

El Aprendizaje Espacial y su Relevancia en Anfibios

Daneri, M. Florencia ^{a,b} y Muzio, Rubén N. ^{*a,b}

^a Grupo de Aprendizaje y Cognición Comparada, Laboratorio de Biología del Comportamiento, Instituto de Biología y Medicina Experimental (IBYME-CONICET), Argentina

^b Cátedra de Biología del Comportamiento e Instituto de Investigaciones, Facultad de Psicología, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina

Artículo de Revisión

Resumen

Este artículo presenta información actualizada acerca de las estrategias y bases neurales del aprendizaje espacial, poniendo especial énfasis en la información que se dispone en anfibios. El análisis de las *estrategias de aprendizaje* ha demostrado que los anfibios, al igual que muchos otros grupos, son capaces de orientarse utilizando tanto una estrategia de giro (tomando como referencia su propio cuerpo) como de guía (usando una clave visual cercana o faro) y que la distancia de esta clave visual al reforzador posee un efecto sobre la tasa de aprendizaje. También se evalúa el uso de dos o más claves visuales ambientales de referencia y su relación con lo que inicialmente se llamó "mapa cognitivo". Con respecto a las *bases neurales*, se resalta el papel fundamental del *pallium medial* (área homóloga al hipocampo de mamíferos) para la orientación espacial en anfibios, pero se cuestiona que su equivalencia funcional sea completa.

Palabras claves:

Aprendizaje Espacial; Anfibios; Pallium Medial; Hipocampo; Análisis Comparado del Aprendizaje.

Recibido el 25 de Septiembre de 2013; Recibida la revisión el 21 de Octubre de 2013; Aceptado el 28 de Octubre de 2013.

Abstract

Spatial learning and their relevance in amphibians: This article provides an update on strategies and neural basis of spatial learning, paying special attention to amphibians. Analysis of *learning strategies* has proved that amphibians, as many other groups, are capable of spatial orientation using either a turn strategy (own body reference) or a guide strategy (use of a visual cue or beacon) and that distance between this visual cue and the reinforcer has an effect on the learning rate. Use of two or more visual cues (landmarks) was also evaluated in relation with what was initially called a "cognitive map". Concerning *neural bases*, the role of the amphibian medial pallium (homologue area of mammalian hippocampus) was determined to be crucial for spatial orientation, but their complete functional equivalence is being questioned.

Key Words:

Spatial Learning; Amphibians; Medial Pallium; Hippocampus; Comparative Analysis of Learning.

1. Introducción

Todos los animales necesitan desplazarse en el ambiente que ocupan, y la habilidad para hacerlo de una manera eficiente tiene una significancia adaptativa crítica: ubicar en ese espacio un recurso (alimento o refugio) puede significar la diferencia entre la vida y la muerte. Durante los últimos 25 años psicólogos, etólogos y neurobiólogos han desarrollado proyectos de investigación para estudiar el aprendizaje espacial, demostrando que los mecanismos subyacentes a esta conducta son mucho más complejos y con mayor implicancia cognitiva que lo que se pensaba a mediados del siglo XX (Mackintosh, 2002).

Para lograr un desplazamiento orientado en un ambiente se debe presentar un fenómeno de aprendizaje particular: el aprendizaje espacial. Este tipo de aprendizaje confiere a un sujeto la habilidad de recordar la localización de uno o más objetos en el ambiente que lo rodea. Si analizamos esta capacidad de aprendizaje espacial en vertebrados, varios estudios han demostrado que los mamíferos y las aves pueden utilizar diferentes estrategias para la orientación en el espacio basadas en múltiples sistemas de aprendizaje con el objetivo de orientarse y luego retornar al propio territorio-hogar (López, Broglio, Rodríguez, Thinus-Blanc y Salas,

* Enviar correspondencia a: Muzio, R.N.
E-mail: rnmuzio@gmail.com

1999). A pesar de la importancia de los estudios comparativos para comprender la estructura y el funcionamiento del aprendizaje espacial y los sistemas de memoria en vertebrados (Bingman, 1992; Sherry y Schacter, 1987), sólo unos pocos estudios han analizado los mecanismos del aprendizaje espacial en vertebrados filogenéticamente más antiguos tales como peces (López et al., 1999), tortugas (Grisham & Powers, 1990; López, Vargas, Gómez y Salas, 2003), lagartijas (Day, Ismail y Wilczynski, 2003) y anfibios (Lüddecke, 2003; Daneri, Casanave y Muzio, 2011).

En un ambiente natural los animales recorren grandes distancias para alimentarse, beber, migrar o encontrar parejas; deben conocer su territorio, sus límites, sus vecinos y cómo volver a su refugio. Esta información se tiene que almacenar por días o meses.

La manera en que los animales recorren el espacio (volando, caminando, nadando) y la información sensorial que utilizan para orientarse en él es muy variada, lo que refleja que dentro de lo que llamamos “aprendizaje espacial” está comprendida una gran variedad de mecanismos neurales y estrategias cognitivas.

Si pensamos en el aprendizaje espacial de los anfibios, los estudios naturalistas de conducta migratoria parecerían sugerir que pueden utilizar diferentes estrategias de orientación, similares a aquellas observadas en mamíferos. Los movimientos de los anfibios están generalmente guiados por una conducta destinada a elegir la distancia más corta hacia la meta a fin de minimizar el riesgo de predación y deshidratación.

Si se quieren hacer estudios para analizar los mecanismos subyacentes al proceso de aprendizaje bajo un enfoque comparativo, las pruebas en laboratorio constituyen una herramienta importante. En este caso se pueden poner a prueba bajo condiciones más controladas las hipótesis de las distintas estrategias de aprendizaje que utilizan los sujetos para orientarse en el espacio.

1.1. Estudio del aprendizaje espacial

Los dispositivos experimentales que se utilizan para el estudio de las habilidades espaciales son los laberintos. Estos laberintos han sido diseñados con variadas formas y tamaños, desde el campo abierto (*open field*) o el laberinto de agua (*water maze* o laberinto de Morris) donde la exploración no está restringida, hasta los caminos predeterminados del laberinto radial (*radial maze*), del laberinto en cruz (*plus maze*) o del laberinto en T (*T-maze*). La mayoría de los laberintos están diseñados para esclarecer

aspectos particulares del aprendizaje espacial y la memoria (Olton, Becker y Handelman, 1979). Generalmente, los animales deben aprender qué lugar provee seguridad, alimento o algún otro objetivo deseable utilizando claves distribuidas en el espacio. Sin embargo, intencionalmente o inadvertidamente, los laberintos son capaces de detectar una variedad de otros procesos cognitivos, incluyendo aprendizaje asociativo, memoria no espacial, orden temporal, discriminación condicional o ansiedad (Hodges, 1996; Jarrard, 1986; Volpe, Davis, Towle y Dunlap, 1992).

