

Diferentes estrategias de aprendizaje espacial en tortugas reveladas mediante un procedimiento de inversión en un laberinto radial

López, J.C.*¹, Vargas, J.P.***, Gómez, Y. * y Salas, C.*

* Universidad de Sevilla (Spain); ** Bowling Green State University (USA)

Experimentos previos sugieren que las tortugas emplean diferentes estrategias de aprendizaje y memoria espacial. Estos diferentes sistemas de orientación podrían presentar propiedades conductuales específicas e implicar sistemas neurales diferenciados. En el presente trabajo se analiza la ejecución de tortugas en un procedimiento de inversión de una tarea de lugar y otra de guía, con el objetivo de investigar las características conductuales de estos diferentes sistemas de aprendizaje. Los datos revelaron que los animales entrenados en el procedimiento de lugar no mostraron diferencias significativas en la inversión de la tarea en comparación con el periodo de entrenamiento. Por el contrario, la conducta de los animales en el procedimiento de guía mostró un deterioro en la ejecución de la inversión de la tarea, incrementando el número de errores significativamente con respecto a los niveles de adquisición. Estos resultados sugieren que las tortugas entrenadas en el procedimiento de lugar podrían estar utilizando una estrategia relacional a modo de mapa cartográfico, mediante la codificación de las relaciones espaciales entre la meta y las claves extralaberinto. En contraste, las tortugas entrenadas en el procedimiento de guía recurrirían únicamente para resolver el problema a la clave intralaberinto asociada a la meta, ignorando las claves extralaberinto. Así, los resultados de este experimento sugieren que las tortugas resuelven tareas espaciales en base a estrategias de aprendizaje y memoria que muestran una estrecha semejanza a las descritas en mamíferos y en aves entrenados en procedimientos similares.

Numerosos estudios han mostrado que tanto las aves como los mamíferos pueden determinar la localización de una meta en función de las relaciones que guardan las claves espaciales del ambiente (Gallistel, 1990; Nadel, 1990; O'Keefe y Nadel, 1978; Sherry y Schacter, 1987; Shettleworth, 1993; Tulving, 1984, 1985). Más concretamente, y según la teoría del mapa cognitivo de O'Keefe y Nadel (1978), este proceso de aprendizaje de lugar permitiría al sujeto definir concretamente la localización de una meta en base a las relaciones espaciales entre ésta y los diferentes hitos geográficos del

¹ **Correspondencia:** Juan Carlos López. Laboratorio de Psicobiología. Universidad de Sevilla. c/ Camilo José Cela, s/n, 41018-Sevilla (Spain). FAX: 34-95-4551784. e-mail: jclopez@us.es **Agradecimientos:** Este trabajo ha sido financiado por la D.G.E.S. y CVI-242 Junta de Andalucía. Agradecemos a Gerardo Labrador su ayuda técnica.

entorno, ninguno de los cuales es esencial por sí mismo (Greene y Cook, 1997; Jacobs y otros, 1998; Mazmanian y Roberts, 1983; Morris, 1981; O'Keefe y Conway, 1978; Suzuki, Augerinos y Black, 1980), y confiriéndole por tanto una considerable flexibilidad representacional (Nadel, 1991, 1994; O'Keefe, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978; Thinus-Blanc, 1996). Además de estos sistemas de representación cartográfica, los mamíferos y las aves son capaces de utilizar sistemas de orientación táctica, basados en estrategias egocéntricas, como por ejemplo, estrategias de guía consistentes en respuestas de acercamiento a una clave específica (O'Keefe y Nadel, 1978). Cuando se emplean este tipo de estrategias egocéntricas, la desaparición de la clave local individual asociada con el reforzador es suficiente para alterar la correcta ejecución de la tarea (para una revisión detallada sobre estos sistemas ver Rodrigo, 2002).

