH). Una prueba de Duncan de comparaciones múltiples realizada sobre estos datos, mostró diferencias significativas entre la media del grupo 15(2) (barra rayada) y la de cada una de las otras dos series (barras claras), ( $p < 0.01$ ), tanto para el caso de NR como TH; y no fue significativa la diferencia cuando 0 y 15(1) fueron comparados entre sí ( $p > 0.05$ ).

En consecuencia, no se observó una extinción de la habituación de largo término a pesar de haberse expuesto a los animales, durante el intervalo de retención, al mismo contexto en el que habían sido entrenados, pero ahora sin recibir el estímulo iterativo.

Si se expresa el valor de cada NR de la sesión de evaluación en forma de porcentajes respecto del valor de la sesión de entrenamiento,  $\%$ , el decremento fue de 45.8% (+- 7.0) para el grupo 15 del experimento de la Sección I. y de 46.2% (+- 9.4) para el grupo 15 de esta Sección.

A pesar de que estas son comparaciones cruzadas de experimentos, el grado de habituación parece ser casi idéntico en ambos experimentos, lo que contradice uno de los corolarios básicos de la teoría asociacionista de la habituación.



**Figura 8:** a) Curvas de habituación correspondientes a la sesión de entrenamiento del grupo 15 [15(1), círculos oscuros], sesión de evaluación del grupo 0 (0, cuadrados claros), sesión de evaluación del grupo 15 [15(2), círculos claros]. b) Panel izquierdo: valores de las medias de los niveles de respuesta para los tres grupos. Panel derecho: valores de las medias de la tasa de habituación (TH). Los otros símbolos son similares a los de la figura 3. N=30 para cada grupo.

## Discusión

Los resultados obtenidos en la Sección I. de este capítulo, constituyeron la primera demostración que la habituación de la respuesta de escape de *Chasmagnathus granulatus* a la presentación iterativa de un estímulo visual de peligro, persiste al menos por 24 horas. El hallazgo fue confirmado repetidamente en el Laboratorio de Fisiología del Comportamiento, demostrándose, además, que si el número de ensayos se hace igual a 30 en lugar de 15, podía encontrarse retención al menos por 5 días (Pedreira, Dimant, Quesada-Alloe y Maldonado, 1993). En el capítulo siguiente de esta tesis así como en otros experimentos del Laboratorio, se pusieron a prueba intervalos interestímulos (IIE) más cortos que 180 seg. comprobándose que con sólo cinco minutos de entrenamiento (30 ensayos con un IIE de 9 seg) se podía lograr una HLT de 72 hs.

Sin embargo, la posibilidad de catalogar este proceso como un caso de HLT requería demostrar su carácter diagnóstico, es decir, probar que ese decremento rápido y persistente de la respuesta ante la estimulación repetida era estímulo-específico (Peeke, 1984). En efecto, una preocupación central en los estudios de habituación es lograr excluir una explicación del proceso en términos de fatiga motora o adaptación sensorial, o simplemente como consecuencia de deterioro o incapacidad motivada por una estimulación excesiva. La estímulo-especificidad resulta incompatible con estas otras interpretaciones pues esos factores ajenos a la habituación son insensibles a la **identidad** del estímulo habituante, por lo tanto la prueba de especificidad constituye una condición necesaria y suficiente para demostrar la HLT. Podría argumentarse, no obstante, que la larga retención de la respuesta habituada bastaría por sí sola para descartar las explicaciones alternativas, incluyendo la adaptación sensorial, pero no es así ya que se han descrito efectos "sensoriales" muy persistentes, como los informados por McCullough en estudios sobre adaptación al color en humanos (McCullough, 1955), donde la recuperación

del decremento causado por adaptación es más lenta que la del decremento causado por habituación.

La estímulo-especificidad de la habituación del escape ante la presentación repetida de **H**, ha sido también demostrada en experimentos posteriores usando como estímulo alternativo un leve choque eléctrico (Rakitin, Tomsic, Maldonado, 1991): los cangrejos habituados a **H** recuperaban totalmente la respuesta si en el mismo contexto (el actómetro) se los sometía a una estimulación eléctrica suministrada a través de sus patas, o a la inversa, si habituados al choque eléctrico se los evalúa con **H**. Cabe destacar, sin embargo, una importante diferencia entre ese caso de especificidad y el analizado en esta tesis. En la confrontación **H**-choque se trataba de estímulos de distinta **modalidad sensorial**, convalidándose una vez más el principio según el cual la habituación no implica respuesta-especificidad (la respuesta de escape es la misma, ya sea provocada por **H** o por el choque eléctrico) sino estímulo-especificidad. En el diseño del experimento de la presente tesis, los estímulos **H** y **V** son ambos visuales y la figura presentada es la misma, sólo difiriendo en la forma en que se la desplazaba respecto al cangrejo. Esta última especificidad implica una notable disminución en lo que hemos llamado los "riesgos" de la **HLT**, puesto que si la especificidad estuviese confinada sólo a estímulos habituales de diferente modalidad sensorial, la depresión de la respuesta innata al estímulo adverso se generalizaría a cualquier otro estímulo con la sola limitación de que interese al mismo tipo de receptores.

Resulta llamativo que la respuesta de escape sea más susceptible a recuperarse por cambios en la variable espacial que por cambios en el tamaño de la figura estimulante, a pesar de que en ambos casos la modificación provoca un gran aumento en el nivel de respuesta (**V** más que **H**; **G** más que **H**). Esta preponderancia de la variable espacial en la identificación de un estímulo de peligro (un predador) por parte de la

presa, ha sido destacada por varios autores, principalmente en relación al hecho conocido que una reacción defensiva se habitúa más rápidamente en condiciones de laboratorio que en condiciones naturales (e.g. Lorenz, 1939; Morse, 1980; White et al, 1966). Así, Shalter (1984) explica la persistencia de la respuesta habituada en el laboratorio por una "pauperización" del entorno que incluye la presentación del estímulo de una manera biológicamente no realista. Esa artificialidad es evidente en la constancia de la relación espacial entre estímulo y respondiente, y en la monotonía y reproducibilidad de los movimientos del estímulo. "Es improbable que en condiciones naturales dos ataques de un predador ocurran desde un mismo lugar y con una misma dirección", dice Shalter (1984). De ahí que cambios en el lugar donde se presenta el estímulo — la introducción de pequeñas modificaciones en la forma del desplazamiento, provoquen una recuperación de la respuesta pese al hecho que todas las otras variables del estímulo permanezcan constantes (e.g. Curio, 1975; Eikmanns, 1955; Hale y Almquist, 1960; Peeke y Veno, 1973; Petrinovich y Patterson, 1981).

Para estimar el poder habituante de estímulos con intensidades diferentes es requisito, como se explicó en Materiales y Métodos, que no haya estímulo-especificidad. Dicha condición es lograda únicamente cuando se compara estímulos que difieren solo en tamaño (G y H), pero sin que el análisis permita concluir que hay diferencias entre el poder habituante de ambos estímulos. Este resultado contradice las predicciones de Thompson y Spencer (1966), pues conforme a ellas debería esperarse una mejor HLT para la estimulación más intensa, es decir, para el grupo entrenado con G. El NR de G durante la primera sesión fue manifiestamente más alto que el de H, pese a lo cual los grados de HLT resultaron similares para ambos estímulos, lo que sugiere la inexistencia de correlación entre el grado de respuesta durante la adquisición y el nivel de retención en la segunda sesión. Por lo tanto, el factor crítico para la HLT sería, durante el entrenamiento, la reiteración del estímulo y no la reiteración ni el nivel



de la respuesta, una conclusión coherente con los resultados obtenidos en otros estudios de habituación donde se presentaron, en casos extremos, ejemplos de habituación sin que haya habido prácticamente respuesta durante la primera sesión (Peeke y Veno, 1976 con *Gasterosteus*; y Tomsic et al, 1990, con *Chasmagnathus*).

De acuerdo con el modelo asociacionista de la habituación propuesto por Wagner, las claves del entorno operan como estímulo condicionado (EC), de tal manera que si el animal es expuesto al contexto después del entrenamiento y en ausencia del estímulo incondicionado (EI), debería producirse, como en todo condicionamiento, un fenómeno de extinción que llevaría al desvanecimiento de la asociación. Esta predicción confirmada por nuestros resultados, ya que en el experimento de la Sección IV., el grupo de cangrejos entrenados mostró un buen nivel de HLT después de 24 hs, pese a que se lo dejó durante todo el intervalo de retención con las mismas claves contextuales del entrenamiento. Experimentos realizados con otros animales y especialmente diseñados para extinguir la hipotética asociación entre estímulo habituante y contexto, tampoco dieron sustento a este corolario de la teoría asociacionista (Hall y Honey 1989; Marlin y Miller, 1981).

Sin embargo, nuestro resultado no permite descalificar totalmente la teoría de Wagner, al menos en relación a la habituación de la respuesta de escape de *Chasmagnathus* a un estímulo visual de peligro, ya que otro corolario fundamental del mismo modelo, concretamente aquel relacionado con la contexto-especificidad, ha sido recientemente convalidado por Tomsic et al (1993). Además, experimentos con *Chasmagnathus* en los que se le administra cicloheximida, es decir un inhibidor de la síntesis proteica, muestran un efecto amnésico de la droga sobre la HLT que parece estar mediado por una disrupción de la memoria del contexto (Pedreira et al, 1993), es decir, en un todo de acuerdo con la hipótesis asociacionista de la habituación.

