



Revista Latinoamericana de Psicología
Fundación Universitaria Konrad Lorenz
revistalatinomaericana@fukl.edu
ISSN (Versión impresa): 0120-0534
COLOMBIA

1999
Mauricio R. Papini / Cosme Salas / Rubén N. Muzio
ANALISIS COMPARATIVO DEL APRENDIZAJE EN VERTEBRADOS
Revista Latinoamericana de Psicología, año/vol. 31, número 001
Fundación Universitaria Konrad Lorenz
Bogotá, Colombia
pp. 15-34

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Universidad Autónoma del Estado de México

<http://redalyc.uaemex.mx>



ANALISIS COMPARATIVO DEL APRENDIZAJE EN VERTEBRADOS

MAURICIO R. PAPINI*
Texas Christian University

COSME SALAS
Universidad de Sevilla

RUBÉN N. MUZIO
Universidad de Buenos Aires

ABSTRACT

Evolution is the outcome of an interaction between adaptive specializations and phylogenetic constraints. In terms of learning mechanisms, the last decades have seen an emphasis on the study of adaptive specializations in learning stemming from discoveries on taste aversion and avoidance learning made during the 1960s. The adaptive approach has been presented as the only biologically plausible by some proponents. However, both empirical evidence on learning, and major recent discoveries in evolutionary biology point to what appears to be extreme conservatism of biological processes, including learning. Learning mechanisms underlying acquisition, discrimination, and spatial memory, among others, appear to be general and based on conserved aspects of the vertebrate telencephalon. There is, however, evidence of an evolutionary divergence in vertebrate history that points to the evolution of emotionally-mediated processes in instrumental

* Para comunicarse con los autores en relación con este artículo, por favor dirigirse a las siguientes direcciones: M. R. Papini, Department of Psychology, Texas Christian University, TCU Box 298920, Fort Worth, TX 76129, U.S.A., papini@gamma.is.tcu.edu; C. Salas, Facultad de Psicología, Universidad de Sevilla, Av. San Francisco Javier, s/n, Sevilla 41005, España, cosme@cica.es; R. N. Muzio, Instituto de Biología y Medicina Experimental, Obligado 2490, 1428-Buenos Aires, Argentina, rmuzio@proteus.dna.uba.ar.

learning in the lineage leading to the mammals. Adaptation and conservatism appear to be both essential to understand the evolution of vertebrate learning processes.

Key words: Vertebrates, learning principles, learning mechanisms, telencephalon, spatial memory, partial reinforcement extinction effect, magnitude of reinforcement extinction effect, successive negative contrast, frustration.

RESUMEN

La evolución biológica es el resultado de una interacción entre especializaciones adaptativas y estrechamientos filogenéticos. En cuanto a mecanismos de aprendizaje, el énfasis en décadas recientes se ha puesto en el estudio de especializaciones adaptativas a partir de los descubrimientos en las áreas de aversiones gustativas y aprendizaje de evitación durante la década de 1960. El enfoque adaptativo se ha presentado a menudo como el único plausible desde el punto de vista biológico. Sin embargo, tanto la evidencia empírica como recientes descubrimientos en biología evolutiva indican la existencia de un grado notable de estabilidad de procesos biológicos, incluyendo el aprendizaje. Los mecanismos que subyacen a procesos de adquisición, discriminación y memoria espacial, entre otros, parecen ser generales y estar basados en aspectos estables de la organización del telencéfalo de los vertebrados. Sin embargo, existe también evidencia de divergencia que sugiere la evolución de procesos emocionales de mediación en el aprendizaje instrumental en la línea de los mamíferos. Adaptación y estabilidad parecen ser ambos esenciales para comprender la evolución del aprendizaje en los vertebrados.

Palabras clave: Vertebrados, principios del aprendizaje, mecanismos de aprendizaje, telencéfalo, memoria espacial, efecto del reforzamiento parcial en la extinción, efecto de la magnitud de reforzamiento en la extinción, contraste sucesivo negativo, frustración.

INTRODUCCION

El estudio de prácticamente cualquier área de la psicología, como por ejemplo el aprendizaje, se puede enfocar desde dos puntos de vista complementarios. Por un lado, la investigación puede orientarse hacia el estudio de fenómenos complejos. En el caso del aprendizaje, los investigadores que toman esta dirección se interesan en el aprendizaje de conceptos, del lenguaje o la adquisición de reglas abstractas en modelos animales tales como humanos, chimpancés o delfines. Por otro lado, existe el problema del origen de las habilidades psicológicas complejas, tal como éstas se manifiestan en humanos, chimpancés, delfines y otras especies igualmente sofisticadas. En psicología comparada, el problema del origen de los procesos de aprendizaje se entiende

desde un punto de vista evolucionista y las preguntas cruciales son, entre otras, de dónde provienen los mecanismos de aprendizaje, cuántas clases diferentes de aprendizaje existen, cuál es la función adaptativa del aprendizaje, y cómo evolucionan nuevos mecanismos. Debido a que la evidencia principal no deja un rastro fósil, el estudio de la evolución del aprendizaje se realiza principalmente comparando especies vivientes. Este enfoque fue introducido en el rigor científico del laboratorio por Edward L. Thorndike, quien publicó sus hallazgos sobre aprendizaje en varias especies en 1898. El centenario de esta influyente publicación ofrece un entorno apropiado para preguntarse cuánto se ha avanzado y cuánto resta por hacer para comprender cómo evolucionaron los mecanismos de aprendizaje hasta alcanzar la complejidad que exhiben en humanos y otros animales.

Nuestro objetivo es presentar evidencia concerniente a la evolución del aprendizaje en los vertebrados. El *phylum Chordata*, al que pertenecen los vertebrados, aparece claramente en el registro fósil de mediados del Cámbrico, unos 520 millones de años atrás en un animal conocido como *Pikaia*. Es posible entonces que los primeros vertebrados evolucionaran a principios del Cámbrico (Forey y Janvier, 1993). La Figura 1 muestra un cladograma con los principales grupos de vertebrados vivientes y sus relaciones filogenéticas. La historia de los vertebrados involucra varias radiaciones adaptativas, algunas de las cuales han dejado unos pocos descendientes (e.g., los peces sin mandíbula, Agnatha), mientras que otras están representadas por miles de especies (e.g., los peces teleosteos, Osteichthyes, y los mamíferos placentarios, Eutheria). Estas radiaciones implican la evolución independiente de numerosas especializaciones, incluyendo aspectos cerebrales y conductuales, que es necesario tener en cuenta para poder interpretar los datos de experimentos comparativos de aprendizaje. Pero también es evidente que la evolución del sistema nervioso y de las capacidades de aprendizaje en vertebrados ha operado de manera conservadora en muchos aspectos. La estabilidad de algunos fenómenos de aprendizaje es notable y parece sólo puntuada por transiciones en las que aparecieron nuevos mecanismos.

En este trabajo, la evidencia sobre evolución del aprendizaje en vertebrados se agrupa en tres secciones. La primera describe la neurología comparada del telencéfalo de los vertebrados, haciendo hincapié en la estabilidad de las distintas subregiones según se desprende de estudios de conectividad, distribución de neurotransmisores y citoarquitectura, y de la estabilidad de algunos aspectos funcionales. La segunda sección presenta evidencia de conservación en mecanismos de aprendizaje a través de varias clases de vertebrados. Finalmente, la tercera sección resume la evidencia que sugiere que con la evolución de los mamíferos aparecieron nuevos mecanismos de regulación emocional en el aprendizaje apetitivo, tal como se expresa en los llamados fenómenos paradójicos de reforzamiento.