El hecho de que sistemas de memoria similares hayan sido descritos en un amplio rango de especies sugiere que éstos podrían haber aparecido muy temprano durante la filogénesis. Sin embargo, son muy escasos los estudios dirigidos a analizar las propiedades y características conductuales de los sistemas de aprendizaje y memoria espacial empleados por los reptiles (Burghardt, 1977; Day et al. 1999; Holtzman et al. 1999; Powers, 1990; Stone et al. 2000). Una de las razones del limitado número de estos estudios en grupos de vertebrados diferentes a aves y mamíferos es, probablemente, la idea ampliamente extendida de que existe una discontinuidad entre estos dos grupos, por un lado, y el resto de vertebrados por otro, en cuanto a capacidades de aprendizaje y memoria se refiere (para una discusión más detallada sobre este tema véase, Mackintosh, 1988; Macphail, 1987; Overmier y Hollis, 1990). Sin embargo, en clara contradicción con esta idea tradicional, un conjunto de trabajos experimentales y naturalísticos sugieren que diversos grupos de vertebrados, incluyendo a los peces, podrían emplear diferentes estrategias espaciales que presentan un estrecho paralelismo con las descritas en aves y mamíferos (Dodson, 1988; Ingle y Sahagian, 1973; López y otros, 1999; Rodríguez y otros, 1994; Teyke, 1989; Warburton, 1990).

Por lo tanto, no poseemos datos concluyentes sobre la posible continuidad evolutiva de los reptiles, las aves y los mamíferos en lo que a los procesos de aprendizaje y memoria espacial se refiere. De este modo, la clase reptil se convierte en un nivel de análisis fundamental, ya que este clado aparece tempranamente en la evolución y es de extremado interés en la comprensión de la posterior evolución de mamíferos y aves. En concreto, los quelonios (tortugas) son de gran importancia en el conocimiento de las capacidades cognitivas de los antecesores ancestrales de los mamíferos y las aves, ya que este grupo, que se separó tempranamente del resto de los reptiles, posee caracteres muy similares al antecesor de los amniotas. Si a ello sumamos la importancia de su escasa variación a lo largo de su historia evolutiva, este grupo proporciona una fuente de conocimiento de considerable valor. Es por esto que el análisis de los quelonios se hace fundamental para rastrear las huellas de la evolución de los sistemas de aprendizaje y memoria y formar un punto de enlace entre los peces, los primeros amniotas y el resto de

vertebrados que evolucionaron de los amniotas ancestrales (reptiles actuales, aves y mamíferos).

Los resultados de trabajos previos sugieren que las tortugas, al igual que los demás grupos de vertebrados estudiados, pueden aprender a localizar lugares en el espacio en base a su relación con un conjunto de claves visuales periféricas (López y otros, 2000, 2001). Los datos de estos trabajos sugieren que las tortugas pueden emplear estrategias basadas en la utilización de un sistema de memoria cartográfica similar a las descritas en otros vertebrados (Bingman, 1992; O'Keefe y Nadel, 1978; Rodríguez y otros, 1994; Thinus-Blanc, 1996). Sin embargo, la puesta a prueba de esta hipótesis requiere la realización de experimentos que pongan de manifiesto que la semejanza entre los procesos observados en tortugas y en otros grupos de vertebrados no es meramente superficial. Para ello es preciso analizar si presentan las mismas propiedades y están basados en los mismos mecanismos.

Una característica fundamental de este sistema de cartografía cognitiva en mamíferos y aves es su considerable flexibilidad representacional (Nadel, 1991, 1994; O'Keefe y Nadel, 1978; Thinus-Blanc, 1996). El aprendizaje de lugar puede ser adquirido rápidamente y no suelen producirse interferencias entre la adquisición de diferentes localizaciones de la meta. Por tanto, si las habilidades de cartografía cognitiva que muestran las tortugas entrenadas en procedimientos de lugar mostradas en trabajos previos (para una revisión en profundidad acerca de los mecanismos de aprendizaje cartográfico en tortugas véase López et al, 2000, 2001) están basadas en un sistema de memoria cartográfica similar a los descritos en mamíferos y aves, al proceder a invertir la posición de la meta debería observarse transferencia positiva de aprendizaje sólo en el caso de aquellos animales que emplean estrategias de cartografía cognitiva. Por el contrario, este fenómeno debería estar ausente en aquellos otros que emplean estrategias de guía. El presente experimento somete a prueba, desde el punto de vista de las propiedades conductuales, si las tortugas que emplean estrategias de cartografía cognitiva (similar a las observadas en aves y mamíferos) muestran una ventaja sobre los animales que emplean estrategias de guía cuando se produce la inversión de la meta.