Dentro de la variedad de laberintos disponibles, el laberinto en cruz es el más indicado para explorar el uso de distintos mecanismos para el aprendizaje de lugar, que no sean del uso de claves visuo-espaciales aloécnicas. Por otro lado, en los laberintos “abiertos” las estrategias de búsqueda son más fáciles de detectar y cuantificar. Por ejemplo, al exponer a ratas y ratones a un laberinto tipo campo abierto los animales inicialmente comienzan haciendo círculos alrededor, pegados a las paredes, y luego comienzan a pasar progresivamente una mayor proporción del tiempo en el cuadrante central reforzado, tomando hacia el final de la adquisición un camino directo hacia el refuerzo (Hodges, 1996).

Como es de esperar, las distintas especies presentan grandes diferencias en el desempeño durante la misma tarea en el laboratorio, reflejo de la biología y conducta propia de cada modelo. Estas diferencias fruto del análisis comparado de la conducta resultan valiosas, ya que reflejan diferencias en los mecanismos subyacentes y así la posibilidad de inferir diversos aspectos de la antigüedad filogenética de ese rasgo. Por ejemplo, se ha observado que los anfibios, a diferencia de las ratas, no presentan respuestas de tigmotaxis, o tendencia a aferrarse a las paredes en un laberinto del tipo campo abierto (Daneri, 2010). En ratas, esta conducta está relacionada con una respuesta de miedo, que disminuye a medida que los animales aprenden la tarea (Hodges, 1996).

Es importante señalar que el laberinto radial y el campo abierto difieren profundamente en las tasas de adquisición. Por ejemplo, en ratas, un aprendizaje de lugar se puede lograr en sólo 10 ensayos en un laberinto de agua (o laberinto de Morris), mientras que se requieren cerca de 50 ensayos de adquisición en los procedimientos donde se usa un laberinto radial (Jarrard, 1986). Esta particularidad en la dinámica temporal hace que cada laberinto sea ideal para probar distintos fenómenos. Así, para estudiar variaciones en el funcionamiento cerebral (tales como lesiones, efecto del consumo crónico de alcohol, envejecimiento o

crecimiento de trasplantes cerebrales), se puede utilizar el aprendizaje en un laberinto radial a fin de determinar el curso temporal de esos cambios de una manera que es imposible en un laberinto abierto (Hodges, 1996).

1.2. *Los anfibios como modelo para el estudio del aprendizaje espacial*

El término “anfibio” representa el estado de transición entre el modo de vida acuático y terrestre entre los vertebrados. Algunas especies conservan el hábitat acuático ancestral durante todos los estadios de sus vidas, pero la mayoría evolucionó hacia un ciclo de vida complejo con huevos y larvas acuáticas y juveniles y adultos terrestres. En algunos casos se observa, por el contrario, una independencia completa de los estadios acuáticos en su desarrollo (Duellman y Trueb, 1986). Este cambio de hábitat que sufren la mayoría de las especies de anfibios genera movimientos a través de largas distancias tales como la dispersión post-metamórfica desde los sitios de nacimiento y las migraciones entre distintas áreas. Las larvas acuáticas se desplazan regularmente entre los sitios proveedores de alimento, refugio y otros recursos. Ya durante la metamorfosis, las larvas de las especies terrestres se orientan hacia la orilla y una vez juveniles se dispersan en las áreas adyacentes, alcanzando frecuentemente lugares a varios kilómetros de distancia de su sitio natal (Duellman y Trueb, 1986).

Una vez adultos los anfibios se desplazan mucho en el hábitat que los rodea, básicamente motivados por la búsqueda de pareja y agua. El sapo común europeo *Bufo bufo* migra una distancia de hasta 3 km para reproducirse. Los sujetos de una determinada población vuelven a los mismos sitios de cría en la primavera de cada año y desovan de manera sincrónica en un período de unos pocos días. A pesar de que se han llevado a cabo varios estudios acerca de la migración de *B. bufo* durante la época de cría, muy poco se conoce acerca de las claves que utilizan estos animales durante el proceso (Sinsch, 1987). La máxima distancia de dispersión registrada en anfibios es de 35 km (*Bufo marinus*, Freeland y Martin, 1985), pero el rango migratorio promedio de los adultos va desde unos pocos metros en las salamandras sedentarias hasta los 15 km en la rana *R. lessonae* (Tunner, 1992). Los movimientos de los anfibios están guiados generalmente por una conducta de orientación para elegir la distancia más corta hacia la meta con el objetivo de minimizar el riesgo de predación y desecación. Los individuos de muchas especies desplazados pasivamente son capaces de relocalizar sitios conocidos utilizando una variedad de

claves direccionales y de mecanismos de orientación (Sinsch, 2006). Este hecho, sumado a los escasos estudios realizados en este grupo hasta el momento, hace que los anfibios sean ideales para el análisis de las habilidades espaciales y los mecanismos implicados en estas conductas.

Poco es lo que se encuentra en la bibliografía referente a estudios de aprendizaje en anfibios, a pesar de ser un grupo particularmente interesante dada su condición de mediadores entre vertebrados acuáticos y terrestres (Macphail, 1982; Muzio, 1999, 2012). La razón principal de esta falencia se centra en la dificultad que significó durante mucho tiempo, encontrar para las especies de este grupo condiciones de entrenamiento que logren un nivel de motivación y de respuesta conductual adecuados (Boice, Quanty y Williams, 1974; Mackintosh, 1974; Muzio, 1999, 2012; Thompson y Boice, 1975). Sin embargo, se han publicado algunos trabajos donde se refleja cierta capacidad de aprendizaje en los anfibios. Por ejemplo, un estudio (Adler, 1980) reveló que la rana verde (*Rana calamitans*) es capaz de utilizar claves visuales estáticas y memorizar patrones motores como claves de orientación cuando son entrenadas y evaluadas de manera repetida en una arena. En otro trabajo (Lüddecke, 2003), también se reportó aprendizaje espacial en la rana andina (*Colostethus palmatus*), utilizando una prueba de localización de una serie de 24 cuevas de distinta calidad en un ranario comunal. Trabajando con el sapo común (*Bufo bufo*) en una prueba de desplazamiento se pudo establecer que la visión (o sea, claves visuales del ambiente) era necesaria para mantener el rumbo de regreso hacia el punto de partida (Sinsch, 1987). Un estudio con el sapo corredor (*Bufo calamita*) ha mostrado la capacidad de orientación de esta especie en una arena octogonal utilizando claves multisensoriales (visuales, magnéticas, olfatorias) (Dall’Antonia y Sinsch, 2001). En otro trabajo (Greding, 1971) se realizó una comparación del desempeño de tres especies de ranas (*Rana clamitans*, *R. boylei* y *R. pipiens*) y tres especies de sapos (*Bufo marinus*, *B. valliceps* y *B. woodhousei fowleri*) en un laberinto en T, donde tenían que escapar de un estímulo aversivo eléctrico (el brazo derecho era el único seguro, sin descarga eléctrica). Allí se observó que los sapos tuvieron un mejor desempeño que las ranas, aunque las seis especies pudieron aprender la tarea de orientación espacial. La capacidad de aprendizaje en un laberinto en T también fue probada utilizando agua como reforzador en el sapo de vientre de fuego *Bombina orientalis* (Brattstrom, 1990), observándose una orientación en el espacio del 100%

de los individuos tras 40 ensayos de entrenamiento. Toda esta bibliografía muestra que los anfibios son capaces de orientarse en el espacio, pero al mismo tiempo también revela lo poco que se conoce acerca de los mecanismos que subyacen a este tipo de aprendizaje.

