Ensombrecimiento entre puntos de referencia en una tarea de navegación

Joan Sansa* y José Prados Universitat de Barcelona

O'Keefe y Nadel (1978) consideran que un mapa cognitivo es una representación del entorno en la que se incluye toda la información disponible respecto a los puntos de referencia y sus relaciones espaciales. Una vez formado el mapa cognitivo, los animales pueden utilizar cualquier subconjunto de puntos de referencia para localizar una meta. El experimento que se presenta pretende analizar si efectivamente un mapa cognitivo incluye toda la información del medio o sólo la información que es más relevante para localizar una meta invisible. Para este objetivo se entrenó a dos grupos de ratas a localizar una plataforma invisible ubicada en una piscina de Morris. Uno de los grupos disponía de cuatro puntos de referencia (A, B, C, D) mientras que el segundo grupo aprendió la tarea en presencia de dos puntos de referencia (C, D). Después del entrenamiento, ambos grupos se sometieron a una prueba en la que se les permitía nadar en la piscina con sólo dos puntos de referencia (C, D) y sin la plataforma. Los resultados mostraron que el grupo que siempre había tenido dos claves presentes permaneció más tiempo en el área de la plataforma que los animales que habían sido entrenados con cuatro puntos de referencia y se pusieron a prueba dos. Estos resultados se interpretan como un indicio de ensombrecimiento espacial entre claves ubicadas alrededor de la piscina, y se discuten a la luz de las teorías asociativas del aprendizaje.

La capacidad de muchos organismos para desenvolverse en su entorno, ya sea localizando zonas donde abastecerse de comida y agua, para protegerse de los depredadores, o para seleccionar rutas alternativas para desplazarse de un lugar a otro cuando los itinerarios habituales se encuentran obstaculizados, ha atraído el interés de muchos investigadores hacia el estudio del aprendizaje espacial. Este interés se ha acentuado durante los últimos 25 años a raíz de la publicación del libro de O'Keefe y Nadel (1978) *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Un ejemplo de aprendizaje espacial en el laboratorio es el que se produce en la piscina circular de Morris (1981). En esta tarea las ratas

^{*} Correspondencia: Joan Sansa. Departament de Psicologia Bàsica, Universitat de Barcelona, Pg. de la Vall d'Hebron, 171, 08035, Barcelona, SPAIN. E-mail: jsansa@psi.ub.es. La presente investigación se llevó a cabo en el marco de un proyecto subvencionado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (BSO2001-3503).

aprenden a nadar directamente hacia una plataforma invisible a condición de que mantenga una posición fija respecto a unos puntos de referencia que rodean la piscina. La capacidad para encontrar la meta invisible se atribuye generalmente a la construcción y uso de un mapa cognitivo.

Conviene señalar que el término mapa cognitivo se ha empleado con distintas acepciones en los últimos años (Mackintosh, 2002). Así, por ejemplo, Gallistel (1993, 1994) considera que un mapa cognitivo es la forma en que se representa el espacio en el cerebro de los animales sin restricciones sobre cómo éstos pueden aprender acerca del espacio. Para O'Keefe y Nadel (1978) el término mapa cognitivo conlleva unas implicaciones teóricas extremadamente elaboradas, cuya principal característica es el supuesto de que los procesos responsables del aprendizaje espacial no son asociativos. Finalmente, otros investigadores dentro del aprendizaje asociativo utilizan el término mapa cognitivo en un sentido neutro para referirse a la capacidad de los animales para localizar una meta mediante puntos de referencia espaciales (Pearce, Roberts & Good, 1998; Prados & Redhead, 2002). No es de extrañar que la controversia principal surgiera entre estas dos últimas posiciones, centrada en la naturaleza asociativa o no del aprendizaje espacial.

O'Keefe y Nadel (1978) definieron el mapa cognitivo como una representación compleja del entorno en la que se codifican puntos de referencia y sus relaciones espaciales. A partir de esta representación, un organismo puede localizar su propia ubicación en el espacio, dónde se encuentra la meta a la cual quiere desplazarse, y escoger la ruta más adecuada de entre todas las disponibles para llegar a la meta. Para O'Keefe y Nadel (1978) un mapa cognitivo contiene información sobre lo que denominan espacio cartográfico, una representación absoluta del espacio, independiente del organismo, que constituye el marco de referencia en el que se sitúan las claves espaciales. Un aspecto importante en esta concepción es que los puntos de referencia están localizados en el espacio cartográfico pero no lo definen, de manera que si añadimos o eliminamos un punto de referencia, el espacio sigue siendo el mismo. Por tanto, según O'Keefe y Nadel (1978) una propiedad importante del mapa es que contiene información redundante, por lo que ningún punto de referencia por sí mismo es necesario para mantener la relación entre el resto de puntos de referencia del conjunto. Esto es, los lugares no se especifican por el conjunto total de puntos de referencia, sino que cualquier subconjunto puede ser suficiente para especificar un determinado lugar.