MÉTODO

Sujetos. Para la realización del presente experimento se emplearon un total de 16 tortugas *Pseudemys scripta elegans* adquiridas de un distribuidor local. Los animales pesaban entre 100 y 160 gr. y su caparazón medía entre 8 y 12 cm de longitud. Las tortugas se estabularon en grupos de 10, en acuaterrarios de 1 x 0.5 x 0.75 m., llenos de agua hasta una altura de 25 cm. y con una plataforma seca en su interior de 20 x 20 cm. Los acuaterrarios se ubicaron en un estabulario con temperatura constante ($22^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$) y ciclo de luz controlado (14:10h luz/oscuridad). Dos días antes del inicio del experimento los animales fueron privados de alimento, consumiendo a partir de entonces tan sólo el obtenido durante el experimento.

Aparatos. Se utilizó un laberinto elevado de 4 brazos, fabricado en metacrilato transparente, a excepción del suelo que era de color blanco. Las dimensiones del laberinto eran las siguientes: los brazos medían 75 cm. de largo, 15 cm. de ancho y 15 cm. de altura. En cada ensayo de entrenamiento la caja de salida se cerraba mediante una puerta de guillotina de plástico opaco blanco de 15 cm. de altura, situada a 15 cm. del inicio del brazo utilizado como salida. La puerta se accionaba mediante un sistema de apertura manual a distancia. En cada ensayo de entrenamiento se emplearon sólo tres de los brazos del laberinto, permaneciendo bloqueado el brazo no utilizado con una puerta de guillotina. El laberinto quedaba emplazado a una altura de 50 cm. en el centro de una habitación de 4.8 x 5 x 3.1 m. que presentaba abundantes claves visuales como carteles, armarios, mesas, cortinas, etc. Cuatro lámparas halógenas de 100w de potencia situadas equidistantemente en el techo de la habitación iluminaban el recinto experimental. Durante los ensayos, el experimentador se colocaba detrás de una cortina desde donde controlaba la puerta del laberinto, y registraba el comportamiento del animal a través de una pequeña apertura.

En el extremo final de cada brazo accesible se fijaba un comedero mediante una ventosa. El comedero consistía en un pequeño recipiente de color oscuro de 4 cm. de altura en el cual podía introducirse una barrita de alimento (Tetrapond) de 20 ± 0.8 mg. El animal no podía ver el alimento, sin embargo, podía obtenerlo fácilmente aproximándose al comedero e irguiéndose sobre éste. En cada ensayo, sólo el comedero localizado en el brazo meta contenía alimento.

Antes de cada sesión el laberinto se llenaba con agua a $22^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ hasta una altura de 3 cm. Para evitar que los animales pudieran usar posibles claves intra-laberinto para la resolución de la tarea, el aparato experimental era rotado pseudoaleatoriamente entre las sesiones.

Procedimiento.

Preentrenamiento. Los animales fueron entrenados a obtener comida del comedero experimental durante 4 días consecutivos. Para ello, los animales privados de alimento desde dos días antes del comienzo del experimento, eran colocados en un pequeño acuario de 40x30x30 cm. provisto con un comedero en su interior. Este acuario se situaba en una habitación diferente a la del laberinto. El comedero era rellenado con una barrita de alimento en sucesivas ocasiones hasta que el sujeto consumía tres porciones del mismo. Durante los mismos días de entrenamiento al comedero se procedió también a la preexposición al laberinto y a la habitación experimental en sesiones diarias de una hora de duración. Durante la preexposición al laberinto y a la habitación experimental se retiraron los comederos y las puertas del laberinto, permitiéndose a los animales desplazarse libremente por el laberinto. Tras la fase de preexposición los animales fueron privados de todo alimento durante dos días antes del inicio de la fase de entrenamiento.