**CAPITULO IV : ESTIMULO-ESPECIFICIDAD:  
VARIABLE TEMPORAL**

## CAPITULO 4

### ESTIMULO-ESPECIFICIDAD: VARIABLE TEMPORAL

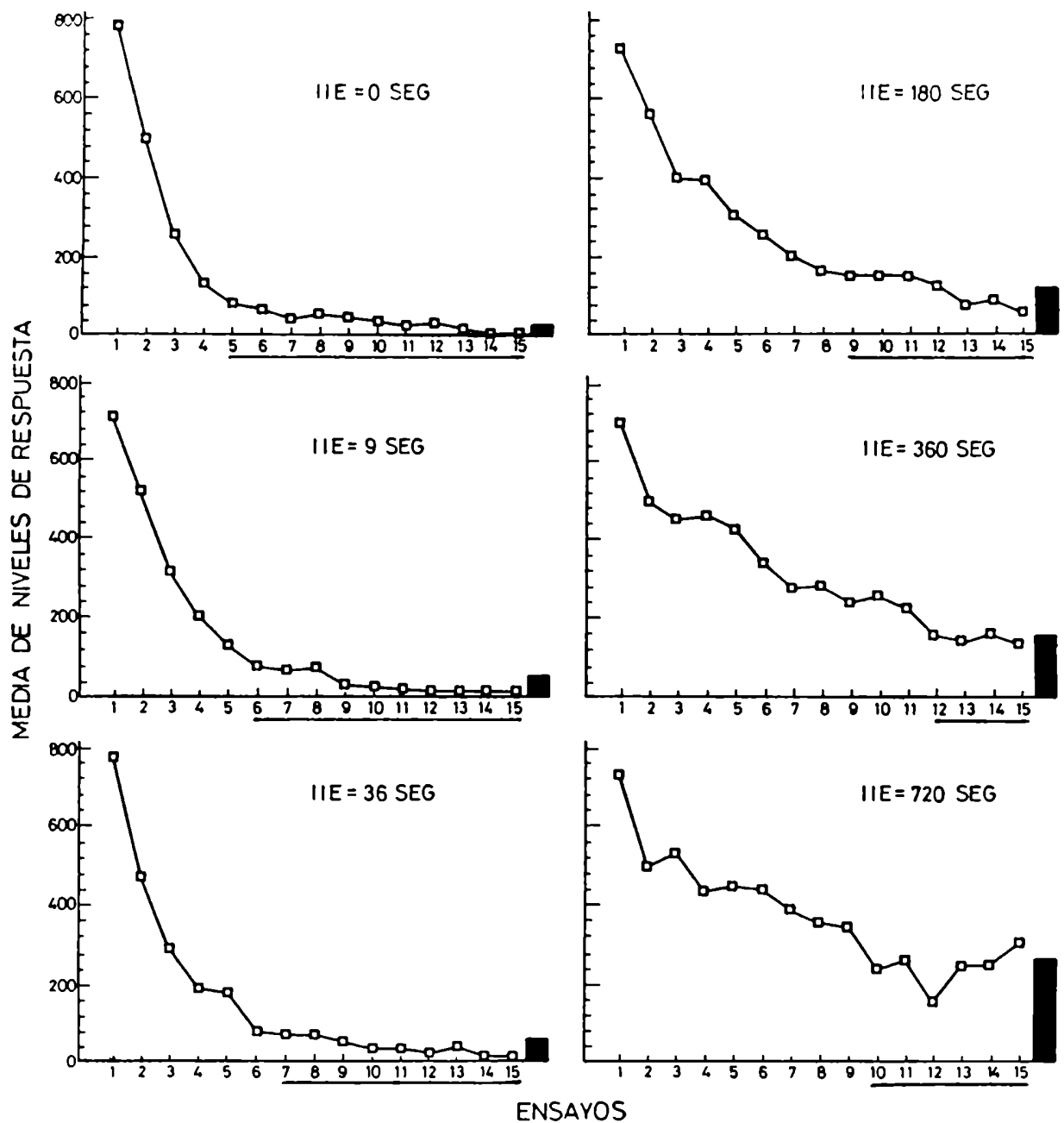
En los experimentos que se describen a continuación se analizan los efectos de la frecuencia de presentación del estímulo sobre la HCT y HLT, incluyendo, además, un estudio sobre la posible frecuencia-especificidad de la HLT.

#### **I.- Habitua<sup>1</sup>ción a corto y largo término con diferentes intervalos interestímulo.**

En el capítulo anterior de esta tesis y en la mayoría de los experimentos realizados en el Laboratorio, el intervalo interestímulo usado ha sido sólo el de 180 seg (e.g. Maldonado, Romano y Lozada 1989; Hermitte y Maldonado, 1991; Tomsic et al, 1993; Pedreira et al, 1993). Por el contrario, en los experimentos de esta Sección se utiliza un amplio rango de IIEs: 0, 9, 36, 180, 360 y 720 seg.

Los cangrejos se distribuyeron al azar en 6 grupos: los grupos 0, 9, 36, 180, 360 y 720, correspondientes a los respectivos IIEs. Cada grupo fue entrenado y evaluado con el mismo IIE.

La figura 9 presenta las curvas de HCT de la sesión de entrenamiento. Una simple inspección de estas curvas sugiere que ellas difieren entre sí en tres parámetros: primero, en el valor asintótico del NR (barra oscura en cada panel de la figura 8), que aumenta desde 21 (+- 20) para IIE=0 hasta 310 (+- 25) para IIE=720; segundo, en la pendiente (TH) calculada hasta el ensayo límite, que parece reducirse con el incremento del IIE; y tercero, en el NR para el total de los 15 ensayos de entrenamiento, que parece aumentar a medida que se extiende el IIE.



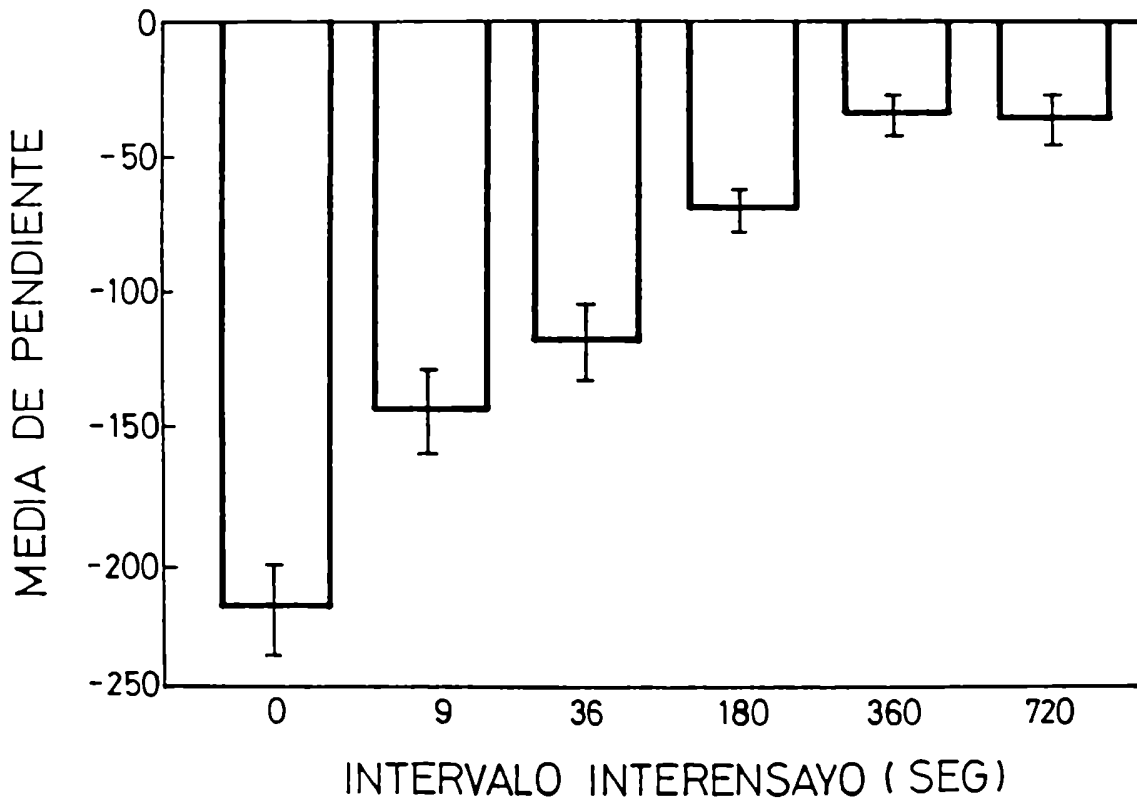
**Figura 9:** Efecto de la frecuencia del estímulo en las curvas de adquisición (HCT). Las líneas paralelas a las abscisas indican las porciones asintóticas de las curvas y las barras negras representan los valores de las medias de respuesta correspondientes a tales porciones. Dispositivo con amplificación V2.

En la fig. 10 se muestran los valores de la pendiente para cada grupo. Resulta manifiesta la reducción de la tasa de caída (TH) frente al incremento del IIE. Un ANOVA realizado sobre estos datos, reveló que el efecto del factor principal era significativo [ $F(5, 174) = 36.2, p < 0.005$ ].

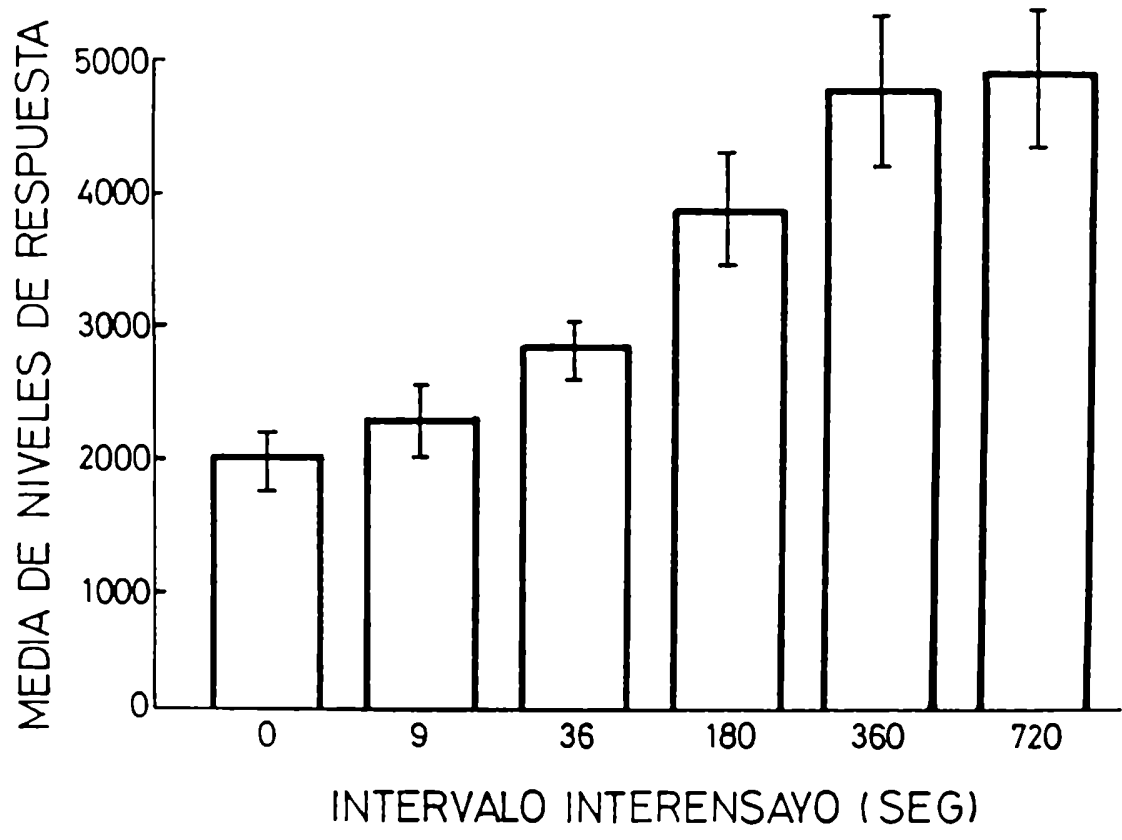
La figura 11 ilustra el valor de la media del NR para cada grupo, obtenida promediando los valores acumulados por animal de la sesión de 15 ensayos. El nivel de respuesta está directamente relacionado con el valor de IIE, demostrándose que hay un efecto significativo del factor principal [ANOVA de un factor;  $F(5, 174) = 8.8, p < 0.005$ ].

Si se aceptase, conforme a Thomson y Spencer (1966), que este tipo de análisis es suficiente como para evaluar el poder habituante de cada IIE, podría decirse que estos resultados convalidan lo que generalmente se refiere como la cuarta condición paramétrica de la habituación "manteniendo otras variables constantes, cuanto mayor es la frecuencia de la estimulación, más rápida y/o más pronunciada es la habituación" (Hinde, 1970; Thompson y Spencer, 1966).