Por otra parte, los partidarios de que el aprendizaje espacial puede explicarse a partir del aprendizaje asociativo defienden que la formación de las representaciones del espacio sigue las mismas leyes asociativas del condicionamiento, de manera que un mapa cognitivo depende del establecimiento de asociaciones entre las diferentes claves espaciales tal como se ven desde la meta y desde distintos puntos del entorno, y que estas asociaciones se refuerzan con la experiencia (e.g. Whishaw, 1991). Esto es, la construcción y uso de mapas cognitivos se basa esencialmente en procesos asociativos similares a los procesos responsables del condicionamiento clásico e instrumental.

Morris (1981) propuso como estrategia para resolver esta controversia, el estudio de fenómenos típicos del aprendizaje asociativo en una situación de aprendizaje espacial. El argumento es sencillo: si se encuentran fenómenos como la inhibición latente, el ensombrecimiento y el bloqueo en una tarea de navegación, entonces es posible concluir que los mecanismos subyacentes a este aprendizaje espacial son los mismos que subyacen al condicionamiento simple. Esta conclusión es posible porque la teoría propuesta por O'Keefe y Nadel (1978) y la postura asociacionista hacen predicciones muy distintas ante determinadas manipulaciones experimentales.

Así, por ejemplo, la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) predice que la exposición no reforzada al entorno debería permitir a los animales construir una representación del mismo. La posesión del mapa cognitivo facilitaría el posterior aprendizaje de la ubicación de una meta, respecto a otros animales no preexpuestos. En otras palabras, la postura no asociativa predice un aprendizaje latente (Blodgett, 1929; Tolman y Honzik, 1930). Sin embargo, la preexposición al entorno en una tarea de navegación espacial puede producir tanto una facilitación como un retraso en el aprendizaje espacial (e.g. Prados, 1999; 2000; Prados, Chamizo y Mackintosh, 1999; Rodrigo, Chamizo, McLaren y Mackintosh, 1994; Sansa, Chamizo y Mackintosh, 1996; Trobalon, Sansa, Chamizo y Mackintosh, 1991; ver Prados y Redhead (2002), para una revisión reciente y amplia de los efectos de preexosición en el aprendizaje espacial). El hallazgo de la inhibición latente en el aprendizaje de una tarea espacial tras la preexposición es un resultado que la teoría de O'Keefe y Nadel no puede explicar. Sin embargo, no supone un desafío a la postura asociativa (e.g., McLaren y Mackintosh, 2000).

Otro supuesto de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) es que una vez formada una representación del entorno, si se introduce un punto de referencia nuevo, éste se integra automáticamente al mapa cognitivo, de manera que los organismos podrán disponer de él para la localización de la meta. Sin embargo, en el condicionamiento Pavloviano se ha observado que la adición de un elemento nuevo redundante, produce un menor aprendizaje acerca de la relación de éste elemento añadido con el reforzador. Concretamente, en el fenómeno del bloqueo se añade un EC nuevo, B, a un EC preentrenado, A, formando un estímulo compuesto, AB, que señala al mismo reforzador predicho por A. Si posteriormente se presenta a los animales el elemento B por sí solo, éstos muestran un menor aprendizaje que los animales del grupo de control que no habían recibido el preentrenamiento con el elemento A. En un experimento de bloqueo, Rodrigo, Chamizo, McLaren y Mackintosh (1997) encontraron que si entrenaban a un grupo de ratas a encontrar una plataforma invisible en una piscina con un conjunto de puntos de referencia y, posteriormente, añadían un punto de referencia nuevo, este elemento no se asociaba con la ubicación de la plataforma (ver también Biegler y Morris, 1999). De nuevo, los datos parecen contradecir la teoría de O'Keefe y Nadel (1978).