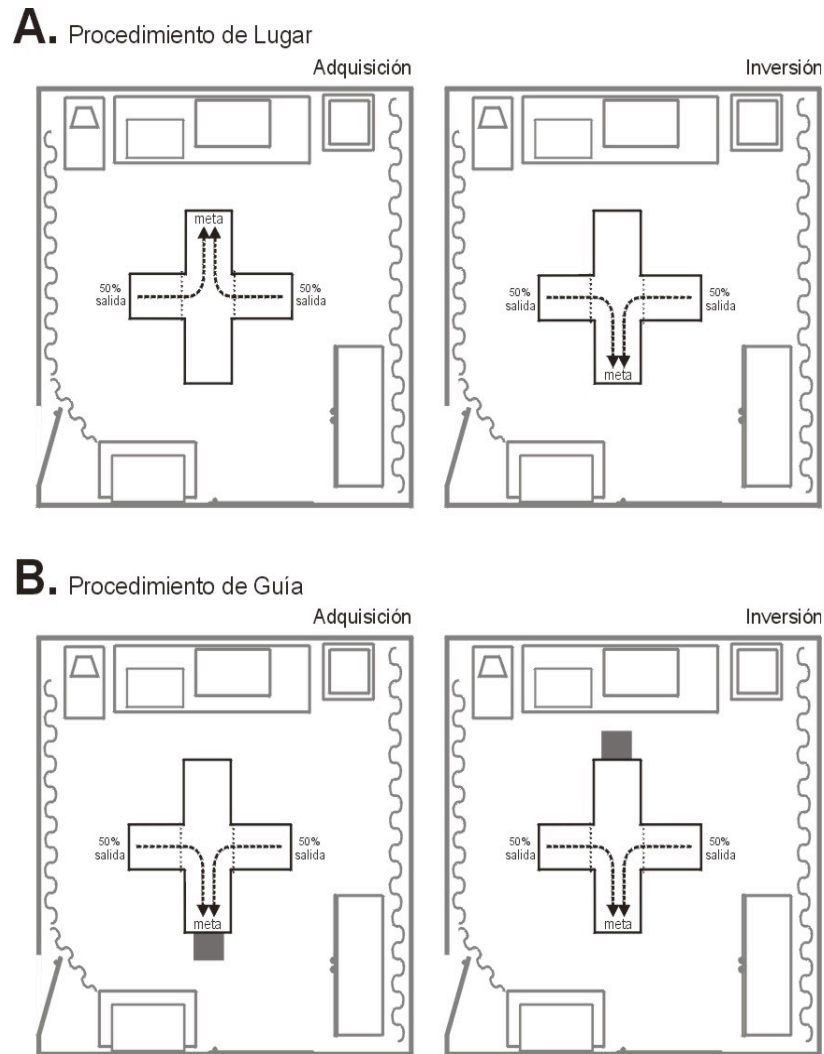


Figura 1. Procedimiento experimental. A. Representación esquemática del procedimiento de lugar. Las flechas indican las dos posiciones de salida empleadas (50% de las veces cada una). La localización de la meta se muestra en el extremo de uno de los brazos del laberinto. El diagrama sólo representa la localización de la meta para la mitad de los animales del grupo de lugar. Para la otra mitad el procedimiento fue idéntico, excepto que la meta se localizaba en el brazo opuesto del laberinto. Las flechas señalan la trayectoria más apropiada desde la salida a la meta. Las líneas discontinuas que cruzan el inicio de los brazos señalan la localización de la puerta que cerraba el acceso al brazo no utilizado en cada ensayo. B. Representación esquemática del procedimiento de guía. Se muestran las dos posiciones de salida usadas (50% de las veces cada una) y las dos posiciones posibles de la clave intra-laberinto (rectángulo de color oscuro). En cada ensayo, la localización de la clave intralaberinto determinaba el brazo meta.