2. Estrategias de orientación en el espacio

2.1. Mapa cognitivo vs. Aprendizaje taxonómico

Una cuestión que siempre despertó interés es conocer cómo se adquiere el aprendizaje espacial. Según la visión de O'Keefe y Nadel (1978) en su libro "El hipocampo como mapa cognitivo" ("*The hippocampus as a cognitive map*"), existe una clara diferencia entre lo que se considera aprendizaje espacial "verdadero" (conducta basada en una representación exocéntrica del espacio o mapa cognitivo) y el aprendizaje taxonómico.

2.1.1. Aprendizaje taxonómico

Esta forma de aprendizaje espacial está basada en estrategias denominadas egocéntricas, donde la atención está puesta en el propio animal y no en relaciones espaciales entre los elementos que lo rodean. A este aprendizaje taxonómico normalmente se lo divide en dos tipos: orientación y aprendizaje de guía.

Por *orientación* se entiende lo que generalmente se conoce como *respuesta de giro*; por ejemplo, una rata orientándose en un laberinto a través de la ejecución de un giro determinado (a la derecha o a la izquierda) en el punto de decisión (Mackintosh, 2002).

El *aprendizaje de guía* involucra un cierto aprendizaje acerca del entorno que rodea al sujeto. Pensemos por ejemplo en una rata nadando en un laberinto de Morris; al ver la plataforma nada directamente hacia ella para salir del agua. La plataforma se transforma así en un estímulo visual que se asocia rápidamente con el escape del agua (Morris, 1981). Lo mismo sucede si la plataforma está sumergida pero tiene un banderín que indica directamente su posición (Roberts y Pearce, 1999).

Tanto la respuesta de orientación como la respuesta de guía responden a los parámetros del aprendizaje asociativo: así como la respuesta de orientación puede ser descrita como una forma de condicionamiento instrumental, la respuesta de guía puede interpretarse como una forma de condicionamiento clásico o pavloviano (Mackintosh, 2002). Al ser estas dos formas de aprendizaje herramientas que los sujetos pueden utilizar para navegar en el espacio, consideramos que vale su inclusión en esta revisión, a pesar de no ser consideradas por algunos autores como formas de

aprendizaje espacial "verdadero". Las propiedades de estos dos sistemas han sido ampliamente estudiadas en mamíferos (Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978) y aves (Bingman, 1990; Bingman, Bagnoli, Ioalé y Casini, 1989), donde los sujetos rápidamente aprenden a resolver la tarea en cualquiera de las dos condiciones.

Orientación: el sistema tradicional de orientación en laberintos en T ha sido utilizado por muchos años en ratas, ratones, gusanos, lombrices y una gran variedad de otros organismos, incluyendo diferentes especies de anuros (Greding, 1971). En el caso de los experimentos llevados a cabo por Greding (1971) en anfibios se aplicaba una ligera descarga eléctrica a lo largo del eje de la T (corredor de salida) y en el brazo izquierdo. Los animales eran enfrentados a la elección de tomar a la izquierda (donde continuaba la descarga eléctrica) o a la derecha (donde no había descarga). Aunque los resultados mostraron mucha variabilidad, las seis especies de anuros estudiadas por Greding manifestaron capacidades de aprendizaje, teniendo el género *Bufo* un mejor desempeño que el género *Rana*. Por otro lado, los experimentos de Brattstrom (1990) con *Bombina orientalis* demostraron que esta especie de sapo puede aprender rápidamente. Usando un laberinto en T y agua como reforzador en animales parcialmente deshidratados, se observó un aumento en el éxito para recorrer correctamente el laberinto en sesiones sucesivas (i.e., una reducción del número de errores/sesión). En dicho trabajo, en donde se utilizó un laberinto en T con refuerzo en el brazo derecho, el 80% de los animales alcanzaron el criterio de aprendizaje luego de tres sesiones de entrenamiento (30 ensayos) y todos los sujetos alcanzaron el criterio luego de la cuarta sesión de aprendizaje. En nuestro laboratorio, usando el sapo terrestre *Rhinella arenarum* se ha demostrado también que los sujetos son capaces de aprender una tarea de orientación en un laberinto en T con agua como reforzador, a la cual se accedía ejecutando siempre la misma respuesta de giro (a la derecha o a la izquierda, según el grupo de animales) (Daneri et al., 2011). Estos resultados concuerdan con experimentos previos en un campo abierto con ranas verdes (*Rana calamitans*), lo cual indica que estos animales pueden utilizar patrones motores memorizados para orientarse en el espacio (Adler, 1980). En ese estudio se observó una gran regularidad en las trayectorias descritas por los sujetos a la hora de recorrer un laberinto, lo que estaría indicando la memorización de caminos exitosos recorridos anteriormente para llegar hasta el reforzador.

Como sugirieron Ingle y Sahagian (1973) al observar este tipo de aprendizaje en peces y ratas, el

movimiento decidido y rápido a través del terreno es importante para la búsqueda de protección del territorio propio cuando son amenazados por un predador. El aprendizaje por orientación brinda la capacidad de movilizarse en el espacio de manera rápida aún en condiciones donde no se disponga de otro tipo de claves ambientales (por ejemplo en la oscuridad donde no hay acceso a claves visuales), por eso no es sorprendente que esté presente en todas las especies que han sido evaluadas.

En relación al fenómeno de orientación, cabe mencionar el proceso llamado integración de recorrido (*path integration*). Éste se refiere a un proceso en el cual los animales mantienen un registro de su posición actual utilizando información interoceptiva, es decir, basada en su propio movimiento (Etienne, Maurer, Georgakopoulos y Griffin, 1999; Gallistel, 1990). La integración de recorrido ha sido demostrada en una amplia variedad de grupos zoológicos, entre ellos, arácnidos, crustáceos, himenópteros, aves y mamíferos. Sin embargo, como los mecanismos de actualización de posición tienden a acumular errores, la integración de recorrido es una estrategia de navegación confiable solamente para recorridos cortos. Es por esto que la mayoría de los animales utilizan claves visuales externas para ubicarse a sí mismos o a los objetivos en el espacio (Rodrigo, 2002).