Un tercer punto a tener en cuenta de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) hace referencia al supuesto de que un mapa cognitivo incorpora gran cantidad de información redundante. Esta propiedad implica que cualquier

subconjunto de puntos de referencia puede ser suficiente para especificar un determinado lugar y, por lo tanto, relevante para localizar la meta. Esta característica le proporciona a la representación espacial una gran flexibilidad ya que, en el caso que desapareciera parte de los puntos de referencia, los animales seguirían localizando la meta con el resto de información disponible. Sin embargo, las teorías asociativas consideran que si en un ensayo de condicionamiento existe información redundante que señala al reforzador, el EC más saliente será el que adquirirá mayor fuerza asociativa en detrimento del EC menos saliente (e.g., Rescorla y Wagner, 1972; Mackintosh, 1975). Este fenómeno se conoce como ensombrecimiento (Pavlov, 1927). Prados y Trobalon (1998; ver también Rodrigo y cols., 1997) analizaron esta característica del mapa cognitivo. Con este fin, entrenaron a un grupo de ratas en la tarea de localizar una plataforma invisible en presencia de cuatro puntos de referencia. Durante la prueba posterior se presentaron, o bien los cuatro puntos de referencia, o bien subconjuntos de dos puntos de referencia. Tal y como predicen O'Keefe y Nadel (1978) la actuación de los animales fue buena tanto cuando se disponía de toda la información como cuando se eliminó el 50% de la misma.

Recientemente, Mackintosh (2002) ha cuestionado la posibilidad de encontrar ensombrecimiento cuando los diferentes puntos de referencia se distribuyen alrededor de la piscina debido a que cada uno de ellos puede estar aportando información independiente acerca de la dirección en que se localiza la plataforma. Resultados como los aportados por Prados y Trobalon (1998), parecen apoyar esta presunción. Sin embargo, Mackintosh (2002) advierte también que cabe la posibilidad de que en determinadas circunstancias, por ejemplo, si los puntos de referencia difieren mucho respecto a su validez relativa o en su proximidad a la meta, podría obtenerse ensombrecimiento. En este sentido, Spetch (1995) encontró que una clave más próxima a la meta ensombrecía a otra clave más alejada, pero no a la inversa. La tarea que tenían que resolver los participantes, humanos y palomas, en estos experimentos consistía en localizar una meta oculta ubicada en una posición de la pantalla de un ordenador que simulaba un campo abierto. Para ello podían utilizar una serie de puntos de referencia que se encontraban a diferentes distancias de la meta. En la misma línea argumental de Spetch, Gould-Beierle y Kamil (1999) han sugerido que los distintos puntos de referencia del entorno pueden diferir en su saliencia, siendo los más próximos a la localización de la meta los más salientes ya que permitirían a los animales una actuación más precisa, mientras que los puntos de referencia más distantes serían menos salientes debido a que aportan información redundante y poco precisa provocando un mayor grado de error cuando se utilizan por sí solos.

Si aceptamos que es posible que los puntos de referencia próximos a la meta son más salientes que los más alejados, entonces los resultados de Prados y Trobalon se podrían explicar desde un punto de vista asociativo y en consecuencia no se puede afirmar que sean concluyentes a favor de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978). Así, los animales en los experimentos de Prados y Trobalon (1998) podrían haber aprendido a localizar la meta utilizando sólo los dos puntos de referencia más próximos a la misma. En la fase de prueba

con dos claves se utilizaron seis subconjuntos distintos, con la peculiaridad de que 5 de ellos incluían al menos un punto de referencia cercano a la plataforma. Esta circunstancia podría explicar la buena ejecución de las ratas durante la prueba. Cabe señalar, que los experimentos de Prados y Trobalon se realizaron con sólo 7 sujetos, y cada uno de ellos pasó por configuraciones distintas durante la fase de prueba, con lo que es prácticamente imposible poder comparar la actuación de los animales basándose en las configuraciones empleadas.