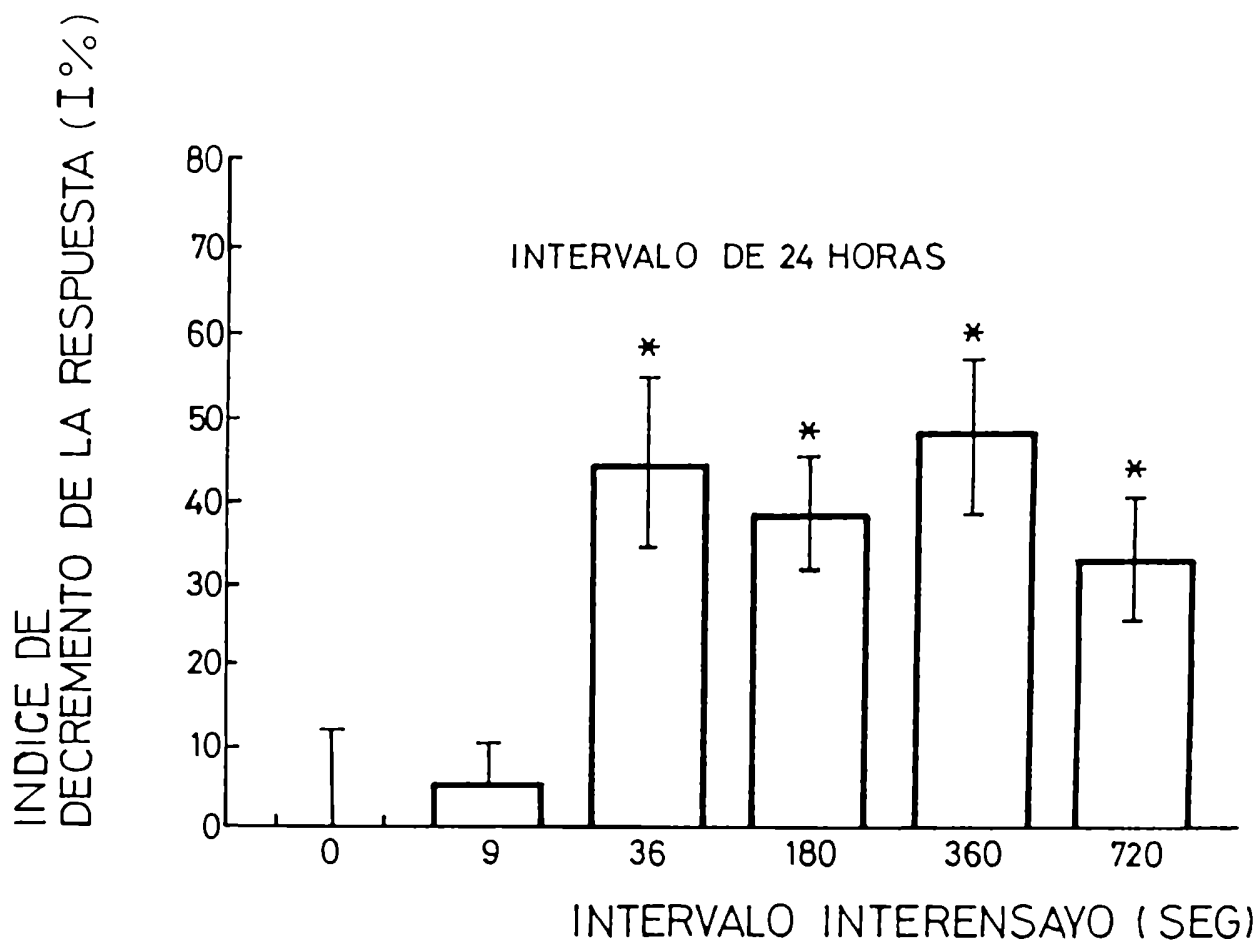
La figura 12 presenta las medias de los porcentajes del decremento de la respuesta (I%) a 24 hs, calculados mediante la comparación de los NRs del entrenamiento con los de la evaluación, para cada uno de los seis IIEs. Un ANOVA sobre estos valores reveló una diferencia intergrupar significativa [ $F(5, 174) = 5.3, p < 0.005$ ], pero cuando se excluyeron del análisis los grupos 0 y 9 ya no se obtuvo significancia del efecto principal [ $F(3, 116) = 1.3$ ]. Por otro lado, mientras las medias de I% correspondientes a los grupos 36, 180, 360 y 720 difirieron significativamente de cero, las de los grupos 0 y 9 fueron estadísticamente iguales a cero (prueba de t, \* en la figura 12).



**Figura 10:** Efecto de la frecuencia de presentación del estímulo en la tasa de habituación de corto término. Los valores medios de la ordenada corresponden al promedio de la pendiente, por animal, obtenidos mediante regresiones lineales individuales de los datos de la porción de caída de la curva (i.e. excluyendo la porción asintótica indicada en la figura 9).



**Figura 11:** Efecto de la frecuencia de presentación del estímulo sobre el nivel de respuesta total de la sesión de entrenamiento. Los valores de las medias de la ordenada fueron obtenidos promediando los niveles de respuesta por animal de la sesión de 15 ensayos. Dispositivo con amplificación V2.



**Figura 12:** Efecto de la frecuencia de presentación del estímulo en la HLT. Se obtuvieron los valores de las medias de la ordenada promediando la  $[(R1-R2)/R2] \times 100$  por animal. R2 representa el valor de la respuesta acumulada de la sesión de evaluación de 15 ensayos y R1 el NR de la sesión de entrenamiento. \* simboliza los valores que difieren significativamente de cero (test de t,  $p < 0.05$ ).



El hecho de que entrenamientos con IIE=0 o IIE=9 carezcan aparentemente de poder habituante, mientras que el mismo entrenamiento, con un IIE apenas más grande (IIE=35) pueda inducir una robusta HLT, resulta interesante por varias razones, dos de las cuales comentamos a continuación.

En primer lugar, ofrece la posibilidad de diseñar experimentos en los que de dos grupos entrenados con distinto IIE, sólo uno revele HLT, a pesar de que durante la primera sesión presentan gran similitud en los niveles de respuesta y estimulación (fig. 9). Con tal diseño, podría cumplirse con uno de los requisitos para estudiar correlación entre un fenómeno mnésico (habitación en este caso) y un cambio no comportamental (e.g. cambio en la expresión génica: Anokhin y Rose, 1991, Anokhin et al, 1991), es decir, podría lograrse que el grupo experimental y el control difieran fundamentalmente en el aprendizaje.

Otra razón de interés, está en la posibilidad de estudiar en qué medida un aumento en la cantidad de ensayos puede inducir retención con un IIE extremadamente corto, y tratar así un tema relacionado con los efectos opuestos que provoca un entrenamiento salteado vs uno masivo (Hintzman, 1974).

Por ello, se llevó a cabo el siguiente experimento, usando 30 ensayos en la sesión de entrenamiento y 15 en la de evaluación.

Los animales se distribuyeron aleatoriamente en 4 grupos:

- grupo **9-9**: entrenado y evaluado con un IIE de 9 segundos.

- grupo **0-0**: entrenado y evaluado con un IIE de 0 segundos.

- 2 controles: CONTROL-9 y CONTROL-0; ambos grupos fueron ubicados en los actómetros durante la sesión de entrenamiento -sin presentación del estímulo- y, luego del período intersesión de 24 hs, evaluados con los IIEs de 9 y 0 seg. respectivamente.

Todos los grupos pasaron por la sesión de entrenamiento en forma simultánea, permaneciendo en los actómetros por un mismo intervalo de tiempo (45 minutos).

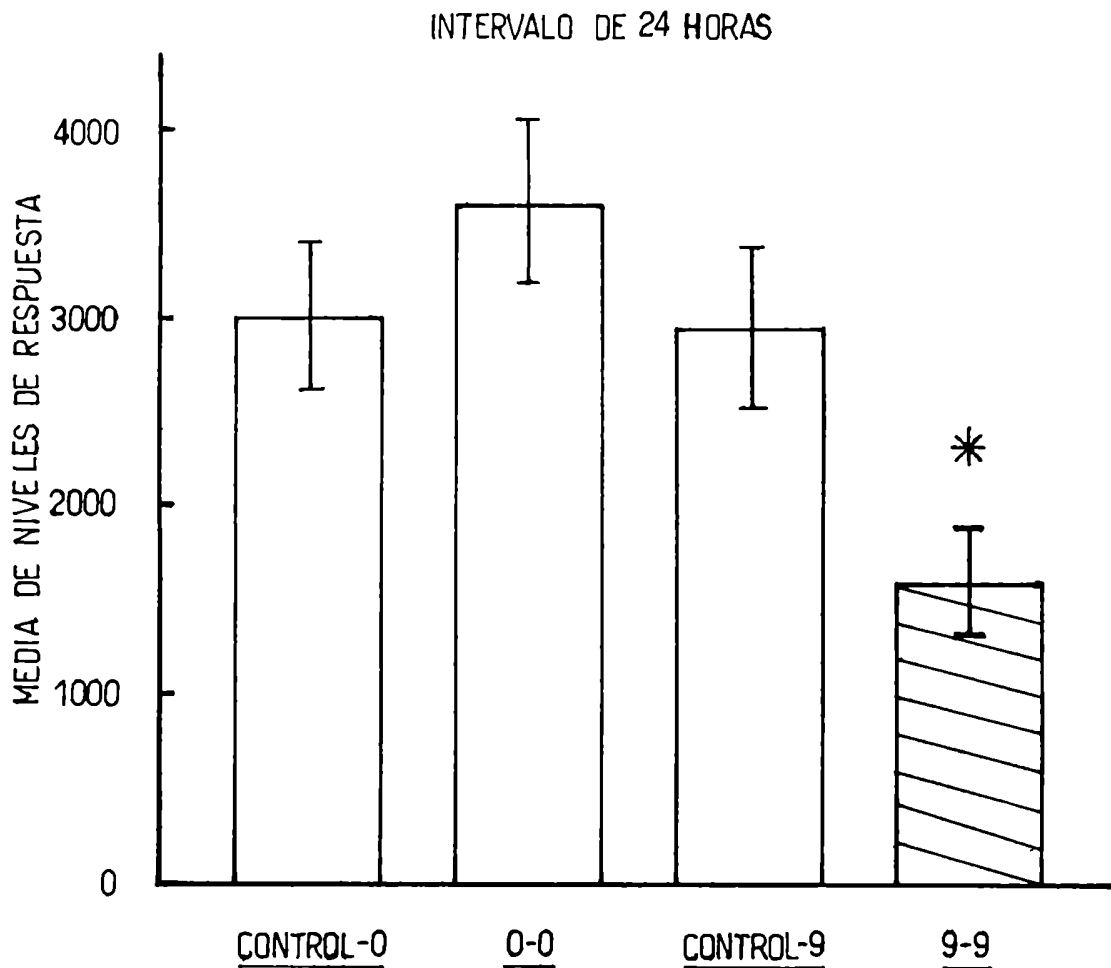
La fig. 13 presenta los NRs correspondientes a los 4 grupos. La media del NR de los 15 ensayos de la evaluación correspondientes a 9-9 fue significativamente menor que la del CONTROL-9 (prueba de t,  $p < 0.05$ ). Por el contrario, el NR de 0-0 resultó curiosamente mayor que el del CONTROL-0 aunque la diferencia no alcanzó a ser significativa.