Aprendizaje de guía: cuando la clave visual que el animal usa para localizar un objeto en el espacio es única y se encuentra muy cercana al objeto a la clave visual se la denomina faro o baliza (*beacon*). Los faros son objetos situados tan cerca del objetivo que los animales tienen que, simplemente, percibirlos para conocer su ubicación (Rodrigo, 2002). Cuando hay una clave visual que funciona como faro, los animales sólo tienen que localizarla y acercarse a ella para llegar al objetivo, este tipo de navegación es muy simple y ha sido observada en muchas especies, incluyendo anfibios. En un trabajo reciente (Daneri et al., 2011) se ha evidenciado la habilidad de utilizar una clave visual adyacente al reforzador como faro en un laberinto en cruz en el anfibio *Rhinella arenarum*. En peces, Ingle y Sahagian (1973) demostraron que los peces dorados (*goldfish*) pueden aprender a nadar en una dirección constante en relación a una determinada clave visual, dentro de un entorno pequeño, aun si se acercan al punto de decisión desde direcciones opuestas y que son capaces de alternar la dirección de los giros en los diferentes ensayos siguiendo al faro (Salas, Rodríguez, Vargas, Durán y Torres, 1996). Las tortugas también son capaces de utilizar una clave visual (López et al., 2001) para hallar el comedero con refuerzo en una tarea

de campo abierto.

Este tipo de navegación es poco común en la naturaleza, ya que es raro hallar una clave visual que señale directamente la posición de un objeto en el espacio. En general las claves visuales de referencia (*landmarks*) están lejanas al objetivo.

Efecto de la distancia en el aprendizaje de guía. Como se mencionó previamente, el aprendizaje de guía responde a los parámetros del aprendizaje asociativo, y por ello cabe destacar el efecto que posee la distancia presente entre la clave que funciona como faro y el lugar que está señalando. Es bien conocido el efecto de la proximidad temporal absoluta entre el estímulo condicionado (EC) y el estímulo incondicionado (EI) en un experimento de condicionamiento (Revusky, 1971). Normalmente, el condicionamiento mejora a medida que el intervalo entre EC y EI decrece (a pesar de que a intervalos muy pequeños el condicionamiento puede empeorar). Esto no debe sorprendernos, es de esperar que la contingencia espacial ente EC y el refuerzo tenga un efecto fuerte dado que la función del condicionamiento es asociar eventos relacionados causalmente (Mackintosh, 1983). Por ejemplo, en un estudio de supresión condicionada en ratas realizado por Testa (1975) se utilizó una luz como EC presentada en una pantalla de vidrio en el techo de la jaula o por debajo del piso de alambre. Esta luz servía como señal de presentación de un soplo de aire (*puff*), utilizado como reforzador, que se presentaba a través de dos orificios en la pantalla superior o inferior. Cuando la luz y el soplo de aire eran presentados en el mismo lugar, los dos desde arriba o desde abajo, el condicionamiento se lograba mucho más rápido que si venían de lugares diferentes (Mackintosh, 1983). De manera paralela, en el campo del aprendizaje espacial se ha observado que el control adquirido por un único punto de referencia (una única clave visual o faro) es diferente dependiendo de su distancia relativa o proximidad espacial absoluta a la meta (Cheng, 1989; Spetch y Wilkie, 1994). Por ejemplo, en los experimentos típicos con laberintos acuáticos de Morris los puntos de referencia más cercanos son más relevantes para el animal y adquieren un mayor control sobre la navegación que los más lejanos. Los animales confían preferentemente en las claves visuales cercanas, la contingencia espacial favorece a las claves que están en el objetivo o muy cerca de él como las mejores predictoras de su localización (Chamizo y Rodrigo, 2004).

En los experimentos de Chamizo y Rodrigo (2004) se entrenaron ratas en un laberinto de agua (laberinto de Morris) para hallar una plataforma sumergida en presencia de una única clave visual. La distancia entre

la clave y la plataforma varió en los diferentes grupos de animales. Los resultados revelaron que, aunque hubo aprendizaje en todos los grupos, los animales con la clave visual ubicada más cerca de la plataforma aprendieron la tarea más rápido. Esto también fue observado en otros mamíferos. [Milgram et al. \(1999\)](#) hallaron que el desempeño en una tarea con una única clave visual disminuía en función de la distancia con el discriminandum reforzado. Trabajando con perros reportaron que los animales cometían significativamente más errores cuando la distancia con la clave aumentaba. El mismo fenómeno fue observado en anfibios ([Daneri, Casanave y Muzio, 2013](#)). Trabajando con sapos de la especie *Rhinella arenarum* en un campo abierto se dividió a los animales en tres grupos: en el primero la clave visual estaba justo por encima del reforzador, en el segundo estaba a 10 cm y en el tercero a 30 cm de distancia. Se observó que la tasa de aprendizaje decaía a medida que la distancia aumentaba, con diferencias significativas entre grupos en el número de sesiones de entrenamiento necesarias para alcanzar el criterio de aprendizaje. Este fenómeno parece estar bastante generalizado y está presente también en invertebrados como las abejas ([Cheng, Collett, Pickhard y Wehner, 1987](#)). Se ha reportado que las abejas pueden aprender la localización de una fuente de agua azucarada en relación a su posición con claves visuales. En una situación de prueba las abejas prestan más atención a aquellas claves cercanas a la fuente de alimento que pueden guiarlas hacia ella de una manera más eficaz.

Por último, en todos estos casos, cabe también considerar que un factor importante que puede afectar el aprendizaje con intervención de una clave visual podría ser el error de búsqueda. En esa situación, se espera que este componente aumente con la distancia entre la clave y el objetivo a localizar ([Kamil y Cheng, 2001](#)).

2.1.2. *Uso de configuraciones de dos o más claves visuales de referencia (landmarks): ¿Mapa cognitivo?*

Si una rata en un laberinto de agua nada directamente hacia una plataforma visible o que tiene una clave visual directamente asociada a ella no necesita conocer nada acerca de su ubicación espacial en referencia al cuarto experimental, sólo que ciertos movimientos de nado con una determinada dirección la acercan al objetivo. Para poder atribuirle a esa rata cierto conocimiento acerca del espacio que la rodea se deben modificar las condiciones experimentales ([Mackintosh, 2002](#)). Si a esa clave visual se le agregan otras distribuidas en el entorno experimental las ratas son capaces de nadar directamente hacia la plataforma

localizada a 20 cm al norte de una clave visual, aun cuando esa clave visual sea simétrica y tanto ésta como la plataforma sean desplazadas por el laberinto a lo largo del entrenamiento ([Roberts y Pearce, 1998](#)). Esto implica que el animal ha aprendido no sólo la distancia, sino también la dirección, desde la clave a la plataforma. Allí entonces existe evidencia de un verdadero aprendizaje espacial ([Mackintosh, 2002](#)).