El objetivo del presente experimento es analizar si los animales utilizan toda la información disponible en el entorno para localizar una meta, como se desprende de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978) o si, por el contrario, utilizan sólo la información que proporcionan los puntos de referencia más salientes. Para ello se entrenó a un grupo de ratas a localizar una plataforma invisible en la piscina de Morris con cuatro puntos de referencia, dos cercanos a la meta y dos alejados. Posteriormente, se realizó una prueba en que sólo estaban presentes los puntos de referencia más alejados. Se utilizó como control un grupo que recibió el entrenamiento disponiendo de los dos puntos de referencia más alejados de la plataforma. A continuación recibieron los ensayos de prueba con los mismos puntos de referencia. De esta forma, ambos grupos disponían de la misma información durante la prueba. De acuerdo con O'Keefe y Nadel (1978), si en el mapa cognitivo se integran todos los puntos de referencia, la supresión de los dos más cercanos en el grupo experimental no debería alterar su actuación respecto a los animales de control. Sin embargo, según las teorías asociativas, si los animales sólo utilizan los puntos de referencia más salientes, entonces sería de esperar que los animales del grupo entrenado con cuatro claves realizaran la tarea durante la prueba peor que el grupo entrenado con dos claves.

MÉTODO

Sujetos. Los sujetos fueron 12 ratas de la cepa Long Evans de 6 meses de edad, 8 machos y 4 hembras. Los animales se criaron en el estabulario de la Facultad de Psicología de la Universitat de Barcelona. Vivían enjaulados de dos en dos con acceso libre a comida y bebida. Se mantuvieron constantes las condiciones de temperatura (22°C) y el ciclo de luz-oscuridad de 12/12 h., con luz desde las 0900 hasta las 2100 horas. Todos los animales habían pasado anteriormente por un experimento con cajas de condicionamiento y un experimento de aversión al sabor. Los animales se dividieron al azar en dos grupos de seis sujetos (cuatro machos y dos hembras).

Aparato. Empleamos una piscina circular de 158 cm de diámetro y 65 centímetros de profundidad. La piscina se llenaba de agua hasta 49 cm. El agua se volvía opaca añadiendo 750 ml de látex poliestireno, una substancia no tóxica y que no se deteriora con el tiempo. El agua de la piscina se mantuvo a una temperatura constante de 21 ± 1 °C. La piscina estaba ubicada en el centro de una habitación próxima a la sala donde vivían los animales, y se apoyaba en

una plataforma de madera a 43 cm del suelo. En cada uno de los cuadrantes de la piscina podía situarse una plataforma circular de 11 cm de diámetro fabricada con Perplex transparente que se asentaba en una base a unos 38 cm del borde de la piscina y 1 cm por debajo del nivel del agua. La piscina estaba rodeada de unas cortinas opacas de color negro que colgaban del techo formando un recinto circular de 240 cm de diámetro. El techo del cubículo formado por las cortinas y la piscina era de madera de color negro. En el centro del techo se ubicaba una cámara de vídeo con una lente gran angular que enviaba la imagen de la piscina a un equipo de registro situado en una habitación adyacente. El recinto de la piscina estaba iluminado por seis bombillas de bajo consumo de 15W cada una disimuladas alrededor de la cámara de vídeo.

Para la realización del experimento se utilizaron cuatro claves que consistían en: A, una luz de 40W insertada en un cono de plástico blanco translúcido de 13 cm de diámetro en la base y 11 cm de altura; B, un pelota de playa de 30 cm de diámetro formada por 3 segmentos verticales de color azul, amarillo y naranja que se alternaban con tres segmentos más de color blanco; C, una luz intermitente de color naranja de 1 W que se encendía y apagaba con una frecuencia de 60-80 veces por minuto; D, una planta de plástico de color verde, aproximadamente de 35 cm de diámetro y 30 cm de alto. Las claves se podían colgar del techo a 35 cm de la superficie del agua centradas en el borde de la piscina y equidistantes entre sí. La plataforma invisible (Pt) se ubicaba siempre en el centro del cuadrante limitado por las claves A y B.

Procedimiento. El experimento se llevó a cabo en dos fases: entrenamiento de escape y prueba.

La fase de entrenamiento de escape se llevó a cabo durante seis días a razón de seis ensayos por día, con un intervalo entre ensayos de, aproximadamente, 10-15 min. Un ensayo de escape consistía en introducir al sujeto en la piscina con la plataforma y las claves presentes. El animal disponía de 60 seg para encontrar la plataforma donde permanecía durante 30 seg. Si un animal no hallaba la plataforma en los 60 seg. de que disponía, el experimentador lo colocaba en la plataforma durante 30 seg. Las claves y la plataforma se rotaban aleatoriamente de ensayo a ensayo, manteniendo siempre la misma relación entre ellas, con el fin de evitar que otras claves que no se podían eliminar ni manipular se convirtieran en relevantes para localizar la plataforma (ruidos del laboratorio, y posibles muescas y ralladuras en las paredes de la piscina). Los animales se introducían en la piscina por cuatro puntos distintos que coincidían con la ubicación de las claves, de esta manera se intentaba igualar el máximo posible la distancia del punto de salida a la plataforma y su localización a la derecha o izquierda de la plataforma. Asimismo se contrabalanceó el recorrido que realizaba el experimentador desde la jaula de transporte hasta el punto por donde se introducía al animal en el recinto de la piscina. Durante esta fase se registró el tiempo que empleaba cada animal en encontrar y subirse a la plataforma. Los doce sujetos se asignaron a dos grupos (n=6). Para el grupo 4-claves, estaban presentes las