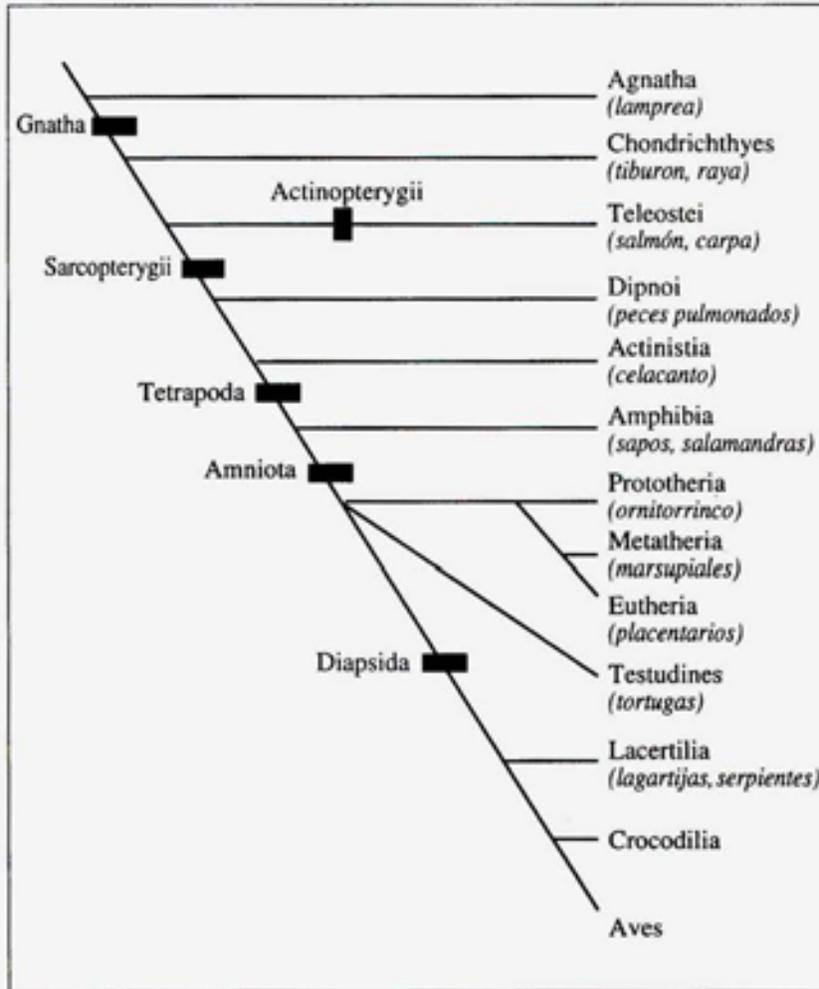


Figura 1. Cladograma que ilustra la posible relación filogenética de los principales grupos de vertebrados. Sólo se representaron grupos vivos. Algunos de los grupos representados en este cladograma poseen una o unas pocas especies vivientes (e.g., Agnatha, Holostei y Actinistia), mientras que otros se caracterizan por extensas radiaciones adaptativas con cientos o miles de especies vivientes (Teleostei, Eutheria, Aves). Aunque los grupos están ordenados no debe inferirse que poseen un orden jerárquico, tal como lo sugeriría la noción aristotélica de *scala naturae*. Por el contrario, el cladograma enfatiza la divergencia de los distintos linajes.

La interpretación de la evidencia disponible se basa en la distinción entre fenómenos, principios y mecanismos de aprendizaje (Bitterman, 1975). Los fenómenos de aprendizaje abarcan relaciones entre grupos o condiciones de entrenamiento en un protocolo experimental básico, como por ejemplo el efecto de contraste negativo sucesivo (ECNS), que consiste en el deterioro en la ejecución reforzada por una magnitud pequeña en animales expuestos previamente a una magnitud grande de reforzamiento. Estos fenómenos son afectados y modulados por una serie de factores, dando lugar a regularidades funcionales denominadas principios. Por ejemplo, el ECNS es una función directa de la discrepancia entre las magnitudes de reforzamiento (DiLollo y Beez, 1966). Los principios del aprendizaje se aplican usualmente a una variedad de factores, trascendiendo la naturaleza de los reforzadores (apetitivos o aversivos), la modalidad sensorial de los estímulos y el tipo de comportamiento. Estas regularidades deben, además, ser comprendidas a nivel de los mecanismos subyacentes. Por ejemplo, la relación directa entre el tamaño del ECNS y la discrepancia entre las magnitudes de reforzamiento se puede explicar en términos de una respuesta emocional anticipatoria de frustración que deteriora el desempeño del animal luego de un cambio sorpresivo en la magnitud de reforzamiento (Amsel, 1992). Esta explicación psicológica puede luego utilizarse como guía para interpretar el efecto de manipulaciones fisiológicas sobre el ECNS. Eventualmente, los fenómenos de aprendizaje deberán ser explicados a nivel del funcionamiento de redes neuronales. Variaciones en la arquitectura y modo de funcionamiento de tales redes entre especies de vertebrados podrían explicar diferencias y similitudes en los fenómenos de aprendizaje.

NEUROLOGIA COMPARADA DEL TELENCEFALO

La mayor parte de las teorías tradicionales sobre la evolución del telencéfalo se basan en la idea aristotélica de la *scala naturae*. Según esta concepción, los peces deberían poseer el sistema nervioso más primitivo de todos los vertebrados, y los mamíferos el más derivado, pasando por estadios intermedios de creciente complejidad (Butler y Hodos, 1996). La concepción actual de la filogenia de los vertebrados no es lineal, sino que enfatiza la evolución de diferentes radiaciones a partir de un ancestro común. Sistemas nerviosos complejos han evolucionado en muchos de estos grupos sobre la base de un conjunto de caracteres comunes. Uno de los caracteres primitivos, o plesiomórficos, que se conserva en todos los vertebrados es la división del telencéfalo en un *palio* o manto, situado en posición dorsal, y una región *subpalial*, situada ventralmente en los hemisferios. Tal distinción se mantiene como generalidad, aunque en algunos casos la posición exacta de la frontera entre ambos está en discusión. La Figura 2 ilustra la organización del telencéfalo en varias especies «representativas» de vertebrados.