Las claves visuales de referencia o también llamadas *landmarks* son objetos particulares de posición fija en el espacio, más lejanos de lo que se encuentra un faro, pero lo suficientemente cerca para proveer al animal de información acerca de la distancia que se encuentra del objetivo ([Collett, Cartwright y Smith, 1986](#)). El uso de claves visuales de referencia ha sido evidenciado en muchas especies, incluyendo los invertebrados. Por ejemplo, en un estudio donde utilizaban abejas, [Cartwright y Collett \(1983\)](#) demostraron que las mismas eran capaces de localizar una fuente de agua azucarada usando un cilindro negro como clave de referencia. También se obtuvieron los mismos resultados trabajando con gerbos ([Collett, Cartwright y Smith, 1986](#)). [Fenton et al., \(1994\)](#) demostraron en un laberinto de agua que el mínimo de claves de referencia que las ratas necesitan para poder ubicar la plataforma es de dos claves (dos *landmarks* extra laberinto) y el aprendizaje fue muy similar cuando las ratas contaban con dos o con cuatro claves (claves redundantes). Con respecto a las relaciones entre las claves visuales de referencia cabe citar un estudio de [Rodrigo et al. \(2006\)](#) con ratas entrenadas para hallar un objetivo señalado con una clave faro en presencia de otra clave visual de referencia ubicada cerca. Durante la fase de prueba la clave faro se fue alejando lentamente de la otra lo que generó un patrón de búsqueda en dirección a la clave de referencia, fenómeno conocido como generalización espacial. La generalización espacial sugiere que ambos objetos fueron tenidos en cuenta durante el aprendizaje. Este fenómeno se ha registrado en aves, humanos y abejas ([Tommasi, Chiandetti, Pecchia, Sovrano y Vallortigara, 2012](#)).

Podemos decir entonces que los animales son capaces de utilizar varias claves ambientales de referencia para ubicar un lugar en el espacio, siempre y cuando esas claves mantengan una relación constante con él. [Tolman \(1948\)](#) fue el primero en sugerir que los animales construían un mapa sofisticado del entorno que los rodea, al que llamo mapa cognitivo. Este mapa cognitivo es una construcción de gran flexibilidad y, una vez que el animal construye este mapa, es capaz de: trazar la ruta más corta hacia el objetivo desde distintos puntos de partida, planificar una ruta alternativa si la

que usa habitualmente está bloqueada, etc. Según O'Keefe y Conway (1978) ninguna clave de referencia particular o específica es necesaria para que el animal se localice en su mapa, cualquier clave o grupo de claves de referencia (*landmarks*) pueden ser removidos sin evitar que las claves de referencia que quedan le indiquen al animal, en base a sus relaciones espaciales, su ubicación.

O'Keefe y Nadel (1978) aseguraban que la adquisición del mapa cognitivo estaba basada en procesos de aprendizaje no asociativo. Sin embargo, numerosas evidencias en los últimos años han comenzado a cuestionar esta afirmación. Chamizo (2002) y Prados y Redhead (2002) han documentado numerosos fenómenos típicos del condicionamiento clásico e instrumental presentes en situaciones de aprendizaje espacial utilizando dos o más claves de referencia. Estamos hablando de fenómenos como el ensombrecimiento y el bloqueo entre claves. Chamizo, Sterio y Mackintosh (1985) demostraron la presencia de estos fenómenos entre claves intra y extra laberinto en un dispositivo radial en ratas. Luego, Rodrigo et al. (1997) y Sánchez-Moreno et al. (1999) también los describieron entre claves visuales de referencia (*landmarks*) en un laberinto de agua en ratas. Estos fenómenos parecen estar presentes incluso en otras especies como en abejas (Cheng y Spetch, 2001) y en anfibios. En el caso de los anfibios se observó bloqueo y ensombrecimiento entre *landmarks* en un campo abierto en la especie *Rhinella arenarum* (Daneri y Muzio, en preparación).

Finalmente, pueden surgir interpretaciones complementarias si se considera la posibilidad de que los animales estén respondiendo en base a la "geometría" del espacio (Cheng, 2008; Cheng y Newcombe, 2005; Ratliff y Newcombe, 2008; Sheynikhovich et al., 2009). En ese caso, la geometría estaría determinada por la disposición particular de cada ambiente en donde se desplaza el individuo. Un estudio reciente revela representaciones basadas en la visión como una posibilidad para resolver tareas de geometría (Cheung, Stürzl, Zeil y Cheng, 2008). Así, en un laberinto en T, por ejemplo, aún cuando una señal visual esté presente, la forma de T podría dominar la visión (y la elección de respuesta) en el punto de decisión, relegando la señal visual en sí misma a una importancia secundaria. En este sentido, O'Keefe y Conway (1980) mostraron resultados interesantes en ratas, encontrando que un grupo simple de puntos de referencia era tratado de forma distinta de una serie de puntos de referencia dispersos. De la misma manera, se observó que el traslado de un punto de referencia

aislado a una posición diferente en un espacio global podría no ser tratado como el mismo punto de referencia (Biegler y Morris, 1996). Haciendo un análisis comparado, la orientación geométrica espacial podría considerarse una característica antigua conservada durante la evolución divergente de los diferentes grupos de vertebrados. Por ejemplo, estudios realizados en peces dorados (*goldfish*) revelaron que estos animales pueden aprender las propiedades geométricas de su entorno (Vargas, Bingman, Portavella y López, 2006). La demostración de este fenómeno en anfibios requiere de varios estudios experimentales. Sin embargo, actualmente se está empezando a recolectar datos que concuerdan con los obtenidos en peces, dando sustento a la hipótesis de que el aprendizaje de la geometría espacial precede a la evolución de los vertebrados plenamente terrestres. Sotelo, Bingman y Muzio (en preparación) mostraron que el sapo *Rhinella arenarum* también es capaz de codificar información geométrica y de estímulos visuales para desplazarse hacia una meta. Entrenando sapos en una arena rectangular blanca (grupo sólo Geometría) o en la misma arena con un panel de color extraíble que cubría una de las paredes (grupo Geometría-Estímulo visual), observaron que los animales pueden utilizar tanto la geometría como el estímulo visual para localizar la ubicación de la meta, pero que la geometría es más potente como señal de navegación. En resumen, estos resultados están de acuerdo con la información hallada en otros vertebrados y apoyan la idea de que a nivel comportamental la orientación geométrica es una característica conservada compartida entre los vertebrados.