cuatro claves, A, B, C y D, en el recinto de la piscina. Para el grupo 2-claves, sólo se encontraban presentes las dos claves más alejadas, C y D, de la plataforma (ver Figura 1).

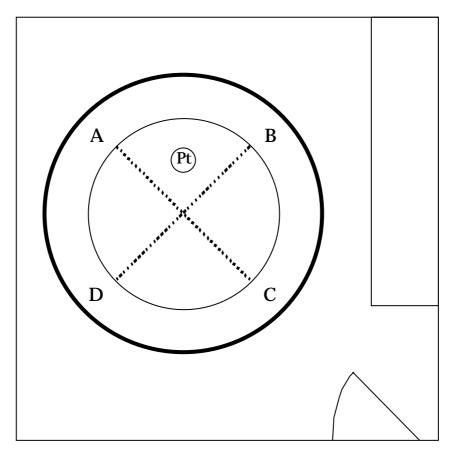


Figura 1. Esquema de la piscina utilizada en el experimento. El círculo con trazo fino representa el perímetro de la piscina. El círculo de trazo grueso representa las cortinas que rodeaban a la piscina y los puntos de referencia. Pt = Plataforma. Las letras A, B, C y D, simbolizan los puntos de referencia utilizados y su distribución alrededor de la piscina. Para detalles ver el texto.

En el último día de entrenamiento, después de los seis ensayos de escape, los dos grupos recibieron cuatro ensayos de prueba en los que se retiró la plataforma de la piscina. Cada ensayo de prueba consistió, para ambos grupos, en permitir a los animales nadar libremente por la piscina en presencia de sólo dos claves presentes, C y D, durante 60 seg. Mediante un programa de ordenador diseñado a tales efectos, se registraba, con una frecuencia de 5 veces por segundo, la ubicación de la rata en la piscina. A efectos de analizar el comportamiento de los animales se definieron cuatro

cuadrantes en la superficie de la piscina y se calculó el tiempo total transcurrido en cada uno de los cuadrantes. En la Figura 1 se puede observar un esquema de la piscina con los cuadrantes utilizados para analizar la actuación de las ratas durante la prueba. El cuadrante de la plataforma fue el ubicado entre los puntos A y B.

Para el presente experimento se adoptó un nivel de significación estadística p<0.05.

RESULTADOS

La figura 2 muestra la latencia de escape durante las sesiones de entrenamiento. El tiempo empleado por los animales del grupo 4—claves para encontrar la plataforma descendió rápidamente hasta estabilizarse en torno a los 18 seg. El grupo 2—claves aprendió más lentamente, y en las sesiones 5 y 6 de entrenamiento aún empleó en torno a 25 seg. para encontrar la plataforma. Un análisis de varianza de medidas repetidas, con los factores grupo y días, mostró diferencias estadísticamente significativas en ambos factores, F(1,10) = 9.36 y F(5,50) = 8.48, respectivamente. La interacción grupos por días no fue significativa.

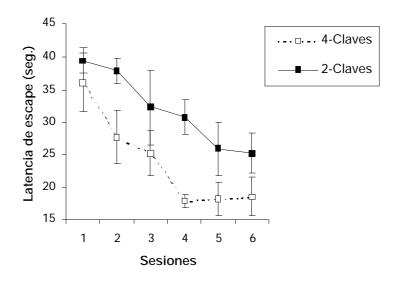


Figura 2. Latencia media de escape (y el error estándar) de los dos grupos durante la fase de adquisición.