Los resultados de esta Sección pueden resumirse en los siguientes puntos.

1.- La caída de la curva ensayo-respuesta es más pronunciada cuanto menor es el intervalo entre ensayos sucesivos, un resultado que en un primer análisis se conformaría con la cuarta condición paramétrica de la habituación.

2.- El intervalo interestímulo mínimo, con un entrenamiento de 15 ensayos, para inducir una retención de la respuesta habituada a 24 hs parece ser de 36 seg. No se obtiene retención significativa con intervalos de 9 seg o en ausencia de intervalos.

3.- Un aumento del número de ensayos de entrenamiento de 15 a 30 permite inducir habituación a largo término con un intervalo interensayo de 9 seg, pero no se logra retención significativa si la estimulación es continua (IIE=0). Sin embargo, se da una gran similitud en las curvas de entrenamiento con ambos IIEs, lo que permitiría el uso de diseños de este tipo, en experimentos donde se pretenda estudiar un posible correlato entre adquisición de HLT y un cambio en una variable no comportamental. Además, el hecho de que la eliminación del intervalo impida la retención significativa aun con 30 ensayos, coincide con la noción según la cual el entrenamiento masivo puede dificultar el aprendizaje (Hintzman, 1974).



**Figura 13:** Efecto de 30 ensayos de entrenamiento con un IIE de 0 y 9 seg. Las barras claras representan las medias del NR del grupo CONTROL-0, grupo 0-0, CONTROL-9 y la barra rayada al grupo 9-9. \* simboliza el valor significativamente diferente del grupo control. N=30 para cada grupo. Dispositivo con amplificación V2.

## II.- Poder habituante e intervalo interestímulo.

### Frecuencia-especificidad

(En todos los experimentos siguientes se usó el diseño de evaluación común).

#### II.a. 36 vs 180

Para iniciar este análisis comparativo del poder habituante de estímulos con diferente frecuencia, se eligieron los intervalos interensayo de 36 y 180 seg. El IIE de 36 seg fue escogido considerando que conforme a los resultados del experimento anterior, representa el intervalo mínimo, dentro del rango usado, capaz de inducir una retención de la habituación a 24 hs con 15 ensayos de entrenamiento; y por otro lado, el IIE de 180 fue elegido teniendo en cuenta que con ese intervalo se ha obtenido, tanto en los experimentos del capítulo anterior como reiteradamente en experimentos posteriores (e.g. Maldonado, Romano, Lozada, 1989; Tomsic et al 1993; Pereyra et al, 1993), una buena retención con la misma cantidad de entrenamiento.

Los cangrejos se distribuyeron aleatoriamente en 6 grupos:

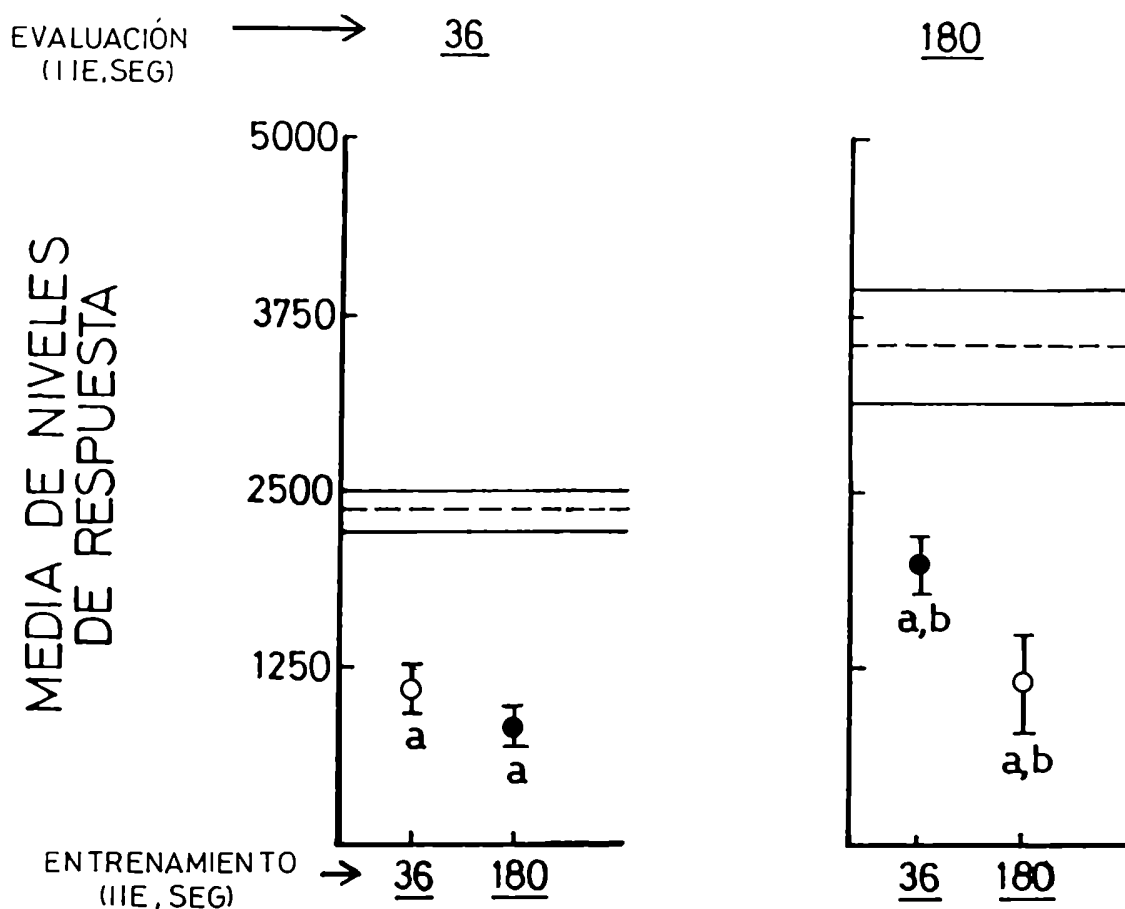
- grupo **36-36**: entrenado y evaluado con el mismo IIE (36 segundos)
- grupo **180-36**: entrenado con un IIE de 180 segundos y evaluado con uno de 36 seg.
- grupo **36-180**: entrenado con 36 y evaluado con 180 segundos
- grupo **180-180** entrenado y evaluado con el mismo IIE (180 seg); y
- 2 controles: CONTROL-36 y CONTROL-180; ambos ubicados en los actómetros durante la sesión de entrenamiento -sin presentación del estímulo- y, luego del período intersesión, evaluados con IIE=36 e IIE=180, respectivamente.

Los grupos entrenados y evaluados con la misma frecuencia son denominados grupos **concordantes**, y aquellos entrenados y evaluados con frecuencias de estímulo diferentes, **discordantes**.

Todos los grupos pasaron por la sesión de entrenamiento en forma simultánea, permaneciendo en los actómetros por un mismo intervalo de tiempo (95 minutos).

La figura 14 ilustra las medias del nivel de respuesta de la sesión de evaluación para los 15 ensayos correspondientes a los grupos evaluados con un IIE de 36 seg. (panel izquierdo) y los grupos evaluados con un IIE de 180 seg. (panel derecho). Los círculos oscuros simbolizan los grupos **discordantes** y los círculos claros, los **concordantes**. Las líneas punteadas representan la media de respuesta de los respectivos grupos control, y las líneas llenas sus errores standard. Los grupos entrenados muestran niveles de respuesta menores a los respectivos grupos control, es decir, todos muestran una buena retención de la respuesta habituada. Los entrenados con IIEs de 180 seg. (180-180 y 180-36) revelaron, tanto en la evaluación con 36 como con 180 seg, una reactividad aparentemente menor (mejor habituación) que los grupos entrenados con un IIE de 36 seg. (36-36 y 36-180).

Una prueba de Duncan, realizada en forma separada para los grupos evaluados con 36 y 180 seg., demostró que las diferencias son significativas entre el grupo control y los respectivos grupos entrenados ( $p < 0.01$ , la letra **a** en la figura 14). Sin embargo, a pesar de que los valores de las medias de evaluación de los grupos entrenados con 180 seg. resultaron menores que las medias de los entrenados con 36 seg., la diferencia sólo alcanzó a ser significativa cuando ambos grupos fueron evaluados con un IIE de 180 seg., es decir, **36-180** versus **180-180** ( $p < 0.05$ , **b** en la figura 14).



**Figura 14:** Comparación del grado de HLT inducido por un entrenamiento con un IIE de 180 seg vs un entrenamiento con 36 seg. Los valores de las medias se obtuvieron promediando el NR de cada grupo en la sesión de evaluación de 15 ensayos. Los círculos oscuros representan los valores de las medias de respuesta de los grupos discordantes (entrenados y evaluados con un IIE diferente). Los círculos claros representan las medias de los grupos concordantes (entrenados y evaluados con el mismo IIE). Las líneas punteadas indican los valores de las medias de los grupos control de cada frecuencia de evaluación y las líneas llenas sus respectivos ES. **a:** valor significativamente distinto del control (test de Dunnet,  $p < 0.01$ ). **b:** valor significativamente distinto del grupo entrenado con otro IIE, evaluado con el mismo IIE, (test de t,  $p < 0.05$ ).

Los resultados obtenidos en este experimento pueden resumirse en dos puntos.

1.- En **ambos** grupos discordantes hay una generalización de la frecuencia, es decir, la habituación adquirida durante la sesión de entrenamiento con un IIE determinado es transferida a la sesión de evaluación con un IIE diferente (un IIE de 36 seg. generaliza a uno de 180, y viceversa). Por lo tanto, es posible, como se explicó en Materiales y Métodos, evaluar comparativamente en **ambas** evaluaciones el poder habituante de los dos IIEs.

2.- El nivel de retención de los entrenados con IIE=180 es mayor que el de los entrenados con IIE=36 (menor NR) tanto cuando se evalúa con IIE=36 (panel izquierdo de la fig 14) como cuando se evalúa con IIE=180 (panel derecho), aunque la diferencia alcanza significancia solo en el segundo caso. Este resultado sugiere que el poder habituante de una estimulación iterativa con IIE=180 es mayor que el de la estimulación con IIE=36

### **II.b 36 vs 360**

Se compararon los niveles de retención a 24 hs con otro par de intervalos interestimulo (36 versus 360 seg.).

El procedimiento y la formación de los grupos fue idéntico al del experimento anterior, excepto que en el grupo alternativo el IIE en el entrenamiento fue de 360 en lugar de 180 segundos. De este modo, los cangrejos se distribuyeron en 6 grupos:

- 2 grupos concordantes: **36-36** y **360-360**,
- 2 grupos discordantes: **36-360** y **360-36**,
- 2 controles: CONTROL-36 y CONTROL-360.

Todos los grupos pasaron por la sesión de entrenamiento en forma

simultanea, permaneciendo en los actómetros por un mismo intervalo de tiempo (2 horas).