3. Bases neurales del aprendizaje espacial

3.1. El hipocampo y sus estructuras homólogas

La relación del hipocampo en los procesos de aprendizaje y memoria espacial aparece como una constante en todas las especies animales estudiadas (Rodríguez, López, Vargas y Salas, 1998). Los osteíctios ancestrales que poblaron la tierra a principios del período Devónico (hace cerca de 400 millones de años), son ancestros comunes tanto de los peces actinopterigios actuales como de los sarcopterigios actuales (entre los que se incluyen los anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Resultados de estudios en diversas especies sugieren que estos osteíctios ancestrales poseían un pallium medial o primordio hipocampal que se desarrolló como un sistema de navegación espacial que incluía mecanismos cerebrales y cognitivos especializados en el procesamiento de la información espacial y en procesos de aprendizaje y memoria

espacial, sistema que se ha conservado a lo largo de la filogenia (Rodríguez et al., 1998). Además de las similitudes anatómicas, pueden encontrarse estrechas similitudes en cuanto a las funciones del pallium medial o hipocampo de todos los vertebrados. Numerosas evidencias apoyan la participación del hipocampo de las aves y los mamíferos en el aprendizaje y la memoria espacial. En aves y mamíferos, el daño a la formación hipocampal causa deficiencias selectivas en la resolución de problemas espaciales cuando la localización de un lugar requiere la codificación de relaciones recíprocas con un conjunto de claves visuales de referencia (*landmarks*), pero no cuando requiere acercarse a una única clave (faro o *beacon*), o cuando discriminaciones no espaciales le permiten al animal alcanzar la meta (Salas, Broglio y Rodríguez, 2003). O'Keefe y Conway (1980) estudiaron en ratas los efectos de una lesión en el fornix (entrada de información al hipocampo) y observaron que estos animales tenían severamente disminuida su capacidad de orientarse en el espacio (laberinto en cruz con cuatro claves de referencia). Sin embargo, observaron que si las claves se hallaban conglomeradas cerca del brazo reforzado no tenían problemas en orientarse. Estos hallazgos sugirieron que dicha conglomeración de claves les permitía a los animales utilizar una estrategia alternativa al "mapa cognitivo" para localizar el brazo reforzado, posiblemente utilizando un aprendizaje de guía taxonómico que no fue afectado por la lesión. Siguiendo con esta lógica, Eichenbaum et al. (1990) hallaron que las ratas con lesión en fimbria-fornix no presentaban problemas en su desempeño en un laberinto de agua si comenzaban todos los ensayos desde el mismo punto de partida, permitiendo una orientación mediante una estrategia taxonómica de guía hacia la plataforma; pero que sufrían un impedimento durante el procedimiento estándar donde se ubicaba a las ratas en la piletta en diferentes posiciones en cada ensayo, lo que requería de un aprendizaje flexible de las relaciones entre claves alrededor de la piletta (Hodges, 1996). Los hallazgos de que las lesiones hipocampales afectaban el desempeño de los animales en tareas que implicaban el uso de múltiples claves de referencia, pero no en tareas con clave única o faro sugirieron que las tareas involucraban procesos diferentes (Hodges, 1996).

En los distintos grupos de vertebrados las habilidades de aprendizaje espacial parecen estar asentadas en mecanismos neurales homólogos: como el hipocampo en aves y mamíferos, la corteza medial en los reptiles es crítica para las habilidades de mapeo cognitivo y, de manera similar, el pallium lateral de peces, el presunto homólogo del hipocampo de

amniotas, está selectivamente involucrado en la cognición espacial (Salas et al., 2003). Así, en peces y reptiles, el sustrato neural involucrado en el aprendizaje espacial podría corresponder a estructuras telencefálicas homólogas al hipocampo: el *pallium lateral* y *medial*, respectivamente (López, 1999; Papini, Salas y Muzio, 1999, Muzio, 2012). Evidencia experimental reciente indica que la corteza medial de los reptiles posee una función central en la cognición espacial. Por ejemplo, el volumen relativo de la corteza medial es mayor en especies de lagartijas que forrajean activamente en búsqueda de presas en comparación con aquellas especies con estrategias de forrajeo más pasivas (Day, Crews y Wilczynski, 1999). Las lesiones en la corteza medial producen una deficiencia severa y selectiva en el uso de múltiples claves de referencia en tortugas pero, al igual que con las lesiones en hipocampo, no se ve afectado el uso de estrategias taxonómicas para alcanzar la meta (Grisham y Powers, 1990). Así, el efecto del daño en la corteza medial de tortugas y en el hipocampo de aves y mamíferos son sorprendentemente similares no sólo en relación a las funciones que se ven disminuidas, sino también en relación a los procesos que no se ven afectados (Salas et al., 2003).

En una investigación en humanos, Maguire et al. (2006) revelaron cambios morfológicos en participantes cuyo trabajo estaba asociado con la navegación espacial. Así, hallaron que en los cerebros de los taxistas londinenses experimentados la región posterior del hipocampo era significativamente mayor que en los sujetos control. Es más, encontraron que el volumen hipocampal correlacionaba con la cantidad de tiempo que habían trabajado como taxistas. Una posible interpretación de estos resultados es que se pueden dar cambios morfológicos en la región posterior del hipocampo en personas que posean una gran dependan de sus habilidades para desplazarse en el espacio (Good, 2002).

3.2. El Pallium medial de los anfibios

El telencéfalo de los anfibios presenta un nivel de organización primitivo entre los tetrápodos. El telencéfalo de los anfibios puede dividirse en una región palial o pallium y otra subpalial (Muzio, 1999, 2012; Rodríguez et al., 1998). En el palio o pallium pueden distinguirse las siguientes zonas principales: el pallium medial, el pallium dorsal y el pallium lateral. Existe una hipótesis muy aceptada de que el *pallium medial* es homólogo al complejo hipocampal de otros tetrápodos, basado en la posición topográfica, interconexiones neurales e histoquímica (Northcutt y Ronan, 1992). En el presente, sin embargo, su papel

funcional es desconocido, y sus fibras de conexión primarias en anfibios sólo se conocen parcialmente (Northcutt y Ronan, 1992). Las últimas investigaciones experimentales en el pallium medial de anuros no pudieron demostrar que la clara homología con la formación hipocampal de mamíferos se corresponda con una equivalencia funcional absoluta. Experimentos en *Rhinella arenarum*, donde se lesionó el pallium medial por aspiración, demostraron que los sujetos perdieron completamente su capacidad de orientación espacial utilizando estrategias taxonómicas (respuesta de giro y uso de faro en un laberinto en cruz; Daneri et al., en preparación). Estos resultados de lesiones en anfibios sugieren que, a diferencia de lo que sucede en mamíferos (donde la lesión hipocampal sólo afecta las respuestas de guía usando faros), el pallium medial sería el responsable de las estrategias taxonómicas de navegación en el espacio. De esta forma, el pallium medial de anfibios y el hipocampo de mamíferos, aunque neuroanatómicamente homólogos, compartirían sólo una equivalencia funcional parcial.

4. Conclusiones

Esta revisión revela lo poco que se conoce acerca de los límites del aprendizaje en anfibios. Un mejor conocimiento de estos límites nos llevaría a reflexionar acerca del concepto de “inteligencia comparada” dentro de la filogenia de los vertebrados (Macphail, 1982). La investigación comparada con anfibios puede brindar datos interesantes acerca de la importancia evolutiva y adaptativa del uso de las distintas estrategias de aprendizaje en vertebrados. Así, el estudio del cerebro y la conducta de vertebrados no mamíferos, y en particular los anfibios como los primeros en colonizar el medio terrestre, puede ayudar a entender la historia evolutiva del cerebro de los mamíferos (Muzio, 1999, 2012). Varios estudios han sugerido que mamíferos, aves, reptiles y peces pueden aprender, recordar y retornar a un lugar utilizando diferentes estrategias de navegación. Ahora los anfibios también pueden ser incluidos en este grupo. Si asumimos que los mismos sistemas de memoria se presentan en esta amplia variedad de especies, entonces podríamos suponer que estos procesos de memoria pueden haber aparecido tempranamente durante la filogénesis. Los estudios comparados en anfibios pueden ser una herramienta para averiguar en qué momento particular de la filogenia aparecieron estas particulares habilidades espaciales.