La Figura 3 muestra el tiempo de permanencia en el cuadrante de la plataforma durante la prueba en bloques de dos ensayos. Se puede observar en el primer bloque que los animales del grupo 2-claves permanecieron más tiempo en el área de la plataforma que los animales del grupo 4-claves,

mientras que en el segundo bloque el tiempo se igualó. Un análisis de la varianza de medidas repetidas con los factores principales grupo y bloques mostró una interacción estadísticamente significativa, F(1,10) = 6.53 (p = 0.029). Ningún factor principal fue estadísticamente significativo (Fs < 2). Con el fin de examinar la interacción, se analizaron los efectos simples, obteniendo que los grupos diferían en el primer bloque, F(1,10) = 7.14 (p = 0.023), pero no en el bloque 2 (F < 1). Además, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre bloques en el grupo 2-claves, F(1,10) = 5.31 (p = 0.044), pero no en el grupo 4-claves (F < 2).

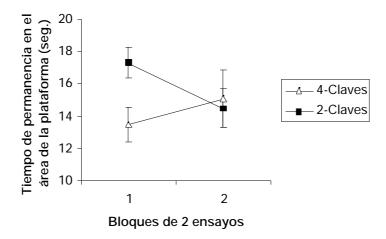


Figura 3. Tiempo medio (y el error estándar) de permanencia en el área de la plataforma para los dos grupos durante la prueba.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos durante la fase de entrenamiento reflejan que los animales de ambos grupos aprendieron a localizar la plataforma. Sin embargo, el grupo 4–claves empleaba menos tiempo en llegar hasta ella que los animales del grupo 2–claves. Esta diferencia en la latencia de escape puede deberse a dos factores: 1) la existencia de claves cercanas a la plataforma en el grupo 4–claves lo que permitiría mayor precisión; y/o 2) la mayor cantidad de información disponible en el grupo 4–claves.

No obstante, el resultado de mayor interés lo proporciona la fase de prueba en que los animales entrenados con cuatro claves no mostraron una preferencia por el área donde debería encontrarse la plataforma cuando se eliminaron los puntos de referencia más próximos. Por el contrario, los animales que sólo dispusieron durante el entrenamiento de los puntos de referencia más alejados, sí mostraron una preferencia significativa por el área de la plataforma. Estos resultados sugieren que los animales no utilizan toda

la información disponible en el entorno para localizar un lugar en el espacio como se desprende de la teoría de O'Keefe y Nadel (1978), sino que seleccionan la información más saliente –en este experimento, los puntos de referencia más próximos a la meta. Este resultado es coherente con la explicación del ensombrecimiento que ofrecen distintas teorías del aprendizaje asociativo, basándose en un déficit de aprendizaje, bien por la competencia entre los elementos que forman un estímulo compuesto para ganar fuerza asociativa (Rescorla y Wagner, 1972), bien por procesos de atención selectiva (Mackintosh, 1975).

Rescorla y Wagner (1972) proponen que los estímulos que forman un EC compuesto durante el condicionamiento se reparten la fuerza asociativa limitada que puede aportar el EI, de manera que el elemento más saliente del compuesto gana la mayor parte de dicha fuerza asociativa, mientras que el menos saliente ganaría muy poca. Sin embargo, si se presenta un estímulo simple, éste adquiere toda la fuerza asociativa disponible. Desde esta perspectiva, los animales del grupo 4–claves habrían asociado en menor medida los puntos de referencia alejados de la plataforma con su ubicación, con lo que tendrían dificultad para localizarla durante la prueba. Sin embargo, los animales del grupo 2–claves habrían asociado las claves con la plataforma y de ahí su buena actuación durante la prueba.

Las teorías sobre la atención selectiva (e.g. Mackintosh, 1975) defienden que los animales atienden a aquellos estímulos que son más relevantes en detrimento de los estímulos que aportan poca información o información redundante. En este sentido, los animales del grupo 4–claves atenderían a los puntos de referencia más próximos y dejarían de atender a los puntos de referencia alejados por ser menos salientes y aportar información redundante. Sin embargo, los animales del grupo 2–claves atenderían a los puntos de referencia más alejados por ser los únicos presentes en la situación experimental y, en consecuencia, relevantes para solucionar el problema. Durante la prueba, los animales del grupo 4–claves no serían capaces de localizar la meta ya que no han podido aprender la relación que mantenía la plataforma con los puntos de referencia distantes, mientras que los animales del grupo 2–claves sí habrían aprendido esta relación.