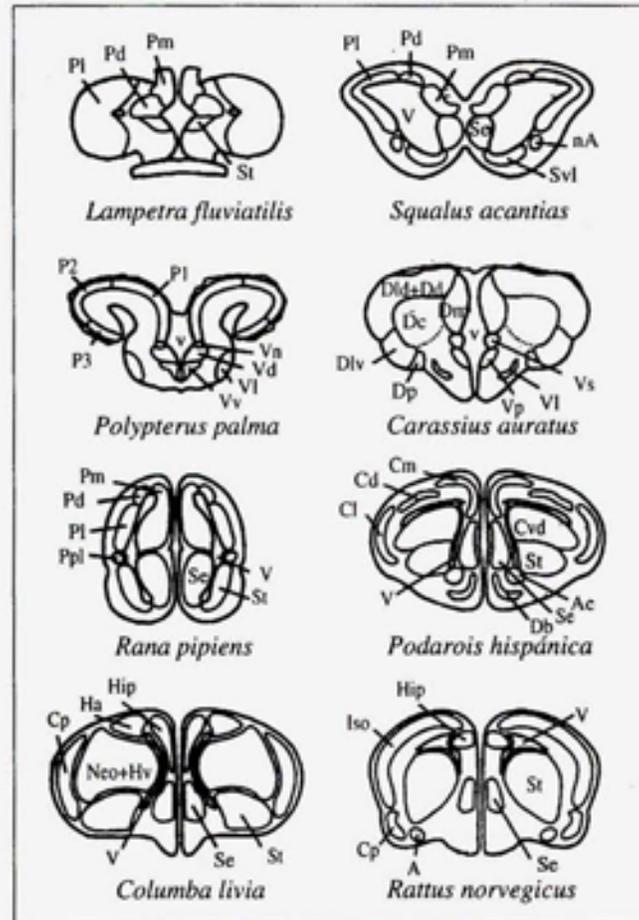


Figura 2. Representación esquemática de un corte transversal del telencéfalo de varias especies de vertebrados de los grupos mejor estudiados: Agnatha (*Lampetra*), Chondrichthyes (*Squalus*), Actinopterygii (cladistitos, *Polypterus*, y teleosteos, *Carassius*), Amphibia (*Rana*), Reptilia (*Podarois*), Aves (*Columba*) y Mammalia (*Rattus*). A: amígdala. Ac: núcleo accumbens. Cd: córtex dorsal. Cl: córtex lateral. Cm: córtex medial. Cp: córtex piriforme. Cvd: cresta ventricular dorsal. Db: núcleo de la banda diagonal de Broca. Dc: núcleo central del área dorsal. Dld + Dd: núcleos dorsal y dorsolateral del área dorsal. Dlv: parte ventral del núcleo lateral del área dorsal. Dm: núcleo medial del área dorsal. Dp: núcleo posterior del área dorsal. Ha: hiperstriatum accesorium. Hip: hipocampo. Iso: isocórtex. nA: núcleo A. Neo + Hv: neostriato-hiperstriatum ventral. P1 a P3: primera a tercera formación palial. Pd: palio dorsal. Pl: palio lateral. Pm: palio medial. Ppl: prominencia palial lateral. Se: núcleo septal. St: striatum. Svl: subpalio ventrolateral. V: ventrículo. Vd: núcleo dorsal del área ventral. Vl: núcleo lateral del área ventral. Vn: núcleo dorsal a Vd. Vp: núcleo postcomisural del área ventral. Vs: núcleo supracomisural del área ventral. Vv: núcleo ventral del área ventral.

La región subpial está formada por estructuras tales como el estriado (caudado-putamen) y el núcleo accumbens, que están presentes en todos los vertebrados con una topología, embriología, conectividad, distribución de neurotransmisores y función similares. También aparecen estructuras homólogas al septum y a la amígdala subpial en todos los vertebrados. El estriado de los vertebrados contiene neuronas ricas en sustancia P y encefalina, que proyectan caudalmente hacia la sustancia negra y el tegmento ventral, y que reciben de estas proyecciones dopaminérgicas (Medina y Reiner, 1995; Parent, 1986; Smeets, 1992). Existen, además, notables similitudes funcionales en el estriado de los vertebrados, por ejemplo, la destrucción o inactivación de las entradas dopaminérgicas ascendentes que llegan al estriado de peces y anfibios produce síntomas «parkinsonianos», como aletargamiento de los movimientos y bradikinesia, muy similares a los que se observan en amniotas (Barbeau *et al.*, 1989; Pollard *et al.*, 1992). En su conjunto, esto sugiere que los primeros agnatos presentaban ya este mismo patrón básico de organización morfológica y funcional en la región subpial.

La amígdala también presenta una región pial que es muy estable en amniotas (Striedter, 1997; Bruce y Neary, 1995). Las mayores diferencias aparecen entre anfibios y amniotas, dado que en los primeros algunas de las subdivisiones no alcanzan el nivel de diferenciación que presentan en los reptiles, aves y mamíferos (Bruce y Neary, 1995). En los condricios (tiburones y rayas), el denominado núcleo A podría ser homólogo a la amígdala pial de los tetrápodos (Northcutt, 1995). En los peces teleósteos, el establecimiento de homólogas piales se ve dificultado debido a la eversión que sufre el telencéfalo durante su desarrollo, tal como se representa en la Figura 3. Mientras que en el resto de los vertebrados las paredes de la vesícula prosencefálica embrionaria se pliegan hacia la línea media (*evaginación*), dando lugar a hemisferios con un ventrículo interior, en los teleósteos los hemisferios se forman tras un proceso de plegado hacia fuera (*eversión*) de la región dorsal de la pared vesicular (Northcutt, 1981). La posición de las regiones piales es, por lo tanto, diferente según el desarrollo sea por evaginación o por eversión, por lo que el análisis de las homólogas debe basarse en la topología relativa de los núcleos, en la información citoarquitectónica, de conectividad, la histoquímica, y el desarrollo embrionario. En base a esta información, es posible hipotetizar que un área más medial del pialo, denominada Dm, podría corresponder a la amígdala pial de los gnatostomos (Braford, 1995; Northcutt, 1995), aunque este tema no está aún resuelto. En cuanto a similitudes funcionales, experimentos de lesión y estimulación eléctrica sugieren que el Dm de los teleósteos está implicado en la regulación de la conducta reproductiva y agresiva, de manera similar a lo que ocurre con la amígdala de los tetrápodos (Kyle y Peter, 1982; de Bruin, 1980).

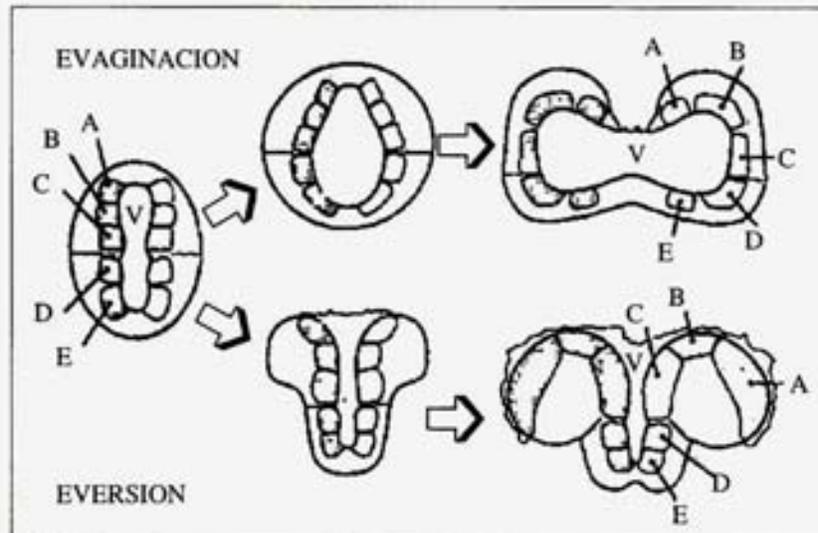


Figura 3. Diagrama que representa modos alternativos de desarrollo del telencéfalo tal como pueden apreciarse en cortes transversales. El modo predominante es el de la evaginación. A partir de la vesícula prosencefálica embrionaria, las paredes se pliegan sobre sí mismas dejando ventrículos (V) laterales en el animal adulto. Sólo los peces actinopterigios presentan el modo de desarrollo denominado eversión. Las paredes se pliegan hacia fuera dejando sólo un ventrículo central. Nótese que las distintas partes del telencéfalo (identificadas con letras desde la A a la E) quedan emplazadas en diferentes posiciones dependiendo del modo de desarrollo.