Agradecimiento

Este trabajo se realizó gracias a la financiación del

subsidio UBACYT-P052 de la Universidad de Buenos Aires y del subsidio PIP 3196 del CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) Argentina, dirigidos por Rubén N. Muzio.

Referencias

- Adler, K. (1980). Individuality in the use of orientation cues by green frogs. *Animal Behaviour*, 28, 413-425.
- Biegler, R. & Morris, R. G. M. (1996). Landmark stability: Further studies pointing to a role in spatial learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49B(4), 307-345.
- Bingman, V. P. (1990). Spatial navigation in birds. In Kesner, R. & Olton, D. S. (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 423-477). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Bingman, V. P. (1992). The importance of comparative studies and ecological validity for understanding hippocampal structure and cognitive function. *Hippocampus*, 2, 213-220.
- Bingman, V. P., Bagnoli, P., Ioalé, P. & Casini, G. (1989). Behavioral and anatomical studies of the avian hippocampus. In Chanpalay, V. & Kohler, C. (Eds.), *The Hippocampus: New vistas* (pp. 379-394). New York: Alan R. Liss.
- Boice, R., Quany, C. B. & Williams, R. C. (1974). Competition and possible dominance in turtles, toads and frogs. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86, 1116-1131.
- Brattstrom, B. H. (1990). Maze learning in the fire-bellied toad, *Bombina orientalis*. *Journal of Herpetology*, 24 (1), 44-47.
- Cartwright, B. A. & Collett, T. S. (1983). Landmark learning in bees: Experiments and models. *Journal of Comparative Physiology*, 151, 521-543.
- Chamizo, V. D. (2002). Spatial Learning: Conditions and Basic Effects. *Psicológica*, 23, 33-57.
- Chamizo, V. D. & Rodrigo, T. (2004). Effect of absolute spatial proximity between a landmark and a goal. *Learning and Motivation*, 35 (2), 102-114.
- Chamizo, V. D., Sterio, D. & Mackintosh, N. J. (1985). Blocking and overshadowing between intra-maze and extra-maze cues: A test of the independence of locale and guidance learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B, 235-253.
- Cheng, K. (1989). The vector sum model of pigeon landmark use. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 366-375.
- Cheng, K. (2008). Whither geometry? Troubles of the geometric module. *Trends in Cognitive Sciences*, 12, 355-361.
- Cheng, K. & Newcombe, N. S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation? Squaring theory and evidence. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12, 1-23.
- Cheng, K. & Spetch, M. L. (2001). Blocking in landmark-based search in honeybees. *Animal Learning and*

- Behavior*, 29 (1), 1-9.
- Cheng, K., Collett, T. S., Pickhard, A. & Wehner, R. (1987). The use of visual landmarks by honeybees: Bees weight landmarks according to their distance from the goal. *Journal of Comparative Physiology A*, 161, 469-475.
- Cheung, A., Stürzl, W., Zeil, J. & Cheng, K. (2008). Information content of panoramic images: II. View-based navigation in nonrectangular experimental arenas. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 34, 15-30.
- Collett, T. S., Cartwright, B. A. & Smith, B. A. (1986). Landmark learning and visuospatial memories in gerbils. *Journal of Comparative Physiology A*, 158, 835-851.
- Dall'Antonia, P. & Sinsch, U. (2001). In search of water: orientation behaviour of dehydrated natterjack toads, *Bufo calamita*. *Animal Behaviour*, 61, 617-629.
- Daneri, M. F. (2010). *Aprendizaje espacial en el anfibio anuro Bufo arenarum. Estrategias, fenómenos y bases neurales*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Daneri, M. F. Casanave E. B. & Muzio R N. (2011). Control of spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(3), 296-307.
- Daneri, M. F., Casanave, E. B. & Muzio, R. N. (2013). Use of local visual landmarks for spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*): The role of distance to a goal. Enviado para su publicación a *Journal of Comparative Psychology*.
- Daneri, M. F. & Muzio, R. N. (en preparación). Ensombrecimiento, bloqueo e inhibición latente entre claves visuales de referencia en el anfibio *Rhinella arenarum*.
- Day, L. B., Crews, D. & Wilczynski, W. (1999). Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*, 57, 395-407.
- Day, L. B., Ismail, N. & Wilczynski, W. (2003). Use of Position and Feature Cues in Discrimination Learning by the Wiptail Lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117 (4), 440-448.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. (1986). *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill.
- Eichenbaum, H., Stewart, C. & Morris, R. G. M. (1990). Hippocampal representation in place learning. *Journal of Neuroscience*, 10 (11), 3531-3542.
- Etienne, A. S., Maurer, R., Georgakopoulos, J. & Griffin, A. (1999). Dead reckoning (path integration), landmarks, and representation of space in a comparative perspective. In Golledge, R. G. (Ed.), *Wayfinding Behavior: Cognitive mapping and other spatial processes* (pp. 197-228). Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press.
- Fenton, A. A., Arolfo, M. P., Nerad, L. & Bures, J. (1994). Place Navigation in the Morris Water Maze under Minimum and Redundant Extra-maze Cue Conditions. *Behavioral and Neural Biology*, 62, 178-189.
- Freeland, W. J. & Martin, K. C. (1985). The rate of range expansion by *Bufo marinus* in Northern Australia, 1980-1984. *Australian Wildlife Research*, 12, 555-559.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Good, M. (2002). Spatial Memory and Hippocampal Function: Where are we now? *Psicológica*, 23, 109-138.
- Greding, E. J. (1971). Comparative rates of learning in frogs (Ranidae) and toads (Bufonidae). *Caribbean Journal of Science*, 11 (3-4), 203-208.
- Grisham, W. & Powers, A. (1990). Effects of Dorsal and Medial Cortex Lesions on Reversal in Turtles. *Physiology and Behavior*, 47, 43-49.
- Hodges, H. (1996). Maze procedures: the radial-arm and water maze compared. *Cognitive Brain Research*, 3, 167-181.
- Ingle, D. & Sahagian, D. (1973). Solution of a spatial constancy problem by goldfish. *Physiological Psychology*, 1, 83-84.
- Jarrard, L. E. (1986). Selective hippocampal lesions and behavior: implications for current research and theorizing. In Iversen, R. L. & Pribram, K. H. (Eds.), *The hippocampus*, Vol. 4 (pp. 93-126). New York: Plenum Press.
- Kamil, A. C. & Cheng, K. (2001). Way-finding and landmarks: the multiple-bearings hypothesis. *Journal of Experimental Biology*, 2043, 103-113.
- López, J. C. (1999). *Memoria espacial y corteza medial en la tortuga Pseudemys scripta*. Tesis doctoral. Facultad de Psicología. Universidad de Sevilla.
- López, J. C., Broglio, C., Rodríguez, F., Thinus-Blanc, C. & Salas, C. (1999). Multiple spatial learning strategies in goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*, 2, 109-120.
- López, J. C., Gómez, Y., Rodríguez, F., Broglio, C., Vargas, J. P. & Salas, C. (2001). Spatial learning in turtles. *Animal Cognition*, 4, 49-59.
- López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y. & Salas, C. (2003). Spatial and non-spatial learning in turtles: the role of medial cortex. *Behavioral Brain Research*, 143, 109-120.
- Lüddecke, H. (2003). Space use, cave choice and spatial learning in the dendrobatid frog *Colostethus palmatus*. *Amphibia-Reptilia*, 24, 37-46.
- Mackintosh, N. J. (1974). *The Psychology of Learning*. London: Academic Press.
- Mackintosh, N. J. (1983). *Conditioning and Associative Learning*. Oxford: Oxford University Press.
- Mackintosh, N. J. (2002). Do not ask whether they have a cognitive map, but how they find their way about. *Psicológica*, 23, 165-185.
- Macphail, E. M. (1982). *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- Maguire, E. A., Woollett, K. & Spiers, H. J. (2006). London taxi drivers and bus drivers: a structural MRI and neuropsychological analysis. *Hippocampus*, 16, 1091-1101.