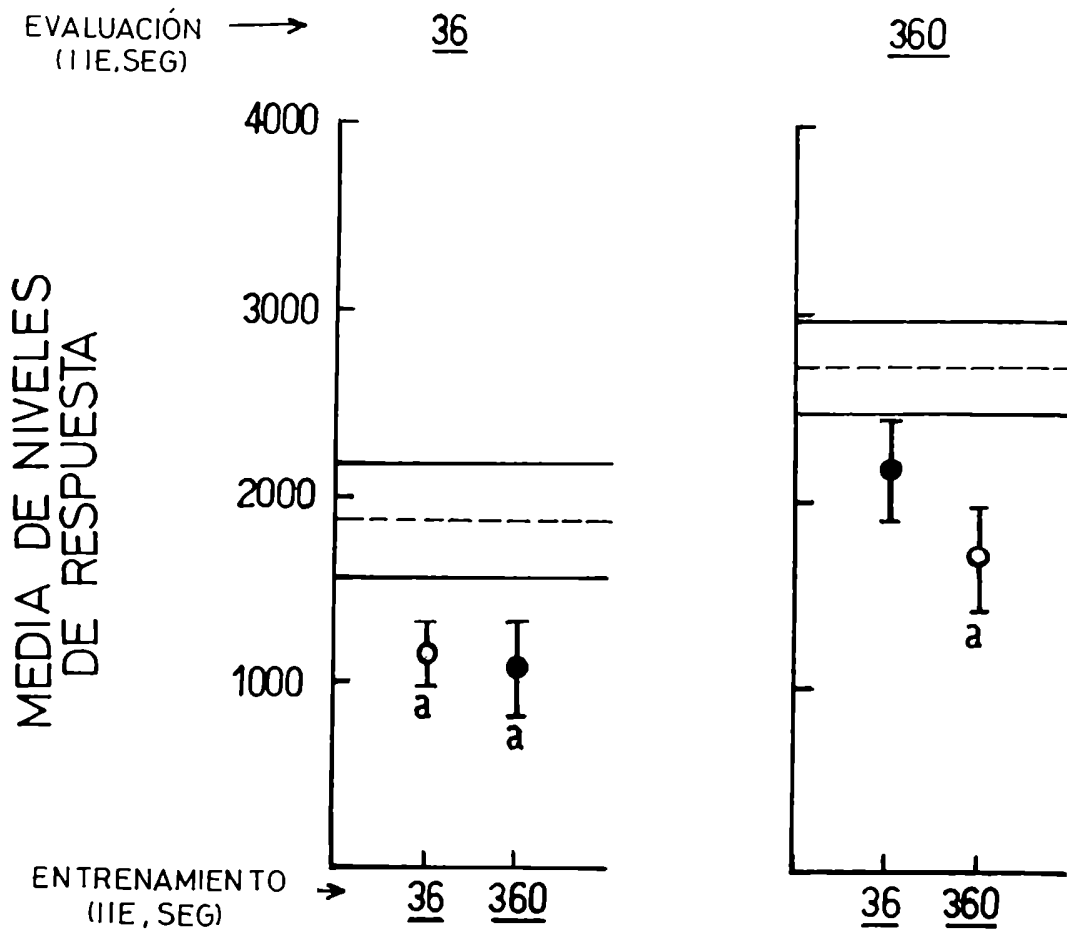
Los resultados se ilustran en la figura 15: las medias del NR para los grupos evaluados con IIE=36 en el panel izquierdo; los evaluados con IIE=360 en el panel derecho.

Los grupos evaluados con IIE=36 (36-36 y 360-36) presentaron una reactividad significativamente menor que su grupo control (Duncan ( $p < 0.01$ ); letra **a** en panel izquierdo). Por el contrario, en los grupos evaluados con IIE=360, el concordante 360-360 mostró un NR significativamente menor a su control ( $p < 0.01$ ), pero el NR del discordante 36-360 no fue significativamente diferente al de su control.

Estos resultados sugieren, en principio, una conclusión similar a la que se llegara en la Sección anterior, es decir, que el poder habituante del entrenamiento con un IIE más largo (180 o 360) parece mayor que aquel con un IIE menor (36). Cuando se entrena con IIE=36 y se evalúa con IIE=360 no se obtiene, a diferencia de lo que ocurre con IIE=180, una habituación a largo término, es decir, no hay generalización de la habituación de 36 a 360. Conforme a ello, adelantamos la hipótesis según la cual a medida que se amplía la diferencia entre los IIEs confrontados, se hace más manifiesto un fenómeno de frecuencia-especificidad al evaluarse, con el intervalo más extenso, el grupo entrenado de menor poder habituante.

Con el propósito de verificar la viabilidad de esta hipótesis se condujo el siguiente experimento, en el que se aumentó la relación entre el IIE mayor y menor, del valor 5:1 y 10:1 de los experimentos previos, a la relación 20:1.





**Figura 15:** Comparación del grado de habituación de largo término inducida por un entrenamiento con un intervalo interestímulo de 360 seg versus uno de 36 seg, luego de un período intersesión de 24 hs. Los símbolos son iguales a los de la figura 14.

### **II.c. 36 vs 720**

Se compararon los niveles de retención a 24 hs con IIE=36 vs IIE=720.

El procedimiento y la formación de los grupos fueron idénticos a los del experimento anterior, excepto que en el grupo alternativo el IIE en el entrenamiento fue de 720 en lugar de 180 segundos. De este modo, se formaron los siguientes grupos:

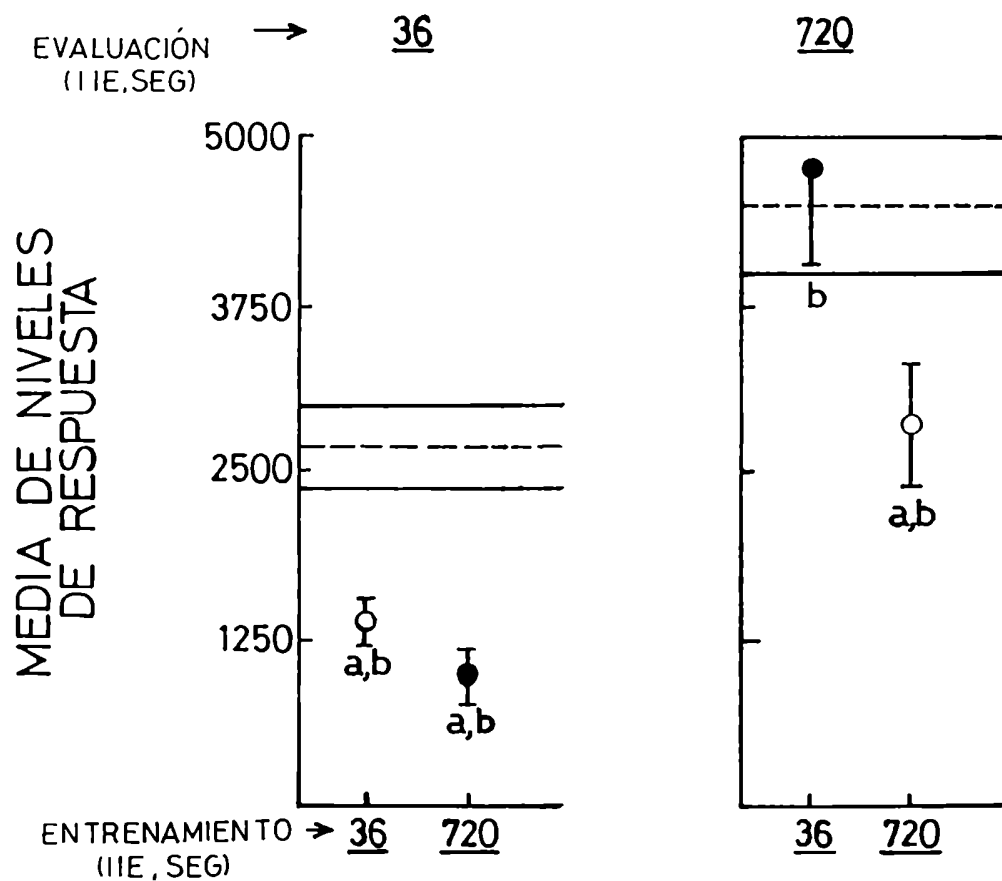
- 2 grupos concordantes: **36-36** y **720-720**
- 2 grupos discordantes: **36-720** y **720-36**
- 2 controles: CONTROL-36 y CONTROL-720

Todos los grupos pasaron por la sesión de entrenamiento en forma simultánea, permaneciendo en los actómetros por un mismo intervalo de tiempo (3 horas y 30 minutos).

Los resultados se ilustran en la figura 16: las medias del NR para los grupos evaluados con IIE=36 en el panel izquierdo; los evaluados con IIE=720 en el panel derecho.

Los grupos evaluados con IIE=36 (36-36 y 720-36) presentaron una reactividad significativamente menor que su grupo control (Duncan:  $p < 0.01$ ; letra **a** en panel izquierdo). Por el contrario, en los grupos evaluados con 720 seg, el concordante 720-720 mostró un NR significativamente menor que su control ( $p < 0.01$ ), pero el NR del discordante 36-720 no fue significativamente diferente al de su control.

Este resultado está de acuerdo con la hipótesis planteada. Un entrenamiento con 720 seg produce una generalización de la respuesta habituada frente a una evaluación con 36 seg., es decir, la discordancia entrenamiento-evaluación no es obstáculo para una generalización del IIE con mayor poder habituante a aquel con menor poder. Por el contrario, la habituación obtenida con IIE=36 seg no se generaliza en absoluto a una evaluación con IIE=720.

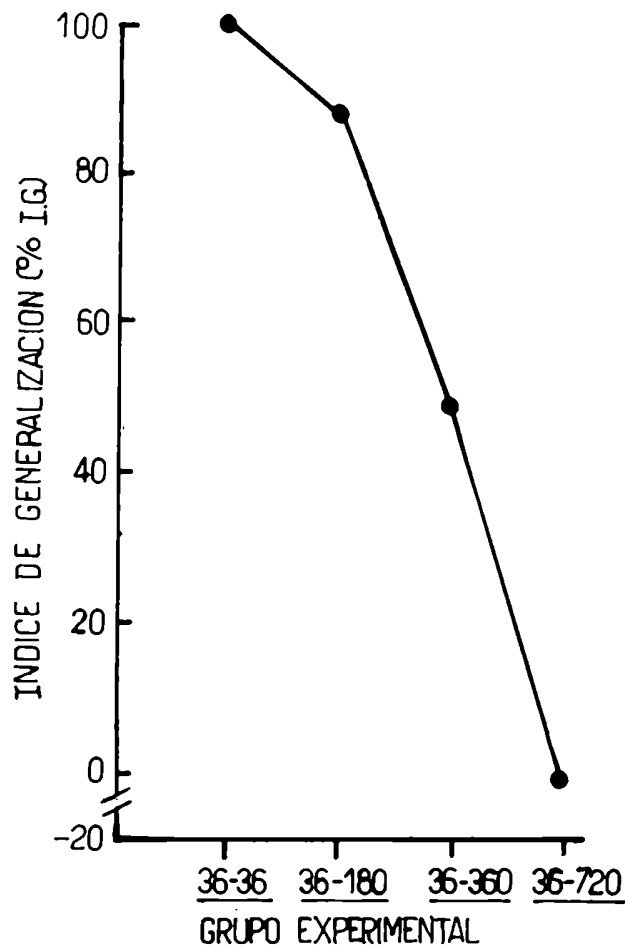


**Figura 16:** Comparación del grado de habituación de largo término inducida por un entrenamiento con un intervalo interestímulo de 720 seg. versus uno de 36 seg., luego de un período de retención de 24 hs. Los símbolos son iguales a los de la figura 14.