Existen tres regiones adicionales del palio, la lateral (o piriforme, o también llamada tradicionalmente paleocórtex), la dorsal (o sicórtex, o tradicionalmente neocórtex), y la medial (o hipocampo, o también archicórtex). El descubrimiento reciente de homologías en estas áreas entre vertebrados demuestra que existen precursores del tejido cortical en los linajes de vertebrados más antiguos. Esto difiere de la postura clásica según la cual sólo los mamíferos poseen isocórtex, y aconseja el abandono de la antigua terminología que calificaba las diferentes regiones paliales como paleo-, archi- y neo-córtex en base a una hipótesis errónea de secuenciación filogenética. El córtex piriforme, isocórtex e hipocampo de los mamíferos encuentra su correspondencia en el cortex piriforme, hiperestriado e hipocampo de las aves, así como en el palio lateral, dorsal o medial de los reptiles y anfibios (Butler, 1994; Northcutt y Kaas, 1995; Striedter, 1997). El palio lateral es también claramente reconocible en los peces pulmonados (Dipnoi), el celecanto (Actinistia), los actinopterigios, los condriictios y los agnatos (Eisthen, 1997).

Se han identificado áreas homólogas al isocórtex de los mamíferos en todos los amniotas (Karten, 1991; Northcutt y Kaas, 1995; Striedter, 1977) y en los anfibios (Northcutt, 1981; Northcutt y Kicliter, 1980). No obstante, coexisten en la actualidad diferentes hipótesis sobre las relaciones filogenéticas que mantienen entre sí la cresta ventricular dorsal de los lacertilios (lagartijas y serpientes), el palio dorsal de los anfibios y el isocórtex de los mamíferos (Butler, 1994; Karten, 1991; Northcutt y Kaas, 1995; Striedter, 1997), así como sobre el origen y posible homología de la laminación del palio dorsal de las aves y los mamíferos (Striedter, 1997; Karten, 1991). Igualmente se ha descrito la presencia de un palio dorsal en los peces pulmonados y en los peces cartilagosos (Butler, 1994; Northcutt, 1995). En los peces actinoptergios, la región dorsal del palio se asemeja por su posición relativa, su conectividad y su histología a las áreas no olfatorias y no límbicas del palio de los tetrápodos. La región dorsal del palio de los actinoptergios, al igual que el palio dorsal o isocórtex de otros vertebrados, recibe entradas de diversas modalidades sensoriales procedentes del tálamo anterior, presenta escasas conexiones con el hipocampo y sus eferencias alcanzan a los núcleos pretectales y precerebelosos (Braford, 1995; Butler, 1994).

Además de similitudes anatómicas, existen similitudes funcionales en el palio dorsal de los vertebrados. La lesión o inactivación de las aferencias colinérgicas al palio dorsal afecta el aprendizaje y memoria en reptiles y mamíferos (Petrillo *et al.*, 1994; Sarter y Bruno, 1997). La lesión de regiones homólogas al palio dorsal en mamíferos, aves y reptiles afectan el aprendizaje discriminativo de inversiones (Killackey *et al.*, 1971; Powers, 1990; Shimizu y Hodos, 1989). En los teleósteos, la estimulación eléctrica del telencéfalo dorsal provoca movimientos (Fichig *et al.*, 1985) y el registro demuestra la presencia de potenciales evocados visuales, de la línea lateral y auditivos (Cohen *et al.*, 1973), que sugieren que se trata de una región de procesamiento sensoriomotriz.

Existe considerable consenso sobre la homología del hipocampo de mamíferos, el córtex medial de reptiles, el área hipocampal-parahipocampal de las aves, y el palio medial de los anfibios (Bingman, 1992; Butler, 1994; Striedter, 1997). La topología y conectividad del palio medial de los peces condriictios y agnatos es también similar a la que presenta el palio medial de los tetrápodos (Northcutt, 1995). En los peces teleósteos, debido a la eversión del telencéfalo, la región homóloga al palio medial se encuentra en una posición lateral en los hemisferios (Northcutt y Braford, 1980). El palio medial participa en procesos de aprendizaje y memoria espacial en mamíferos, aves, reptiles y peces teleósteos (Bingman, 1992; Broglio, 1996; Font y Gómez Gómez, 1991; Nadel, 1991). En estos casos, ha sido posible determinar que el déficit de aprendizaje es específico a tareas espaciales, mientras que la lesión parece no tener un efecto marcado en tareas no espaciales. Esto sugiere que los peces óseos que poblaron la tierra a principios del Devónico (hace 400 millones de años), y que eventualmente

dieron lugar a los actuales peces óseos y a los tetrápodos, ya poseían un hipocampo desarrollado como un sistema de navegación espacial que se ha conservado a lo largo de la filogenia.

Aunque en esta sección se han enfatizado aspectos conservadores en la evolución del telencéfalo de los vertebrados, existe también evidencia de que la selección natural ha producido el desarrollo de partes específicas en correlación con la evolución de conductas especializadas. Uno de los más llamativos ejemplos de adaptación se encuentra en las diferencias en el volumen y la morfología del hipocampo de aves que acaparan alimento para recuperarlo luego utilizando memoria espacial. La formación hipocámpica de aves que almacenan alimento (diversas especies de familias Paridae, Corvidae y Sittidae) no sólo tiene mayor volumen (Krebs *et al.*, 1989; Sherry *et al.*, 1992), sino que también está compuesta por un mayor número de células e, incluso, por tipos celulares distintos (Montagnese *et al.*, 1993). El estudio comparativo del telencéfalo de los vertebrados provee información que sugiere la presencia tanto de un grado enorme de estabilidad (mucho mayor al que se suponía hasta no hace mucho), como de la especialización adaptativa. Es esta estabilidad morfológica y funcional del telencéfalo la que sirve de base a la estabilidad de los mecanismos de aprendizaje y provee un marco de referencia biológico para conceptualizar los llamados procesos generales del aprendizaje.

PROCESOS GENERALES Y FUNCION ADAPTATIVA

Una de las conclusiones más importantes del trabajo de Thorndike (1898) con varias especies fue su idea de que el aprendizaje se caracteriza por la existencia de *procesos generales*, es decir, comunes a una amplia gama de especies. Consistente con la idea darwiniana de la continuidad mental entre especies, Thorndike (1898) sostenía que las diferencias entre distintas especies eran sólo de grado, y no del tipo de proceso de aprendizaje. Tales diferencias cuantitativas en la capacidad de aprendizaje podrían atribuirse, por ejemplo, a variaciones en la cantidad de neuronas, sin requerir la postulación de nuevos mecanismos. La investigación posterior a Thorndike confirmó la idea de que los procesos de aprendizaje son generales, tanto en un sentido comparativo, como también en el sentido de que se aplican por igual a diferentes estímulos, respuestas y reforzadores. Como ejemplos de fenómenos generales pueden citarse la adquisición, extinción, discriminación y generalización, entre muchos otros. La capacidad de los vertebrados para formar asociaciones entre estímulos, la relación directa entre tasa de adquisición y magnitud de reforzamiento, el aprendizaje espacial y el ajuste a diferentes programas de reforzamiento son ejemplos notables de la estabilidad de los procesos generales (Bitterman y Woodard, 1976; Lejeune y Wearden, 1991; Macphail, 1982; Rodríguez *et al.*,

1994). Sin embargo, los últimos 30 años de investigación se caracterizan porque el énfasis en procesos generales fue desplazado por un énfasis en el valor adaptativo del aprendizaje.