Entrenamiento. Antes de comenzar el entrenamiento, los animales fueron asignados a uno de los dos procedimientos experimentales siguientes: lugar (n=8) y guía (n=8).

Procedimiento de lugar. En este procedimiento se usaron, alternándose pseudoaleatoriamente, dos brazos opuestos de salida (el 50% de las veces cada uno de ellos), y los animales fueron siempre reforzados en el extremo del brazo situado en un mismo lugar de la habitación (Figura 1A). Este procedimiento, diseñado para determinar si los sujetos podían aprender a localizar el lugar reforzado en base a la información proporcionada por las claves visuales extra-laberinto, ha sido anteriormente utilizado por nosotros para definir las estrategias de orientación que las tortugas utilizan en un entorno con abundantes claves distales (para una revisión sobre los mecanismos de aprendizaje espacial en tortugas véase López et al., 2000, 2001). Para la resolución de esta tarea no era adecuada una respuesta de giro, ya que dependiendo de la localización de la caja de salida se requería efectuar un giro a la izquierda o un giro a la derecha. La localización de la meta se contrabalanceó, de forma que la mitad de los animales fueron reforzados en el lugar de la habitación ocupado por el brazo meta mostrado en la Figura 1A, y la otra mitad fueron reforzados en el brazo opuesto del laberinto.

Procedimiento de guía. Al igual que en el procedimiento anterior, se usaron alternándose pseudoaleatoriamente dos puntos opuestos de salida (50% cada uno), siendo los animales reforzados siempre en el brazo en cuyo extremo final aparecía una clave visual prominente. La clave utilizada consistió en un panel de forma rectangular (14 x 22cm.) de color rojo, adherido a la pared del extremo final del brazo reforzado. La localización de la meta fue asignada pseudoaleatoriamente entre las dos posibles brazos del laberinto en cada ensayo de entrenamiento (Figura 1B). Este procedimiento se diseñó para determinar si los sujetos podían aprender a localizar la meta en base a una clave discreta.

Los animales fueron entrenados individualmente en sesiones de 3 ensayos diarios. Al comenzar cada ensayo el sujeto era colocado cuidadosamente en la caja de salida, donde era confinado durante 10 segundos. Transcurrido este tiempo la puerta era levantada, permitiéndose al animal efectuar la elección libremente. Se registraba una elección cuando el animal recorría el 25% de la longitud del brazo elegido. El animal permanecía en el laberinto hasta obtener el reforzador (procedimiento de corrección) o hasta transcurrir 20 minutos tras haber abandonado la caja de salida. Una vez finalizado el ensayo el animal era retirado del laberinto y devuelto al acuaterrario de residencia por un intervalo entre ensayos de 50 minutos. El ensayo fue considerado correcto sólo cuando la elección inicial era correcta.

Se estableció un criterio de aprendizaje de 13 respuestas correctas en 15 ensayos consecutivos, y una vez que los animales alcanzaron el criterio se procedió a realizar el entrenamiento de inversión. Para los sujetos entrenados en el procedimiento de lugar, la inversión de la tarea consistió en un cambio de 180° en la localización del brazo reforzado (Figura 1A). Para los sujetos entrenados en el procedimiento de guía, la inversión de la tarea consistió en

que la clave que anteriormente señalaba el brazo reforzado, se colocó en el brazo opuesto, es decir en el no reforzado (Figura 1B). Todas las demás características espaciales de la situación experimental y el procedimiento de entrenamiento permanecieron sin cambios. Durante el entrenamiento en inversión, los sujetos de ambos procedimientos fueron entrenados hasta alcanzar de nuevo el criterio de aprendizaje (13 respuestas correctas en 15 ensayos consecutivos).

Análisis de datos.