- Milgram, N. W., Adams, B., Callahan, H., Head, E., Mackay, B., Thirlwell, C. & Cotman, C. W. (1999). Landmark Discrimination Learning in the Dog. *Learning and Memory*, 6, 54-61.
- Morris, R. G. M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.
- Muzio, R. N. (1999). Aprendizaje instrumental en anfibios. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, 35-47.
- Muzio, R. N. (2012). Aprendizaje en anfibios, el eslabón perdido: Un modelo simple cerebral en el estudio de conductas complejas. *Cuadernos de Herpetología*, 27(2), Online.
- Nadel, L. (1991). The hippocampus and space revisited. *Hippocampus*, 1, 221-229.
- Northcutt, R. G. & Ronan, M. (1992). Afferent and efferent connections of the bullfrog medial pallium. *Brain, Behavior and Evolution*, 40, 1-16.
- O'Keefe, J. & Conway, D. H. (1978). Hippocampus place units in the freely moving rat: Why they fire where they fire. *Experimental Brain Research*, 31, 573-590.
- O'Keefe, J. & Conway, D. H. (1980). On the trail of the hippocampal engram. *Physiological Psychology*, 8, 229-238.
- O'Keefe, J. & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon Press.
- Olton, D. S., Becker, J. T. & Handelman, G. E. (1979). Hippocampus, space and memory. *Behavioral and Brain Sciences*, 2, 313-365.
- Papini, M. R., Salas, C. & Muzio, R. N. (1999). Análisis comparativo del aprendizaje en vertebrados. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, 15-34.
- Prados, J. & Redhead, E. S. (2002). Preexposure effects in spatial learning: from gestaltic to associative and attentional cognitive maps. *Psicológica*, 23, 59-78.
- Ratliff, K. R. & Newcombe, N. S. (2008). Reorienting When Cues Conflict: Evidence for an Adaptive-Combination View. *Psychological Science*, 19(12), 1301-1307.
- Revusky, S. H. (1971). The role of interference in association over delay. In Honig, W. K. & James, P. H. R. (Eds), *Animal memory* (pp. 155-213). New York: Academic Press.
- Roberts, A. D. L. & Pearce, J. M. (1998). Control of spatial behavior by an unstable landmark. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 24, 172-184.
- Roberts, A. D. L. & Pearce, J. M. (1999). Blocking in the Morris swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 225-235.
- Rodrigo, T. (2002). Navigational strategies and models. *Psicológica*, 23, 3-32.
- Rodrigo, T., Chamizo, V. D., McLaren, I. P. L. & Mackintosh, N. J. (1997). Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 110-118.
- Rodrigo, T., Sansa, J., Baradad, P. & Chamizo, V. D. (2006). Generalization gradients in a navigation task with rats. *Learning and Motivation*, 37, 247-268.
- Rodríguez, F., López, J. C., Vargas, J. P. & Salas, C. (1998). *Fundamentos de Psicobiología. Manual de Laboratorio*. Sevilla: Kronos.
- Salas, C., Broglio, C. & Rodríguez, F. (2003). Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: conservation across diversity. *Brain, Behavior and Evolution*, 62, 72-82.
- Salas, C., Rodríguez, F., Vargas, J. P., Durán, E. & Torres, B. (1996). Spatial learning and memory deficits alter telencephalic ablation in goldfish trained in place and turn maze procedures. *Behavioral Neuroscience*, 110, 965-980.
- Sánchez-Moreno, J., Rodrigo, T., Chamizo, V. D. & Mackintosh, N. J. (1999). Overshadowing in the spatial domain. *Animal Learning and Behaviour*, 27, 391-398.
- Sherry, D. F. & Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, 94, 439-454.
- Sheynikhovich, D., Chavarriaga, R., Strösslin, T., Arleo, A. & Gerstner, W. (2009). Is there a geometric module for spatial orientation? Insights from a rodent navigational model. *Psychological Review*, 116, 540-566.
- Sinsch, U. (1987). Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site. *Journal of Comparative Physiology A*, 161, 715-727.
- Sinsch, U. (2006). Orientation and navigation in Amphibia. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 39 (1), 65-71.
- Sotelo, M. I., Bingman, V. P. & Muzio, R. N. (en preparación). Geometric orientation in amphibians: Evolutionary conserved spatial navigation?
- Spetch, M. L. & Wilkie, L. (1994). Pigeon's use of landmarks presented in digitalized images. *Learning and Motivation*, 25, 245-275.
- Testa, T. J. (1975). Effects of similarity of location and temporal intensity pattern of conditioned and unconditioned stimuli on the acquisition of conditioned suppression in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1, 114-121.
- Thompson, T. A. & Boice, R. (1975). Attempts to train frogs: Review and experiments. *Journal of Biological Psychology*, 17, 3-13.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189-208.
- Tommasi, L., Chiandetti, C., Pecchia, T., Sovrano, V. A. & Vallortigara, G. (2012). From natural geometry to spatial cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36, 799-824.
- Tunmer, H. G. (1992). Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungary). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. *Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting SHE, Budapest*, 449-452.
- Vargas, J. P., Bingman, V. P., Portavella, M., López, J. C. (2006). Telencephalon and geometric space in goldfish. *The European Journal of Neuroscience*, 24(10), 2870-

2878.

Volpe, B. T., Davis, H. P., Towle, A. & Dunlap, W.P. (1992).
Loss of hippocampal CA1 neurons correlates with
memory impairment in rats with ischemic or neurotoxin
lesions. *Behavioral Neuroscience*, 106, 457-464.