Desde un punto de vista adaptativo se podría pensar que la radiación de los vertebrados es tan diversa que es improbable que los procesos de aprendizaje sean muy generales. La enorme diversidad de las presiones ecológicas que caracterizan nichos tan distintos como el aire, las profundidades del mar, la selva, la tundra polar, o los desiertos, entre otros, sugieren la existencia de una diversidad paralela en los procesos de aprendizaje. Esta es precisamente la postura conocida como *constreñimiento en el aprendizaje*, surgida a partir de los estudios de aversiones gustativas (García y Koelling, 1966) y de aprendizaje de evitación (Bolles, 1970), y cuya premisa central consiste en asumir que los procesos de aprendizaje deben estar calibrados a las presiones ecológicas típicas de cada especie (Hollis, 1997).

Aunque esta postura se ha presentado a menudo como la única consistente con un punto de vista evolucionista (Kamil y Clemens, 1990; Sherry y Schacter, 1987), existen numerosos ejemplos de estabilidad evolutiva, tanto en el registro fósil, como en aspectos morfológicos, funcionales y hasta en la casi universalidad del código genético. La postura de procesos generales del aprendizaje es compatible con la biología evolutiva y también con la realidad biológica de la adaptación, al menos a priori. La falacia de una postura exclusivamente adaptativa consiste en asumir que las adaptaciones aparecen sólo a nivel de especies. Uno de los mejores ejemplos de adaptación biológica es el de las variaciones en forma y tamaño en el pico de los pinzones de las Islas Galápagos. Mientras que estos rasgos varían notablemente entre especies en concordancia con el tipo de alimento a que cada especie está adaptada, otros aspectos permanecen estables. Por ejemplo, a nadie se le ocurriría pensar que como las plumas aparecen en todas las especies de pinzones (de hecho, en todas las especies de la Clase Aves), este es un rasgo que carece de valor adaptativo. Se podrían citar otros rasgos cuya distribución está incluso por arriba de la Clase, como la presencia de cuatro miembros, los ojos y un sistema nervioso dorsal con respecto al aparato digestivo. Estos caracteres son comunes para taxones tales como Tetrapoda (Superclase), Vertebrata (Subphylum) y Chordata (Phylum) y, como tal, comunes a animales adaptados a una enorme variedad de condiciones ecológicas.

Aunque es posible pensar que algunos procesos de aprendizaje puedan ser tan generales como otros caracteres biológicos, tal generalidad presupone la existencia de dimensiones comunes a los nichos ecológicos en los que han evolucionado los vertebrados. Por ejemplo, las plumas suaves pueden servir funciones de termorregulación y vuelo pero, ¿qué funciones igualmente generales cumplirían los mecanismos de aprendizaje? La situación de aprendizaje más

básica y elemental, como por ejemplo el condicionamiento pavloviano de dos estímulos apareados en forma secuencial, podría ser vista como un modelo elemental de causalidad (Dickinson, 1980). Si la secuencia se abstrae de los elementos particulares que puedan estar involucrados (eventos que podrían variar entre distintos nichos ecológicos), la relación entre antecedente y consecuente es prácticamente universal. Es posible que algunos procesos generales de aprendizaje estén diseñados por la selección natural para adquirir información sobre la estructura causal del ambiente.

La variación en los eventos particulares entre nichos a que nos referíamos más arriba, es la responsable de la diversidad de los vertebrados en cuanto a sistemas sensoriales y capacidades motrices. Existen, además, notables diferencias en el tipo de eventos que adquieren valor de incentivo. Los sistemas neurológicos que subyacen estas capacidades sensomotrices y motivacionales han estado sujetos a intensos cambios evolutivos, como lo demuestran las variaciones entre especies en el tamaño relativo y organización de estructuras tales como el cerebelo y el diencéfalo (Butler y Hodos, 1996). Por otro lado, si los mecanismos básicos de condicionamiento funcionan abstrayendo información relacional independientemente de los eventos que estén siendo relacionados, tal vez su evolución sea conservadora. Esto podría explicar la razón por la cual ciertos principios permanecen estables a pesar de variaciones notables en la situación de aprendizaje. Por ejemplo, aunque el intervalo óptimo entre estímulos varía desde una fracción de segundo a varios minutos en situaciones tales como el condicionamiento de membrana nictitante en el conejo y las aversiones gustativas en la rata, en todos los casos existe un intervalo óptimo (Rescorla, 1988). Es posible que una gran parte de la variación en fenómenos de aprendizaje sea producto de la sincronización de la selección natural operando sobre aspectos sensoriales, motrices, o motivacionales, que permiten el acople de estos mecanismos a módulos estándar de adquisición y almacenamiento de información.

DIVERGENCIAS Y ESPECIALIZACIONES

A pesar de las vastas diferencias en la organización cerebral y una extensa evolución divergente, existe poca evidencia de divergencia en el aprendizaje asociativo entre especies de vertebrados (Bitterman, 1975; Macphail, 1982). Un patrón consistente de resultados proviene del estudio de los denominados efectos paradójicos del reforzamiento, una familia de fenómenos de aprendizaje basados en el ajuste comportamental a cambios en las condiciones de reforzamiento (Amsel, 1992). Estos fenómenos están vinculados a respuestas emocionales de frustración que ocurren en situaciones donde se omite un reforzador apetitivo, o se reduce su magnitud, de una manera sorpresiva (Papini y Dudley, 1997). Los efectos paradójicos del reforzamiento mejor estudiados son los siguientes: (1) el

efecto del reforzamiento parcial sobre la extinción (ERPE): el reforzamiento parcial durante la adquisición produce una mayor resistencia a la extinción que la producida por reforzamiento continuo; (2) el efecto de la magnitud del reforzamiento sobre la extinción (EMRE): mayor resistencia a la extinción después de reforzamiento pequeño en la adquisición, que después de reforzamiento grande; (3) el ya mencionado efecto de contraste negativo sucesivo (ECNS): menor nivel de respuesta después de un cambio de una magnitud grande de reforzamiento a una pequeña, comparado con el nivel de un control para el que se mantiene una magnitud de reforzamiento pequeña a través de toda la adquisición.

Estos fenómenos fueron descritos inicialmente en experimentos de aprendizaje instrumental en ratas (*Rattus norvegicus*). La Figura 4 presenta una versión idealizada del ERPE, EMRE y ECNS. De las varias condiciones de entrenamiento que se han estudiado intensivamente, la distribución de los ensayos de práctica es la más relevante en el presente contexto. En ratas, estos fenómenos paradójicos ocurren aun cuando el entrenamiento se administra de a un ensayo por día (Crespi, 1942; Elliott, 1928; González y Bitterman, 1969; Hulse, 1958; Wagner, 1961; Weinstock, 1954). Tal separación entre ensayos impide que los posefectos de un ensayo (tales como restos de alimento en la boca del animal), incidan sensorialmente sobre el siguiente ensayo por medio de un acarreo continuo de la información. De esta manera, la conducta del animal en un ensayo determinado es verdaderamente anticipatoria y sólo puede explicarse por medio de la reactivación asociativa de información previamente adquirida, incluyendo información sobre la respuesta emocional a la omisión sorpresiva del reforzamiento. Algunos de estos efectos se obtienen en condiciones distintas a las descritas, incluyendo respuestas consumatorias de ingesta de soluciones dulces (Flaherty, 1996) o situaciones de condicionamiento pavloviano apetitivo (Pearce, Redhead y Aydin, 1997). También se han observado en otras especies de mamíferos. Por ejemplo, el ECNS fue obtenido en humanos recién nacidos (Kobre y Lipsitt, 1972), chimpancés juveniles (*Pan troglodytes*, Cowles y Nissen, 1937), monos (*Macaca* spp., Tinklepaugh, 1928) y marsupiales didélfidos (Papini *et al.*, 1988).