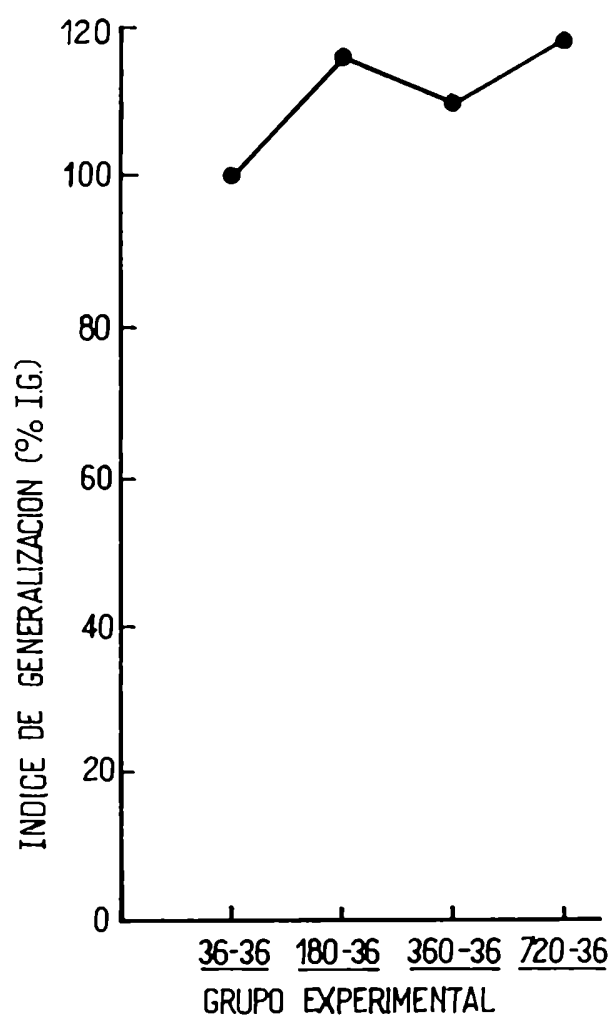
Con el propósito de ilustrar los cambios de generalización que se producen con el aumento progresivo en la relación entre los intervalos, se calculó el **índice de generalización (IG%)** para cada IIE, el que se obtiene mediante la relación  $[RC-RE/RC] \times 100$ , donde RE representa el nivel de respuesta del grupo experimental en la evaluación y RC el nivel de respuesta del grupo control correspondiente, y poniendo cada valor así calculado en términos de porcentaje del valor obtenido para el grupo de 36-36 (100% de generalización).

En la fig. 17 se presenta ese índice para los grupos entrenados con 36 seg y evaluados con 36, 180, 360 y 720 seg. Como se observa, el índice de generalización decrece a medida que aumenta la diferencia entre el IIE con el que el grupo fue entrenado y aquel en que fue evaluado. Ese gradiente va desde un máximo para 36-36, con un 48% de retención (100% de generalización), a un mínimo para 36-720, con un NR mayor que el CONTROL-720 de manera que los valores estimados se hacen negativos (-0.075% de retención, - 0.15 % de generalización).

El cuadro es muy distinto cuando se calcula el índice para los grupos entrenados con 36, 180, 360 y 720 seg. y evaluados con 36 seg (fig 18), ya que en este caso los índices de generalización de los IIEs mayores a 36 seg. resultan en todos los casos levemente superiores a 100%. Debe destacarse, sin embargo, que esos índices mayores de 100% no parecen diferir entre sí, es decir que los entrenamientos con 180, 360 y 720 seg. inducirían un nivel de generalización similar pese a la creciente diferencia en intervalo, sugiriendo que el poder habituante tiende a ser mayor con un aumento del IIE hasta alcanzar un valor máximo saturable.



**Figura 17:** Indices de generalización inducidos por entrenamientos con 36 seg de IIE y evaluados con las frecuencias de 36, 180, 360 y 720 seg. Los valores fueron obtenidos promediando la  $[RC-RE/RC] \times 100$ , donde RE representa el nivel de respuesta del grupo experimental en la sesión de evaluación y RC el nivel de respuesta del respectivo grupo control. Cada promedio fue convertido a porcentaje, considerando como 100% al valor del grupo 36-36.



**Figura 18:** Indices de generalización inducidos por los entrenamientos con IIEs de 36, 180, 360 y 720 seg, evaluados con 36 seg. Los valores fueron obtenidos promediando la  $[RC-RE/RC] \times 100$ , donde RE representa el nivel de respuesta del grupo experimental en la sesión de evaluación y RC el nivel de respuesta del grupo control. Cada promedio fue llevado a porcentaje, considerando como 100% al valor del grupo 36-36.

Estos resultados indican: primero, que el poder habituante de un entrenamiento tendería a ser mayor al extenderse el intervalo entre ensayos sucesivos; segundo, que cuando se entrena con un IIE de bajo poder habituante (e.g. 36 seg) y se evalúa con los de mayor poder, se hace manifiesto el fenómeno de la **frecuencia-especificidad** de la habituación, el que resulta más evidente en la medida que aumenta la disparidad entre el IIE de entrenamiento y de evaluación; tercero, que cuando se entrena con un IIE de mayor poder habituante y se evalúa con uno de menor poder, no se manifiesta esa especificidad, puesto que el efecto producido por la incongruencia de frecuencias resulta compensado por el mayor poder habituante del IIE del entrenamiento (ie. una mayor retención del estímulo señal).

## **Discusión**

Un primer resultado de este capítulo indica que el nivel de la respuesta de escape ante el estímulo de peligro, cae más rápido y profundamente cuanto mayor es la frecuencia de estimulación (es decir, cuanto menor es el intervalo interestímulo). De ahí podría concluirse que este hallazgo implica una confirmación de la cuarta condición paramétrica de la habituación enunciada por Thompson y Spencer (1956). En efecto, ante resultados similares, muchos autores consideraron que la relación directa frecuencia-habituación se veía convalidada por una evidencia experimental de este tipo (Withlow, 1975).

Tal interpretación no es, sin embargo, enteramente correcta. Para evaluar el poder habituante de una variable de entrenamiento en comparación a otra, es necesario, como se plantea en Materiales y Métodos, distinguir cuidadosamente entre condiciones del **aprendizaje** y

condiciones de **estimación del aprendizaje**, es decir, aplicar también aquí lo que hemos llamado **diseño de evaluación común**. Es decir, para la HCT sería necesario que grupos de animales entrenados con una misma frecuencia, fueran estimulados, inmediatamente después del entrenamiento, con una frecuencia diferente para cada grupo, tal como lo hiciera Davis (1970) con ratas, en la habituación de la respuesta de sobresalto a un sonido repetido.

No obstante, este procedimiento sería inaplicable para el caso de HCT en *Chasmagnathus*, puesto que junto al proceso de adquisición de la respuesta habituada durante la sesión de entrenamiento, ocurre un proceso contingente (ajeno a la habituación) de efecto inespecífico inmediato y de corta duración (máximo *circa* 6 horas), que es depresivo cuando el estímulo habituante ha sido **H** o sensibilizador cuando ha sido **V** (Romano et al, 1991). En otros términos, el poder habituante de los entrenamientos con diferentes IIEs no puede inferirse de un análisis de las curvas de HCT, aunque sí puede evaluarse la intensidad de las diversas estimulaciones, pareciendo existir un gradiente de respuesta a los diferentes IIEs, de mayor a menor, desde IIE=720 a IIE=0. Por lo tanto, ha sido necesario estudiar el poder habituante de los IIEs, usando el método de la evaluación común con un intervalo de retención de 24 horas.

En la segunda Sección de este capítulo se realiza dicho análisis. Conforme a la definición dada en Materiales y Métodos, debe concluirse que el poder habituante de 180, 360 o 720 seg. es mayor que el de 36 seg. Para obtener una conclusión más comprehensiva sobre la relación entre poder habituante e IIE, se hubiese requerido comparar sistemáticamente cada par de intervalos mayores de 36 seg. entre sí, es decir, 180 vs 360, 180 vs 720 y 360 vs 720. Sin embargo, el hecho de que esos tres IIEs induzcan niveles de retención similares en situaciones



de discordancia creciente respecto a 36 seg. (fig. 17), así como el hecho de que, con el mismo entrenamiento, no haya retención para los grupos concordantes con IIE=0 e IIE=9, indica que el poder habituante es mayor cuanto mayor es el IIE. Esta conclusión contradice lo postulado en la cuarta condición paramétrica de la habituación de Thompson y Spencer (1966) y está de acuerdo con lo que han informado otros autores (e.g. Carew et al, 1972; Davis 1970; File 1973; Marlin y Miller, 1981).

La explicación más difundida de este fenómeno es que un mayor intervalo interestímulo permitiría un reciclaje (*rehearsal*) más prolongado de la información y por ende una mejor representación del estímulo iterativo (Hintzman, 1974; Marlin y Miller, 1981). Conforme a esta propuesta, la generalización de un intervalo mayor a otro menor, considerado en esta tesis, se explicaría en los siguientes términos. Por ejemplo, cuando se entrena con IIE=720 y se evalúa con IIE=36, diríamos que el entrenamiento con 720 seg. produce una memorización tan fuerte del estímulo iterativo (o estímulo-señal) que permite superar la gran disparidad en otra variable del complejo estimulante (la variable temporal o intervalo interestímulo).

Respecto al estímulo con menor poder habituante (36 seg.), los resultados muestran frecuencia-especificidad para las evaluaciones con 360 y 720 seg., sugiriendo que la falta de generalización aumenta con la disparidad de los intervalos interensayo (fig 17).

Este hallazgo sugiere que los cangrejos aprenden el intervalo de presentación del estímulo iterativo como parte de la información adquirida durante el entrenamiento, constituyendo la primera evidencia experimental favorable a una propuesta teórica que hicieran Laming y McKinney (1990) para el caso de la habituación.

Tomados en su conjunto, los resultados obtenidos en la presente tesis, indican que el pasaje repetido de una sombra sobre el cangrejo *Chasmagnathus* constituye un estímulo irreductiblemente complejo. En otros términos, el **estímulo habituante** no es sólo el estímulo-señal (un objeto pasante o una sombra) sino también las condiciones de estimulación, es decir, las variables espaciales y temporales del estímulo.

En coincidencia con esta idea, Tomsic et al (1993) han demostrado recientemente que la habituación de *Chasmagnathus* al estímulo visual es contexto-específica, y Pereyra et al (comunicación personal) que es específica a la hora del día del entrenamiento.

Esta notable complejidad del **estímulo habituante** implica, por un lado, una gran extensión de la idea de **estímulo-especificidad**, de tal manera que la respuesta habituada puede recuperarse a causa de modificaciones en un espectro muy amplio de variables; y por otro lado, que en el proceso de habituación el animal adquiere mucha más información que la que suele atribuirle el experimentador. En realidad, el experimentador "pauperiza" las condiciones del estímulo habituante en el laboratorio, mediante la estabilización de variables, pero el hecho de que estén estabilizadas no significa que ellas no sean adquiridas como información almacenable durante el proceso de aprendizaje.