Sin embargo, los resultados que se han obtenido en este experimento podrían explicarse por un decremento en la generalización más que por un déficit en el aprendizaje (Pearce, 1987; 1994). Pearce parte del supuesto de que los animales perciben los estímulos compuestos como un único estímulo configuracional. Así, un compuesto estimular se percibiría como un único estímulo. Cuando posteriormente se pone a prueba un elemento del compuesto, los animales perciben otro estímulo distinto aunque comparte algunos elementos en común con el estímulo original y, en consecuencia, mantienen una cierta similitud. El grado de similitud determina la fuerza de la respuesta durante la prueba. El grupo 2–claves, al realizar la prueba en presencia de los mismos puntos de referencia empleados durante el entrenamiento, no muestra un decremento en la generalización y por esto su actuación está por encima del nivel de azar. Por el contrario, al eliminar dos puntos de referencia en la fase de prueba en el grupo 4–claves, los animales

podrían percibir estos cambios como un contexto distinto al de entrenamiento y en consecuencia, su actuación se vería deteriorada.

Como vemos, los resultados de este experimento pueden interpretarse como una demostración de ensombrecimiento en el ámbito del aprendizaje espacial. Nuestro trabajo se suma a otras investigaciones que han proporcionado evidencia de ensombrecimiento espacial utilizando estrategias y procedimientos distintos al nuestro. March, Chamizo y Mackintosh (1992), por ejemplo, encontraron ensombrecimiento recíproco entre claves intrínsecas a los brazos de un laberinto (color de las barandillas, color y textura del suelo) y claves que consistían en objetos emplazados en la habitación experimental a cierta distancia de los brazos meta. Más recientemente, se han obtenido demostraciones similares de este fenómeno en la piscina de Morris (Redhead, Roberts, Good y Pearce, 1997), y en un campo abierto (Gould-Beierle y Kamil, 1999).

Una segunda fuente de evidencia de ensombrecimiento espacial lo proporciona la investigación de Sánchez-Moreno, Rodrigo, Chamizo y Mackintosh (1999). En sus experimentos presentaron, durante la fase de adquisición, una tarea de navegación en la piscina de Morris, en la que los animales aprendían a ubicar la plataforma invisible en relación con un conjunto de cuatro puntos de referencia. Para el grupo experimental, uno de estos puntos de referencia era un compuesto formado por dos estímulos diferenciados (una clave visual y una clave auditiva), mientras que para el grupo de control este mismo punto de referencia era simple (sólo el componente visual o el auditivo). Durante la prueba se utilizaron subconjuntos de tres puntos de referencia. En los ensayos cruciales, el grupo experimental realizó la prueba en presencia de sólo uno de los dos estímulos que formaban el compuesto audiovisual. En estas circunstancias los animales del grupo experimental mostraron una actuación en la prueba inferior a la de los del grupo de control.

Para terminar, los datos obtenidos en este experimento sugieren que los animales no siempre utilizan todos los puntos de referencia disponibles en su entorno para el aprendizaje de la localización de una meta invisible. Estos resultados cuestionan la hipótesis de O'Keefe y Nadel (1978) según la cual una representación del espacio incluye a todos los objetos presentes, siendo cualquier subconjunto de claves suficiente para la ubicación de una meta invisible. Por el contrario, sugieren que el aprendizaje espacial es de naturaleza asociativa. Además los resultados que aquí presentamos replican el fenómeno de ensombrecimiento en la piscina de Morris (Sánchez-Moreno y cols., 1999) y extienden las condiciones bajo las cuales puede observarse: entre puntos de referencia que se ubican alrededor de la piscina.

ABSTRACT

Overshadowing between landmarks in a navigation task. According to O'Keefe and Nadel (1978) a cognitive map encodes information about the landmarks –and their relations– available at a given environment. Once the cognitive map has been established, the animals can use any subset of landmarks to locate a goal. The experiment reported was designed to test this hypothesis. Two groups of rats were trained to locate an invisible platform in a Morris' pool. One group learned to locate the platform where location was defined by four landmarks (A, B, C, D). The other group was trained with only two landmarks (C, D). After training, both groups were tested with two cues (C, D). The results showed that rats trained with two landmarks performed better during tests trials than rats that were given training with four cues. These results can be taken as an instance of overshadowing in the spatial domain, and seem to agree with an associative theory of spatial learning.