Experimentos análogos con peces, anfibios y reptiles han producido una serie de resultados cualitativamente diferentes. Mientras que los efectos de variaciones en el programa de reforzamiento o magnitud de reforzamiento sobre la adquisición son similares a los ilustrados en la Figura 4, en la extinción la relación entre grupos es la opuesta a lo que muestra la figura. Por ejemplo, la extinción es más rápida después de reforzamiento parcial que después de reforzamiento continuo, y más rápida luego de un entrenamiento con reforzamientos pequeños que después de un entrenamiento con magnitudes grandes. Además, no se observan cambios en la conducta cuando la magnitud o calidad de reforzamiento es disminuida. Esta descripción es válida para peces teleosteos (Boitano y Foskett, 1968; Couvillon y Bitterman, 1985; González *et*

al., 1965, 1967, 1972; Longo y Bitterman, 1960; Lowes y Bitterman, 1967; Schutz y Bitterman, 1969), sapos (*Bufo arenarum*, Muzio *et al.*, 1992, 1994; Papini *et al.*, 1995; Schmajuck *et al.*, 1981), tortugas (*Chrysemys picta* y *Geoclemys reevesii*, González y Bitterman, 1962; Ishida y Papini, 1993; Papini y Ishida, 1994; Pert y Bitterman, 1970; Pert y González, 1974) e iguanas (*Dipsosaurus dorsalis*, Graf, 1972).

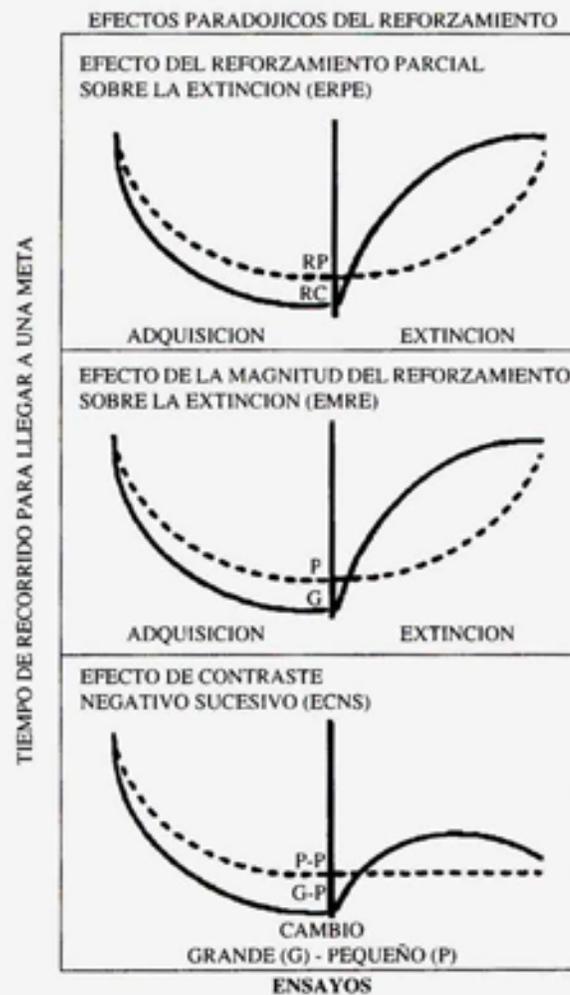


Figura 4. Representación idealizada de tres fenómenos paradójicos de reforzamiento enfatizados en este trabajo. *RP*: reforzamiento parcial. *RC*: reforzamiento continuo. *P*: reforzador pequeño. *G*: reforzador grande. En los experimentos considerados en este trabajo, la práctica consistió en la administración de un ensayo por día.

La Tabla 1 resume la totalidad de la evidencia disponible, proveniente de experimentos de práctica espaciada (un ensayo por día) en animales adultos. Tres aspectos de estos datos son destacables. En primer lugar, existe un alto grado de covariación de estos tres efectos de aprendizaje. Segundo, los efectos paradójicos se observan claramente en mamíferos, pero no en animales pertenecientes a linajes filogenéticamente más antiguos, incluyendo iguanas, tortugas, sapos y peces teleosteos. Tercero, los resultados obtenidos con aves son un poco enigmáticos ya que no se cumple la covariación de que hablábamos más arriba. Existe ahora clara evidencia del ERPE tanto en un corredor recto (Roberts *et al.*, 1963), como utilizando el picoteo como respuesta instrumental (Papini y Thomas, en prensa A). Sin embargo, no hay evidencia del EMRE ni del ECNS en la situación de picoteo instrumental (Papini, 1997; Papini y Thomas, en prensa B). La disociación de efectos paradójicos sólo se había observado antes en ratas infantiles. Por ejemplo, ratas de 15 días de edad presentan clara evidencia del ERPE, pero no del ECNS, que sólo aparece a los 24-25 días de edad. La aparición gradual de fenómenos paradójicos en ratas infantiles está vinculada con la maduración de la formación hipocámpica (Amsel, 1992). Aún no está claro cuál es la razón de la disociación de estos fenómenos en palomas adultas aunque, desde el punto de vista evolucionista, una posible interpretación es que el ERPE en palomas y ratas obedezca a la acción de diferentes mecanismos. Es posible que la similitud comportamental entre especies sea sólo superficial, basada en la evolución independiente y convergente de distintos mecanismos fisiológicos. La formación hipocámpica de aves y mamíferos es divergente en algunos aspectos que podrían ser cruciales. Por ejemplo, sólo los mamíferos presentan clara evidencia de organización trisináptica en neuronas del giro dentado y los campos de Amón. Si la formación hipocámpica juega un papel fundamental en la anticipación de estados emocionales como la frustración, entonces es posible que estas diferencias en la organización arquitectónica puedan contribuir a explicar las diferencias a nivel de fenómenos de aprendizaje

CONCLUSIONES

Una de las conclusiones más generales del estudio comparativo del aprendizaje es la idea de que al igual que otros caracteres biológicos, los mecanismos de aprendizaje tienen un aspecto estable y conservador, y uno variable y adaptativo. Esta distinción entre adaptación y constreñimiento filogenético también es palpable en el análisis comparativo del telencéfalo de los vertebrados, en cuyos componentes sin duda reside la base biológica del aprendizaje. En este trabajo hemos enfatizado aspectos conservadores porque en las últimas décadas la tendencia ha sido predominantemente adaptacionista. Aunque la adaptación es una realidad biológica incontestable, no es necesario asumir que las adaptaciones en mecanismos de aprendizaje se expresan a nivel de cada especie. La razón por la cual existe un alto grado de conservación podría estar vinculada a

limitaciones internas al cambio (e.g., es posible que existan pocas maneras de organizar redes neuronales capaces de adquirir información), o a que los mecanismos existentes responden a presiones ecológicas comunes a una amplia variedad de nichos. En el caso específico de los fenómenos paradójicos de reforzamiento, resultados recientes apoyan la hipótesis de una divergencia evolutiva y sugieren que estos mecanismos podrían ser exclusivos de los mamíferos. Sin embargo, como muestra claramente la Tabla 1, todavía resta mucho por hacer para comprender la historia evolutiva, la función biológica, y los mecanismos neurales del aprendizaje. La adopción de nuevos modelos biológicos, tales como especies de la fauna neotropical sudamericana poco estudiadas, seguramente marcará el rumbo de la investigación durante el segundo siglo de trabajo en una línea inaugurada por la tesis de doctorado de Thorndike (1898).