### III.- CONCLUSIONES

1.- La disminución en la respuesta de escape del cangrejo *Chasmagnathus granulatus* provocada por la presentación repetida de un estímulo visual de peligro, persiste por 24 horas, constituyendo un caso de habituación a largo término pues demuestra ser estímulo-específica. (Esta primera comprobación de habituación a largo término en *Chasmagnathus* fue confirmada reiteradamente en experimentos posteriores del Laboratorio y fue evaluada a intervalos tan extensos como cinco días).

2.- La respuesta habituada puede recuperarse por modificaciones en la variable espacial del estímulo (cambios en la relación espacial entre el estímulo blanco y el sujeto respondiente).

3.- La respuesta habituada puede recuperarse por modificaciones en la variable temporal del estímulo (cambio en la frecuencia de presentación del estímulo blanco).

4.- Por lo tanto, la habituación, lejos de constituir un fenómeno de aprendizaje simple, involucra la adquisición y el almacenamiento de información acerca de un estímulo (complejo) que excede la mera señal iterativa.

## **CAPITULO V : BIBLIOGRAFIA**

## CAPITULO 5

## BIBLIOGRAFIA

Abramson CI, Feinman RD (1987). Operant punishment of eye elevation in the green crab *Carcinus maenas*. Behav. Neural Biol. 48, 259-277.

Abramson CI, Feinman RD (1988). Classical conditioning of the eye withdrawal reflexes in the green crab. J. Neurosci. 8(8): 2907-2912

Abramson CI, Feinman RD (1990). Lever press conditioning in the crab. Physiology and Behavior, 48: 267-272.

Alkon DL (1987). Memory traces in the brain. University Press. Cambridge.

Anokhin KV, Mileusnik R, Shamakina IY, Rose SPR (1991). Effects of early experience on the c-fos gene expression in the chick forebrain. Brain Research 544: 101-107.

Anokhin KV, Rose SPR (1991). Learning-induced increase of immediate early gene messenger RNA in the chick forebrain. European Journal of Neuroscience 3: 162-167.

Baker AG, Mercier P (1982). Manipulations of the apparatus and response context may reduce the US preexposure effect. Quart. J. Exper. Psychol. 34B: 221-234

Balderrama N, Maldonado H (1970). Habituation of the deimatic response in the mantid (*Stagmatoptera biocellata*). J. Comp. Physiol. Psychol. 75: 18-106.

Block RA, Reed MA (1978). Remembered duration: Evidence for a contextual-change hypothesis. *J. Exp. Psychol.: Human Learning and Memory* 4: 656-665.

Bolles RC, Collier AC (1976). The effect of predictive cues on freezing in rats. *Animal Learning and Behavior* 4: 6-8.

Boulis NM, Sahley CL (1988). A behavioral analysis of habituation and sensitization of shortening in the semi-intact leech. *J. Neurosci.* 8 4621-4627.

Bouton ME, Bolles RC (1979). Role of conditioned contextual stimuli in the reinstatement of extinguished fear. *J. Exp. Psychol.: Animal Behavior Processes* 5: 368-378.

Bouton ME, Swartzentruber D (1986). Analysis of the associative and occasion-setting properties of contexts participating in a pavlovian discrimination. *J. Exp. Psychol.: Anim. behav. process* 12: 333-350.

Brunner D, Maldonado M (1988). Habituation in the crab *Libinia emarginata*. *J. Comp. Physiol.* 162: 687-694.

Burrows M (1967). Reflex withdrawal of the eyecup in the crab *Carcinus*. *Nature, Lond.* 215: 46-57.

Byrne JH (1982). Analysis of synaptic depression contributing to habituation of gill withdrawal reflex in *Aplysia californica*. *J. neurophysiol.* 48: 431-438.

Carew TJ, Pinsker HM, Kandel ER (1972). Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science* 175: 451-454.

Churchill M, Remington B, Siddle DAR (1987). The effects of context change on long-term habituation of the orientating response in humans. *Quart. J. Exper. Psychol.* 39B: 315-338.

Clark RB (1960) (a). Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 1. General properties of habituation process. *Anim. Behav.* 8: 82-91.

Clark RB (1960) (b). Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 1. General properties of habituation process. *Anim. Behav.* 8: 92-103.

Coombs CH (1938). Adaptation of the Galvanic response to auditory stimuli. *J. Exp. Psychol.* 22: 244-268.

Curio E (1975). The functional organization of anti-predator behavior in the Pied Flycatcher: A study of avian visual perception. *Anim. Behav.* 23: 1-115.

Davis M, Wagner AR (1968). Startle responsiveness after habituation to different intensities of tone. *Psychonomic Science* 12, 337-338.

Davis M, Wagner AR (1969). Habituation of the startle response under an incremental sequence of stimulus intensities. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 67: 486-492.

Davis M (1970). Effect of interstimulus interval length and variability on startle-resonse habituation in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 72: 177-192

Davis M, File S (1984). Intrinsic and extrinsic mechanisms of habituation and sensitization: implications for the design and analysis of experiments. of habituation In Peeke HVS, Petrinovich L (Eds) Habituation, sensitization and behavior. Academic Press Inc London, pp. 287-323.

Davis RC (1934). Modification of the Galvanic reflex by daily repetition of a stimulus. J. Exp. Psychol. 17: 504-535.

Depue A, Fowles DC (1973). Electrodermal activity as an index of arousal in schizophrenics. Psychol. Bull. 79: 233-238.

Dimant B, Maldonado H (1992). Habituation and associative learning during exploratory behavior of the crab *Chasmagnathus*. J. Comp. Physiol. A 170: 749-759.

Dodge R (1923). Habituation to rotation. J. Exp. Psychol 6: 1-35.

Drzewina A (1910). Création d'associations sensorielles chez les crustacés. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 68: 573-575.

Dweck CS, Wagner AR (1970). Situational cues and correlation between CS and US as determinants of the conditioned emotional response. Psychonomic Science 18: 145-147.

Eikmanns KH (1955). Verhaltensphysiologische untersuchungen uber den Beutefang der Erdkrote. Z. Tierpsychol. 12: 229-253.

Falls JB (1969). Functions of territorial song in the white-throated sparrow. En: Hinde RA (Ed) Bird vocalizations. Their relation to current problems in biology and psychology. London: Cambridge Univ. Press: 207-232.



- Fanselow MS (1980). Signaled shock-free periods and preference for signaled shock. *J. Exp. Psychol: Animal Behavior Processes* 6: 65-80.
- Fantino E, Logan CA (1979). The experimental analysis of behavior. En: San Francisco: WH Freeman and Company. Habituation, sensitization, classical conditioning: 40-68.
- File SE (1973). Inter-stimulus interval and the rate of behavioral habituation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 25: 360-367.
- Fink HK (1941). Deconditioning of the "fright reflex" in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *J. Comp. Psychol.* 32: 33-39.
- Groves PM, Thompson RF (1970). Habituation: A dual-process theory. *Psychol. Rev.* 77: 419-450.
- Hale EB, Almquist JO (1960). Relaxation of sexual behavior to germ cell output in farm animals. *J. Dairy Sci.* 43: 145-169.
- Hall G, Honey RC (1989). Contextual effects in conditioning, latent inhibition and habituation: associative and retrieval functions of contextual cues. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 15: 232-241.
- Harding GB, Rundle GR (1969). Long-term retention of modality and nonmodality-specific habituation of GSR. *J. Exp. Psychol.* 82: 390-392.
- Harris JD (1943). Habituated response decrement in the intact organism. *Psychol. Bull.* 40: 385-422.
- Hawkins RD, Kandel ER (1984). Is there a cell-biological alphabet for simple forms of learning? *Psychol. Rev.* 91. pp: 375-391.

Hermitte G, Maldonado H (1991). Conditioned facilitatory modulation of the response to an aversive stimulus in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Physiol. Behav.* 51, 17-25.

Hilgard ER, Marquis DG (1940). *Conditioning and learning*. New York: Appleton-Century-Crofts.

Hinde RA (1970). Behavioural habituation. In: *Short-term changes in neural activity and behavior*. G. Horne and R. A. Hinde. Cambridge University Press. Cambridge, pp: 3-40.

Hintzman DL (1974). Theoretical implications of spacing effect. In RL Solso (Eds). *Theories in cognitive psychology: La Loyola Symposium*. Potomac, d.:Erlbaum.

Humphrey G (1933). *The nature of learning*. London: Kegan, Paul, Trench & Trubner.

Jackson NW, Elwood RW (1989) (a). Memory of information gained during shell investigation by the hermit crab, *Pagurus bernhardus*. *Anim. behav.* 37 (4): 529-534

Jackson NW, Elwood RW (1989) (b). How animals make assessments: information gathering by the hermit crab, *Pagurus bernhardus*. *Anim. behav.* 38 (6): 951-957

Kandel ER, Hawkins RD (1992). Memory & the Brain. The biological basis of learning and individuality. *Sci. Amer.* 267 (3): 78-86.

Korn JH; Moyer KE (1966). Habituation of the startle response and of heart rate in the rat. *Canadian Journal of Psychology* 20: 183-190.

- Krasne FB (1972). Learning in Crustacea. En *Invertebrate learning*, Eds. Corning J, Dyal, y AOD Willons. New York: Plenum Press. Vol 2: 49-130.
- Krasne FB, Bryan JS (1973). Habituation: regulation through presynaptic inhibition. *Science* 182: 590-592.
- Laming PR, McKinney SJ (1990). Habituation in Goldfish (*Carassius auratus*) is impaired by increased interstimulus interval, interval variability, and telencephalic ablation. *Behavioral Neuroscience* 104 (6): 869-875.
- Leaton RN (1974). Long-term retention of the habituation of lick suppression in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 87: 1157-1164.
- Leaton RN, Supple WF (1986). Cerebral vermis: essential for long-term habituation of the acoustic startle response. *Science* 232: 513-515.
- Lehner GF (1941). A study of the extinction of unconditioned reflexes. *J. Exp. Psychol.* 29: 435-456.
- Logan FA (1976). *Fundamentos de aprendizaje y motivación*. Ed. Trillas, México.
- Lopiano L, de Sperati C, Montarolo PG (1990). Long-term habituation of the acoustic startle response: role of the cerebellar vermis. *Neuroscience* 35: 79-84.
- Lorenz K (1939). Vergleichende verhaltensforschung *Zoologische Anzeiger*, 12: 69-102.

- Lozada M, Romano A, Maldonado H (1990). Long-term habituation to a danger stimulus in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Physiology & behavior* 47: 35-41.
- Lubow RE; Rifkin B; Alek M (1966). The context effect: The relationship between stimulus preexposure and enviromental preexposure determines subsequent learning. *J. Exper. Psychol.: An. Behav. Proc.* 2: 38-47.
- Mackintosh NJ (1983). *Conditioning and associative learning*. Oxford University Press (New York).
- Maldonado H, Romano A, Lozada M (1989). Opiate action on response level to danger stimulus in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Behav. Neurosci.* 103: 1139-1143.
- Mallardi V (1979). The interstimulus interval effect on the amplitude of the evoked acoustic response and habituation phenomenon. *Acta Neurol. (Naples)* 34: 188-203.
- Marlin NA, Miller RR (1981). Associations to contextual stimuli as a determinant of long-term habituation. *J. Exp. Psychol. Animal Behavior Processes* 7, 313-333.
- McCullough C (1965). Color adaptation to edge detectors in the human visual system. *Science* 149: 1115-1116.
- Megela AL, Teyler TJ (1979). Habituation and the human evoked potential. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 1154-1170.
- Morse DH (1980). *Behavioral mechanism in Ecology*. Cambridge, Mass. Harvard University Press.