El análisis de datos se realizó mediante el uso del paquete estadístico SPSS. Para evaluar los efectos de aprendizaje durante la adquisición e inversión del aprendizaje de lugar y guía se utilizaron varias medidas. El porcentaje de elecciones correctas durante la fase de adquisición e inversión, el número medio de errores por grupo hasta alcanzar el criterio de aprendizaje indicado en el apartado anterior y, por último, el tiempo medio por grupos hasta alcanzar el reforzador, entendido este como el tiempo empleado por cada animal desde que abandonaba la plataforma de salida hasta que alcanzaba el reforzador. Tanto para el porcentaje de aciertos como para la latencia se utilizó el modelo lineal general de medidas repetidas. Para el análisis del número de errores hasta criterio se utilizó la prueba de comparación de medias t-Student. Para las comparaciones intragrupos adquisición vs inversión se utilizó la t-Student para grupos relacionados.

RESULTADOS

Adquisición.

En la Figura 2 se muestra el porcentaje de respuestas correctas de cada uno de los grupos durante las fases de adquisición e inversión. No se encontraron diferencias significativas entre las condiciones contrabalanceadas en cada uno de los procedimientos en ninguna de las fases del experimento (todas las $t_{(6)} < 1.7$ todas $ps > .13$; para los grupos de lugar y guía en las fases de adquisición e inversión), por lo que los datos aparecen agrupados para cada condición experimental. Al inicio del entrenamiento (sesiones 1 y 2), el porcentaje de elecciones correctas de los animales de los grupos entrenados en los procedimientos de lugar y guía se halló próximo al esperado por azar (lugar: media=56,25±8,63; guía: media=47,92±18,77; test Binomial, $p > 0,47$; Fig 2), no encontrándose diferencias significativas entre la ejecución de ambos grupos ($t_{(14)} = .79$, $p = .43$; Fig 2). En las sesiones posteriores el porcentaje de respuestas correctas de los animales de ambos grupos aumentó progresivamente (lugar: $F_{(8,56)} = 2.3$ y guía: $F_{(8,56)} = 3.43$, ambas $ps < .036$; Fig 2) hasta que los animales de ambos grupos alcanzaron el criterio de aprendizaje establecido. No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la media de errores hasta alcanzar el criterio de aprendizaje entre los animales de los procedimientos de lugar y de guía ($t_{(14)} = .99$, $p = .33$; Fig 3). En cuanto al tiempo empleado hasta alcanzar el reforzador, tampoco se observaron

diferencias significativas entre los animales de los procedimientos de lugar y de guía ($F_{(8,112)}=1.13$, $p=.34$; Fig 4).

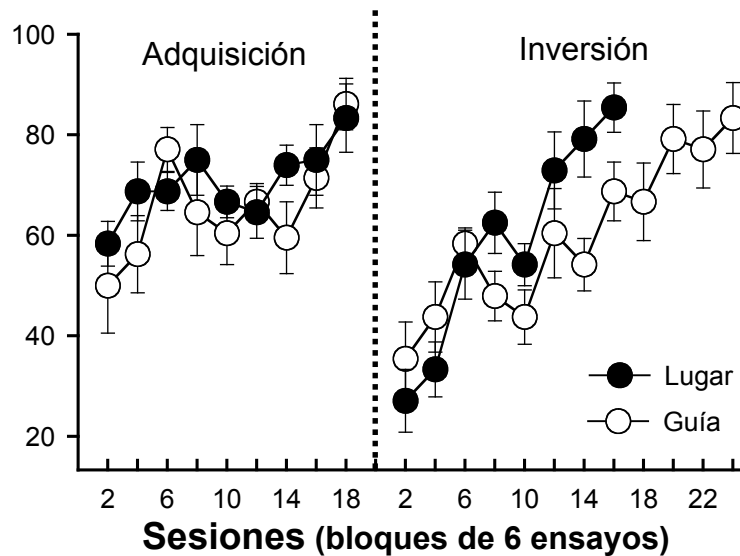


Figura 2. Porcentaje de aciertos de los animales entrenados en los procedimientos de lugar y de guía durante las fases de adquisición y de inversión.