REFERENCIAS

- Biegler, R. y Morris, R.G.M. (1999). Blocking in the spatial domain with arrays of discrete landmarks. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 25, 334-351.
- Blodgett, H.C. (1929). The effect of the introduction of reward upon the performance of rats. *University of California Publications of Psychology, 4*, 113-134.
- Gallistel, C.R. (1993). The oranization of learning. Cambridge, MA. MIT Press.
- Gallistel, C.R. (1994). Space and time. En *Animal learning and cognition* (ed. N.J. Mackintosh), pp. 221-253. London, Academic Press.
- Gould-Beierle, K.L. y Kamil, A.C. (1999). The effect of proximity on landmark use in Clark's nutcrackers. *Animal Behaviour*, *58*, 477-488.
- Mackintosh, N.J. (1975). A theory of attention: Variations in the associability of stimuli with reinforcement. *Psychological Review*, 82, 276-298.
- Mackintosh, N.J. (2002). Do not ask whether they have a cognitive map, but how they find their way about. *Psicológica*, 23, 165-185.
- March, J., Chamizo, V.D y Mackintosh, N.J. (1992). Reciprocal overshadowing between intra-maze and extra-maze cues. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 45B, 49-63.
- McLaren, I.P.L. y Mackintosh, N.J. (2000). Associative learning and elemental representations. I: A theory and its application to latent inhibition and perceptual learning. *Animal Learning and Behavior*, 26, 211-246.
- Morris, R.G.M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, *12*, 239-260.
- O'Keefe, J. y Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map.* Oxford: Oxford University Press.
- Pavlov, I.P. (1927). Conditioned Reflexes. London: Oxford University Press.
- Pearce, J.M. (1987). A model for stimulus generalization in Pavlovian conditioning. *Psychological Review*, 94, 61-73.
- Pearce, J.M. (1994). Similarity and discrimination: A selective review and a connectionist model. *Psychological Review*, 101, 587-607.
- Pearce, J.M., Roberts, A.D.L. y Good, M. (1998) Hippocampal lesions disrupt a cognitive map but not vector encoding. *Nature*, 396, 75-77.

- Prados, J. (1999). Latent Inhibition in a Navigation Task: Evidence for the Use of Associative processes in spatial memory. *Psicológica*, 20, 151-162.
- Prados, J. (2000). Effects of varying the amount of preexposure to spatial cues on a subsequent navigation task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 53B, 139-148.
- Prados, J., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1999). Latent inhibition and perceptual learning in a swimming-pool navigation task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 37-44.
- Prados, J. y Redhead, E.S. (2002). Preexposure effects in spatial learning: from gestaltic to associative and attentional cognitive maps. *Psicológica*, 23, 59-78.
- Prados, J. y Trobalon, J.B. (1998). Locating an invisible goal in a water maze requires at least two landmarks. *Psychobiology*, 26, 42-48.
- Redhead, E.S., Roberts, A.D.L., Good, M. y Pearce, J.M. (1997). Interacction between piloting and beacon homing by rats in a swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning Processes*, 23, 110-118.
- Rescorla, R.A. y Wagner, A.R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the efectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A.H. Black y W.F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current research and theory* (pp. 64-99). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Rodrigo, T., Chamizo, V.D., McLaren, I.P.L. y Mackintosh, N.J. (1994). Effects of preexposure to the same or different pattern of extra-maze cues on subsequent extra-maze discrimination. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 47B,* 15-26.
- Rodrigo, T., Chamizo, V.D., McLaren, I.P.L. y Mackintosh, N.J. (1997). Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 110-118.
- Sánchez-Moreno, J., Rodrigo, T., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1999). Overshadowing in the spatial domain. *Animal Learning and Behavior*, 27, 391-398.
- Sansa, J., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1996). Aprendizaje perceptivo en discriminaciones espaciales. *Psicológica*, 17, 279-295.
- Spetch, M.L. (1995). Overshadowing in Landmark Learning: Touch-Screen Studies With Pigeons and Humans. *Journal of experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 166-181.
- Tolman, E.C. y Honzik, C.H. (1930). Introduction and removal of reward, and maze performance in rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 257-275
- Trobalon, J.B., Sansa, J., Chamizo, V.D y Mackntosh, N.J. (1991). Perceptual learningin maze discriminations. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43B, 382-402
- Whishaw, I.Q. (1991). Latent learning in a swimming pool task by rats: evidence for the use of associative and not cognitive mapping processes. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43B, 83-103.

(Manuscrito recibido: 5/7/01; aceptado: 8/3/02)