TABLA 1
Efectos paradójicos de reforzamiento en vertebrados adultos bajo condiciones de entrenamiento espaciado

ESPECIE	ERPE	EMRE	ECNS	REFERENCIA
<i>Macaca spp.</i>	?	?	Si	Tinklepaugh (1928)
<i>Rattus norvegicus</i>	Si	Si	Si	Crespi (1942); Elliot (1928); González y Bitterman (1969); Hulse (1958); Vogel <i>et al.</i> (1968); Wagner (1961); Weinstock (1954).
<i>Didelphis albiventris</i>	?	?	Si	Papini <i>et al.</i> (1988).
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	?	?	Si	Papini <i>et al.</i> (1988).
<i>Columba livia</i>	Si	No	No	Papini (1997), Papini y Thomas (en prensa A); Roberts <i>et al.</i> (1963).
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	No	?	?	Graf (1972).
<i>Chrysemys picta</i>	No	No	No	González y Bitterman (1962); Pert y Bitterman (1970); Pert y González (1974).
<i>Geoclemys reevesii</i>	No	No	No	Ishida y Papini (1993); Papini y Ishida (1994).
<i>Bufo arenarum</i>	No	No	No	Muzio <i>et al.</i> (1992, 1994); Papini <i>et al.</i> (1995); Schmajuk <i>et al.</i> (1981).
<i>Carassius auratus</i>	No	No	No	Boitano y Foskett (1968); Couvillon y Bitterman (1985); González <i>et al.</i> (1972); Lowes y Bitterman (1967); Schutz y Bitterman (1969).
<i>Tilapia macrocephala</i>	No	No	?	González <i>et al.</i> (1965, 1967); Longo y Bitterman (1960).

NOTA: Si: el efecto fue encontrado. No: el efecto no fue encontrado. ?: No existen datos disponibles.

REFERENCIAS

- Amsel, A. (1992). *Frustration theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Barbeau, A., Dallaire, L., Buu, N. T., Vielleux, F., Boyer, H., Donalson, J., Irvin, I., Langston, E. B. y Langston, J. W. (1989). MPTP effects in frogs. En Fahh *et al.* (Eds.), *Recent developments in Parkinson's disease* (pp. 155-163). New York: Raven.
- Bingman, V. P. (1992). The importance of comparative studies and ecological validity for understanding hippocampal structure and cognitive function. *Hippocampus*, 2, 213-220.
- Bitterman, M. E. (1975). The comparative analysis of learning. *Science*, 188, 699-709.
- Bitterman, M. E. y Woodard, W. T. (1976). Vertebrate learning: Common processes. En R. B. Masterton, M. E. Bitterman, C. B. G. Campbell y N. Hotton (Eds.), *The evolution of brain and behavior in vertebrates* (pp. 169-189). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Boitano, J. J. y Foskett, M. D. (1968). Effects of partial reinforcement on speed of approach responses in goldfish (*Carassius auratus*). *Psychological Reports*, 22, 741-744.
- Bolles, R. C. (1970). Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48.
- Braford, M. R. (1995). Comparative aspects of forebrain organization in the rayfined fishes: Touchstones or not? *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 259-274.
- Broglio, C. (1996). *Implicación de diferentes áreas telencefálicas en el aprendizaje y la memoria espacial en el carpín dorado (Carassius auratus)*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, España.
- Bruce, L. L. y Neary, T. J. (1995). The limbic system of tetrapods: A comparative analysis of cortical and amygdalar populations. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 224-234.
- Butler, A. B. (1994). The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: Cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews*, 19, 66-101.
- Butler, A. B. y Hodos, W. (1996). *Comparative vertebrate neuroanatomy. Evolution and adaptation*. New York: Wiley.
- Cohen, D. H., Duff, T. A. y Ebbesson, S. O. E. (1973). Electrophysiological identification of a visual area in shark telencephalon. *Science*, 182, 492-494.
- Couvillon, P. A. y Bitterman, M. E. (1985). Effect of experience with a preferred food on consummatory responding for a less preferred in goldfish. *Animal Learning and Behavior*, 13, 433-438.
- Cowles, J. T. y Nissen, H. W. (1937). Reward-expectancy in delayed responses of chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*, 24, 345-358.
- Crespi, L. P. (1942). Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *American Journal of Psychology*, 55, 467-517.
- de Bruin, J. P. C. (1980). Telencephalon and behavior in teleost fish. A neuroethological approach. En S. O. E. Ebbesson (Ed.), *Comparative neurology of the telencephalon* (pp. 175-201). New York: Plenum.
- DiLollo, V. y Beez, V. (1966). Negative contrast as a function of magnitude of reward decrement. *Psychonomic Science*, 5, 99-100.
- Dickinson, A. (1980). *Contemporary animal learning theory*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Ebbesson, S. O. E. (1980). *Comparative neurology of the telencephalon*. New York: Plenum.
- Eisthen, H. L. (1997). Evolution of vertebrate olfactory systems. *Brain, Behavior and Evolution*, 50, 222-233.
- Elliott, M. H. (1928). The effect of change of reward on the maze performance of rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 19-30.
- Fichig, E., Meyer, D. L. y Ebbesson, S. O. E. (1985). Eye movements evoked from telencephalic stimulations in the piranha (*Serrasalminus nattereri*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 81, 67-70.
- Flaherty, C. F. (1996). *Incentive relativity*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Font, E. y Gómez Gómez, A. (1991). Spatial memory and exploration in lizards: Role of the medial cortex. *Abstracts of the Animal Behavior Society*, Wilmington, NC.

- Forey, P. L. y Janvier, P. (1993). Agnathans and the origin of jawed vertebrates. *Nature*, 361, 129-134.
- García, J. y Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- González, R. C. y Bitterman, M. E. (1962). A further study of partial reinforcement in the turtle. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 14, 109-112.
- González, R. C. y Bitterman, M. E. (1969). Spaced-trials partial reinforcement effect as a function of contrast. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 67, 94-103.
- González, R. C., Behrend, E. R. y Bitterman, M. E. (1965). Partial reinforcement in the fish: Experiments with spaced trials and partial delay. *American Journal of Psychology*, 78, 198-207.
- González, R. C., Holmes, N. K. y Bitterman, M. E. (1967). Resistance to extinction in the goldfish as a function of frequency and amount of reward. *American Journal of Psychology*, 80, 269-275.
- González, R. C., Potts, A., Pitcoff, K. y Bitterman, M. E. (1972). Runway performance of goldfish as a function of complete and incomplete reduction in amount of reward. *Psychonomic Science*, 27, 305-307.
- Graf, C. L. (1972). Spaced-trial partial reward in the lizard. *Psychonomic Science*, 27, 153-154.
- Hollis, K. L. (1997). Contemporary research on Pavlovian conditioning. *American Psychologist*, 52, 956-965.
- Hulse, S. H. Jr. (1958). Amount and percentage of reinforcement and duration of goal confinement in conditioning and extinction. *Journal of Experimental Psychology*, 56, 48-57.
- Ishida, M. y Papini, M. R. (1993). Spaced training and instrumental performance in the turtle (*Geoclemys reevesii*). *Memoirs of Osaka Kyoiku University*, 41, 153-161.
- Kamil, A. C. y Clements, K. C. (1990). Learning, memory, and foraging behavior. En D. A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary issues in comparative psychology* (pp. 7-30). Sunderland, MA: Sinauer.
- Karten, H. J. (1991). Homology and evolutionary origins of the «neocortex». *Brain, Behavior and Evolution*, 38, 264-272.
- Killackey, H., Snyder, M. y Diamond, I. T. (1971). Function of the striate and temporal cortex in the tree shrew. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 74, 1-2.
- Kobre, K. R. y Lipsitt, L. P. (1972). A negative contrast effect in newborns. *Journal of Experimental Child Psychology*, 14, 81-91.
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Perry, V. H., Healy, S. D. y Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A.*, 86, 1388-1392.
- Kyle, A. L. y Peter, R. E. (1982). Effects of brain lesions on spawning behaviour in the male goldfish. *Physiology and Behavior*, 28, 1103-1109.
- Lejeune, H. y Wearden, J. H. (1991). The comparative psychology of fixed-interval responding: Some quantitative analysis. *Learning and Motivation*, 22, 84-111.
- Longo, N. y Bitterman, M. E. (1960). The effect of partial reinforcement with spaced practice on resistance to extinction in the fish. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 169-172.
- Loves, G. y Bitterman, M. E. (1967). Reward and learning in the goldfish. *Science*, 157, 455-457.
- Macphail, E. M. (1982). *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- Medina, L. y Reiner, A. (1995). Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: Implications for the evolution of basal ganglia. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 235-258.
- Montagnese, C. M., Krebs, J. R., Szekely, A. D. y Csillag, A. (1993). A subpopulation of large calbindin-like immunopositive neurons is present in the hippocampal formation in food storing but not in non-storing species of bird. *Brain Research*, 614, 291-300.
- Muzio, R. N., Segura, E. T. y Papini, M. R. (1992). Effect of schedule and magnitude of reinforcement on instrumental acquisition and extinction in the toad, (*Bufo arenarum*). *Learning and Motivation*, 23, 406-429.