Nicol JAC (1950). Responses of *Branchioma vesiculosum* to photic stimulation. J. Mar. Biol. Assoc. U K 29: 303-320

Pavlov IP (1927). Conditioned Reflexes. Oxford U.P. London, pp 33-35.

Pedreira E, Dimant B, Quesada-Alloe, Maldonado H (1993). Inhibition of protein synthesis by cycloheximide affects context memory and long-term habituation in the crab *Chasmagnathus* (enviado para su publicación).

Peeke HVS (1969). Habituation of conspecific aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Behavior 35: 137-156.

Peeke HVS, Veno A (1973). Stimulus specificity of habituated aggression in the stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Behav. Biol. 8: 427-432.

Peeke HVS, Veno A (1976). Response independent habituation of territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Zeitschrift fur Tierpsychologie 40: 53-58.

Peeke HVS, Figler MH, Blankenship N (1979). Retention and recovery of habituated territorial aggressive behavior in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): The roles of time and nest reconstruction. Behav. 69: 171-182

Peeke HVS, Avis HH, Peeke SC (1980). Motivational variables and the sensitization and habituation of aggression in the convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*). Z. Tierpsychol. 51: 363-379.

Peeke HVS (1984). Habituation and the maintenance of territorial boundaries. In Peeke HVS, Petrinovich L (Eds). Habituation, sensitization and behavior. Academic Press Inc. London, pp 393-421

Pereyra P, de la Iglesia H, Maldonado H (1993). Daily rhythmicity influences long-term habituation in the crab *Chasmagnathus* (enviado para su publicación).

Petrinovich L, Patterson T, Peeke HVS (1976). Reproductive condition and the response of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) to song. *Science* 191: 206-207

Petrinovich L, Patterson TL (1979). Field studies of habituation. I. Effect of reproductive condition, number of trials, and different delay intervals on responses of the white-crowned sparrow. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 337-350.

Petrinovich L, Patterson TL (1981). Field studies of habituation. IV. Sensitization as a function of the distribution and novelty of song playback to white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 95: 805-812

Petrinovich L, Widaman KF (1984). An evaluation of statistical strategies to analyze repeated measures data. In Peeke HVS, Petrinovich L (Eds) *Habituation, sensitization and behavior*. Academic Press Inc. London, pp 155-201.

Popik RS, Frey PW (1978). Retarding effect of unsignalled shock presentation: Potential mediation by background stimuli. Paper presented at the Midwestern Psychol. Assoc., Chicago.

Prosser CL, Hunter WS (1936). The extinction of startle responses and spinal reflexes in the white rat. *Am. J. Psychol.* 117: 609-618.

Rakitin A, Tomsic D, Maldonado H (1991). Habituation and sensitization to an electrical shock in the crab *Chasmagnathus*. Effect of background illumination. *Physiol. & Behav.* 50: 477-487.

Rescorla RA, Holland PC (1976). Some behavioral approaches to the study of learning. En: *Neural mechanisms of Learning and Memory*, ed. MR Rosensweig, EL Bennett, pp: 165-192. Cambridge, Mass.: MIT Press.

Rescorla RA (1988). Behavioral studies of Pavlovian Conditioning. *Ann. Rev. Neurosci.* 11: 329-352.

Romano A, Lozada M, Maldonado H (1989). Effect of naloxone pretreatment on habituation in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Behav. Neur. Biol.* 53, 113-122.

Romano A, Lozada M, Maldonado H (1991). Nonhabituation processes affect stimulus specificity of response habituation in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Behav. neuroscience* 105 (4): 542-552.

Rose SPR (1989). Neuronal mechanisms of learning and memory: challenges and promises. *Neuroscience Research Communications* 4 (3): 125-128.

Sandeman D (1971). The excitation and electrical coupling of four identified motoneurons in the brain of Australian mud crab, *Scylla serrata*. *Z. vergl. Psychol.* 72: 111-130.

Sandeman D (1990). Structural and functional levels in the organization of decapod crustacean brains. "Frontiers in Crustacean Neurobiology", *Advances in Life Sciences*. Birkhauser Verlag Basel pp: 223-239.

Seward JP, Seward GH (1934). The effect of repetition on reactions to electric shock: With special reference to the menstrual cycle. *Arch. Psychol.*, New York 168: 1-103.

Shalter MD (1974). Lack of spatial generalization in habituation tests of fowl. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 3: 258-262.

Shalter MD (1978). Effect of spatial context of the mobbing response of the Pied Flycatchers to a predator model. *An. Behav.* 26: 1219-1221.

Shalter MD (1984). Predator-prey behavior and habituation. In Peeke HVS, Petrinovich L (Eds). *Habituation, sensitization and behavior*. Academic Press Inc. London, pp 349-386.

Shaywitz BA, Gordon JW, Klopper JH, Zelterman DA (1977). The effect of 5-hydroxydopamine on habituation of activity in the developing rat pup. *Pharmacol., Biochem. & Behav.* 6: 391-396.

Sherrington CS (1906). *The integrative action of the nervous system*. New Haven, Conn: Yale University Press.

Siegel S (1975). Evidence from rats that morphine tolerance is a learned response. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 89: 498-506.

Siegel S (1977). Morphine tolerance acquisition as an associative process. *J. Exp. Psychol: Animal Behavior Processes* 3: 1-13.

Smith SM (1979). Remembering in and out of context. *J. Exp. Psychol.: Human Learning and Memory* 5: 460-471.



Sokolov EN (1960). Neuronal models and the orienting reflex. In Brazier MAB (Ed). The central nervous system and behavior. New York: Josiah Macy Foundation, pp 187-276.

Sokolov EN (1963). Perception and the conditioned reflex. Oxford: Pergamon.

Spencer WA, Thompson RF, Neilson DR (1966) (a). Response decrement of flexion reflex in acute spinal cat and transient restoration by strong stimuli. J. Neurophysiol. 29: 221-239.

Spencer WA, Thompson RF, Neilson DR (1966) (b). Alterations in responsiveness of ascending pathways activated by iterated cutaneous afferent volleys. J. Neurophysiol. 29: 240-252.

Spencer WA, Thompson RF, Neilson DR (1966) (c). Decrement of ventral root electrotonus and intracellularly recorded post-synaptic potentials produced by iterated cutaneous afferent volleys. J. Neurophysiol. 29: 253-274.

Taylor RC (1971). Instrumental conditioning and avoidance behavior in the crayfish. J. Biological Psychology 13: 74-79.

Thompson RF, Spencer WA (1966). Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. Psychol. Rev. 73: 16-43.

Thorpe WH (1963). Learning an instinct in animal. London: Methuen

Tomie A (1976) (a). Retardation of autoshaping: Control by contextual stimuli. Science 192: 1244-1246.

Tomie A (1976) (b). Interference with autoshaping by prior context conditioning. *J. Exp. Psychol.: Animal Behavior Processes* 2: 323-334.

Tomsic D, Maldonado H (1990). Central effect of morphine pretreatment on short and long-term habituation to a danger stimulus in the crab *Chasmagnathus*. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 36: 787-793.

Tomsic D, Massoni V, Maldonado H (1993). Habituation to a dangerous stimulus in two semiterrestrial crabs. Ontogenic, ecological and opioid modulation correlates. En prensa.

Treisman M (1984). Evolutionary determination of response likelihood and habituation. En: Peeke HVS, Petrinovich L (Ed) *Habituation, Sensitization and Behavior*. Academic Press Inc London, pp 423-458.

Wagner AR (1976). Priming in STM: An information-processing mechanism for self-generated or retrieval-generated depression of performance. En: TJ Tighe & RN Leaton (Eds). *Habituation: Perspectives from child development, animal behavior, and neurophysiology*. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates, pp: 95-128.

Wagner AR, Pfautz PF (1978). A bowed serial-position function in habituation of sequential stimuli. *Animal Learning and Behavior* 6: 395-400.

Wagner AR. (1979). Habituation and memory. In A Dickinson & RA Boarkes (Eds), *Mechanisms of learning and motivation*. Hillsdale, NJ: L.Erlbaum Associates, pp: 53-82.

Wagner AR. (1981). SOP: A model of automatic memory processing in animal behavior. In NE Spear & RR Miller (Eds), Information processing in animals: Memory mechanisms. Hillsdale, NJ: L. Erlbaum Associates, pp:5-47.

Wiersma CAG (1970). Reactivity in Crustacea. In: Short term changes in neural activity and behavior. Eds. Hinde & Horn, pp: 211-236.

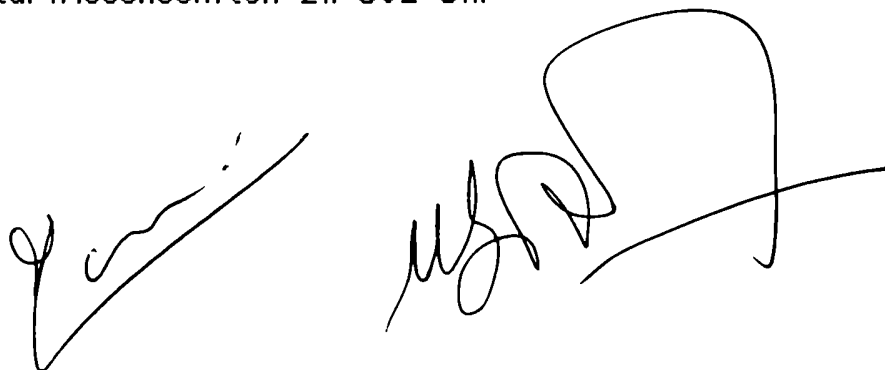
White CM, Weeden RB (1966). Hunting methods of gyrfalcons and behavior of their prey (ptarmigan). Condor 68: 517-519.

Whithlow JW (1975). Short term memory in habituation and dishabituation. J. Exp. Psychol., An. Behav. Proc. 1: 189-206.

Whithlow JW, Wagner AR (1984). Memory and habituation. En: Peeke HVS, Petrinovich L (Ed) Habituation, Sensitization and Behavior. Academic Press Inc. London, pp: 103-153.

Yerkes RM, Dodson JD (1908). The relation strength of stimulus to rapidity of habit-formation. J. Comp. & Neurological Psychol., 18: 458-482.

Zippelius HM, Schleidt WM (1956). Ultraschallaute bei jungen Mäusen. Naturwissenschaften 21: 502-511.



Buenos Aires, 1 de Diciembre de 1993

Señores Miembros de la  
Sub-Comisión de Doctorado  
Departamento de Ciencias Biológicas  
S \_\_\_\_\_ / \_\_\_\_\_ D

De mi consideración:

Me dirijo a esa Sub-Comisión con relación a la tesis presentada por la Lic Mariana LOZADA, titulada "Habitación a largo término y especificidad del estímulo en el cangrejo Chasmagnathus granulatus, realizada bajo mi dirección, solicitando se la someta al examen final. Destaco que tanto los resultados obtenidos por el doctorando así como la metodología usada, representan, a mi entender, aportes muy originales en estudios sobre este tema.

Sin otro particular, saludo a Uds atentamente



Dr Héctor Maldonado  
Profesor Titular