- Muzio, R. N., Segura, E. T. y Papini, M. R. (1994). Learning under partial reinforcement in the toad (*Bufo arenarum*): Effects of lesions in the medial pallium. *Behavioral and Neural Biology*, 61, 36-46.
- Nadel, L. (1991). The hippocampus and space revisited. *Hippocampus*, 1, 221-229.
- Northcutt, R. G. (1981). Evolution of the telencephalon in nonmammals. *Annual Review of Neuroscience*, 4, 301-350.
- Northcutt, R. G. (1995). The forebrain of gnathostomes: In search of a morphotype. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 275-318.
- Northcutt, R. G. y Bradford, M. R. (1980). New observations on the organization and evolution of the telencephalon in actinopterygian fishes. En S. O. E. Ebbesson (Ed.), *Comparative neurology of the telencephalon* (pp. 41-98). New York: Plenum.
- Northcutt, R. G. y Kaas, J. H. (1995). The emergence and evolution of mammalian cortex. *Trends in Neurosciences*, 18, 373-379.
- Northcutt, R. G. y Kicliter, E. (1980). Organization of the amphibian telencephalon. En S. O. E. Ebbesson (Ed.), *Comparative neurology of the telencephalon* (pp. 203-295). New York: Plenum.
- Papini, M. R. (1997). Role of reinforcement in spaced-trial operant learning in pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, 111, 275-285.
- Papini, M. R. y Dudley, R. T. (1997). Consequences of surprising reward omissions. *Review of General Psychology*, 1, 175-197.
- Papini, M. R. y Ishida, M. (1994). Role of magnitude of reinforcement in spaced-trials instrumental learning in turtles (*Geoglemys reevesii*). *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 47B, 1-13.
- Papini, M. R., Mustaca, A. E. y Bitterman, M. E. (1988). Successive negative contrast in the consummatory responding of didelphid marsupials. *Animal Learning and Behavior*, 16, 53-57.
- Papini, M. R., Muzio, R. N. y Segura, E. T. (1995). Instrumental learning in toads (*Bufo arenarum*): Reinforcer magnitude and the medial pallium. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 61-71.
- Papini, M. R. y Thomas, B. (en prensa A). *Extinction of key-pecking performance after spaced-trial instrumental training in pigeons (Columba livia)*.
- Papini, M. R. y Thomas, B. (en prensa B). *Space-trial operant learning with purely instrumental contingencies in pigeons (Columba livia)*. *International Journal of Comparative Psychology*.
- Parent, A. (1986). *Comparative neurobiology of the basal ganglia*. New York: Wiley.
- Pearce, J., Redhead, E. S. y Aydin, A. (1997). Partial reinforcement in appetitive Pavlovian conditioning with rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 50B, 273-294.
- Pert, A. y Bitterman, M. E. (1970). Reward and learning in the turtle. *Learning and Motivation*, 1, 121-128.
- Pert, A. y González, R. C. (1974). Behavior of the turtle (*Chrysemys picta picta*) in simultaneous, successive, and behavioral contrast situations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 87, 526-538.
- Petrillo, M., Ritter, C. A. y Powers, A. S. (1994). A role for acetylcholine in spatial memory in turtles. *Physiology and Behavior*, 56, 135-141.
- Pollard, H. B., Dhariwal, K., Adeyemo, O. M., Markey, C. J., Caohuy, H., Levine, M., Markey, S. y Youdim, M. B. H. (1992). A parkinsonian syndrome induced in the goldfish by the neurotoxin MPTP. *Federation Proceedings of the American Society of Experimental Biology*, 6, 3108-3116.
- Powers, A. S. (1990). Brain mechanisms of learning in reptiles. En R. P. Kesner y D. S. Olton (Eds.), *Neurobiology of comparative cognition* (pp. 157-177). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Rescorla, R. A. (1988). Behavioral studies of Pavlovian conditioning. *Annual Review of Neuroscience*, 11, 329-352.
- Roberts, W. A., Bullock, D. H. y Bitterman, M. E. (1963). Resistance to extinction in the pigeon after partially reinforced instrumental training under discrete-trials conditions. *American Journal of Psychology*, 76, 353-365.
- Rodríguez, F., Duran, E., Vargas, J. P., Torres, B. y Salas, C. (1994). Performance of goldfish trained in allocentric and egocentric procedures suggests the presence of a cognitive mapping system in fishes. *Animal Learning and Behavior*, 22, 409-420.

- Sarter, M. y Bruno, J. P. (1997). Cognitive functions of cortical acetylcholine: Toward a unifying hypothesis. *Brain Research Reviews*, 23, 28-46.
- Schmajuk, N. A., Segura, E. T. y Ruidíaz, A. C. (1981). Reward downshift in the toad. *Behavioral and Neural Biology*, 33, 519-523.
- Schutz, S. L. y Bitterman, M. E. (1969). Spaced trials partial reinforcement and resistance to extinction in the goldfish. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 68, 126-128.
- Sherry, D. F., Jacobs, L. F. y Gaulin, S. J. C. (1992). Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neuroscience*, 15, 298-303.
- Sherry, D. F. y Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, 94, 439-454.
- Shimizu, T. y Hodos, W. (1989). Reversal learning in pigeons: Effects of selective lesions of the wulst. *Behavioral Neuroscience*, 103, 262-272.
- Smeets, W. J. (1992). Comparative aspects of basal forebrain organization in vertebrates. *European Journal of Morphology*, 30, 23-36.
- Striedter, G. F. (1997). The telencephalon of vertebrates in evolution. *Brain, Behavior and Evolution*, 49, 179-213.
- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence. An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Review*, 2, 1-109.
- Tinklepaugh, O. (1928). An experimental study of representative factors in monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 8, 197-236.
- Vogel, J. R., Mikulka, P. J. y Spear, N. E. (1968). Effects of shifts in sucrose and saccharine concentrations on licking in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 66, 661-666.
- Wagner, A. R. (1961). Effects of amount and percentage of reinforcement and number of acquisition trials on conditioning and extinction. *Journal of Experimental Psychology*, 62, 234-242.
- Weinstock, S. (1954). Resistance to extinction of a running response following partial reinforcement under widely spaced trials. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 318-322.