Inversión.

Una vez alcanzado el criterio de aprendizaje para cada animal se procedió al entrenamiento en la inversión de la meta. A lo largo de este entrenamiento se observaron notables diferencias entre los grupos entrenados en las tareas de guía y lugar. Al principio de esta fase ambos grupos presentaron un drástico descenso en el nivel de aciertos desde puntuaciones superiores al 80% hasta aproximadamente un 30% de aciertos (Figura 2). Así, en ambos grupos el porcentaje de respuestas correctas observadas al principio de la inversión fue significativamente menor que lo observado al final de la fase de adquisición ($t_{(7)}=6.05$ y $t_{(7)}=6.1$, ambas $ps<.01$; para los grupos de lugar y de guía, respectivamente). Aunque con el entrenamiento los sujetos del grupo de lugar y los del procedimiento de guía mostraron un incremento progresivo en el porcentaje de aciertos hasta alcanzar nuevamente el criterio de aprendizaje establecido ($F_{(8,56)}=15.9$ y $F_{(11,77)}=5.61$, ambas $ps<.01$; para los grupos de lugar y guía, respectivamente; Fig 2), los sujetos entrenados en el procedimiento de guía mostraron una media en el número de errores para alcanzar el criterio de aprendizaje significativamente mayor durante la fase de inversión con respecto a la de adquisición ($t_{(7)}=3.2$, $p=.015$; Fig 3). Este resultado no fue observado en los sujetos entrenados en el procedimiento de

lugar, los cuales no mostraron diferencias significativas en el número de errores hasta alcanzar el criterio en ambas fases ($t_{(7)}=.44$, $p=.66$). Es más, los animales del grupo de lugar cometieron significativamente menos errores hasta alcanzar el criterio durante la inversión que los animales del procedimiento de guía ($t_{(14)}=3.56$, $p=.003$; Fig 3). El hecho de que ambos grupos alcanzaran el criterio de aprendizaje durante la fase de inversión indicó que las diferencias de ejecución encontradas fueron debidas a la velocidad de adquisición de la nueva tarea, y no al rendimiento asintótico alcanzado por ambos grupos.

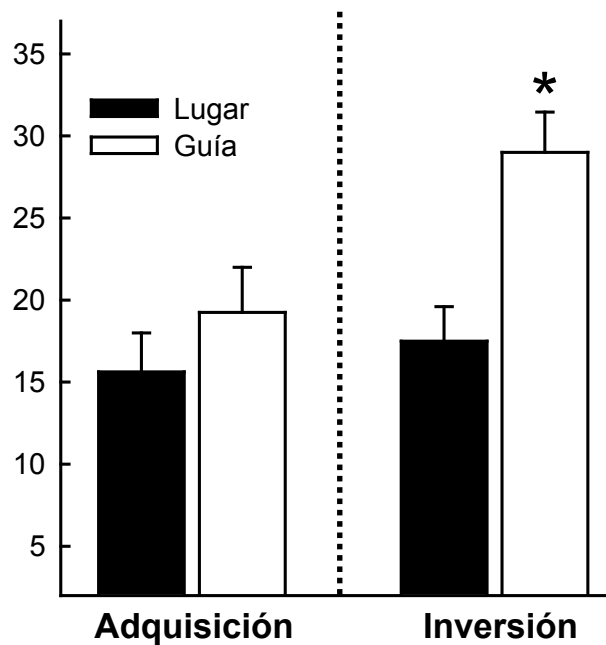


Figura 3. Número de errores cometidos hasta alcanzar el criterio de aprendizaje durante las fases de adquisición y de inversión para los grupos de lugar y de guía.

En relación al tiempo empleado hasta alcanzar el reforzador, al inicio del período de inversión se observó un incremento significativo en ambos grupos (ambas $t_{(7)}>4.5$, ambas $ps<.01$), incremento que tendió a reducirse con las posteriores sesiones (Fig 4).

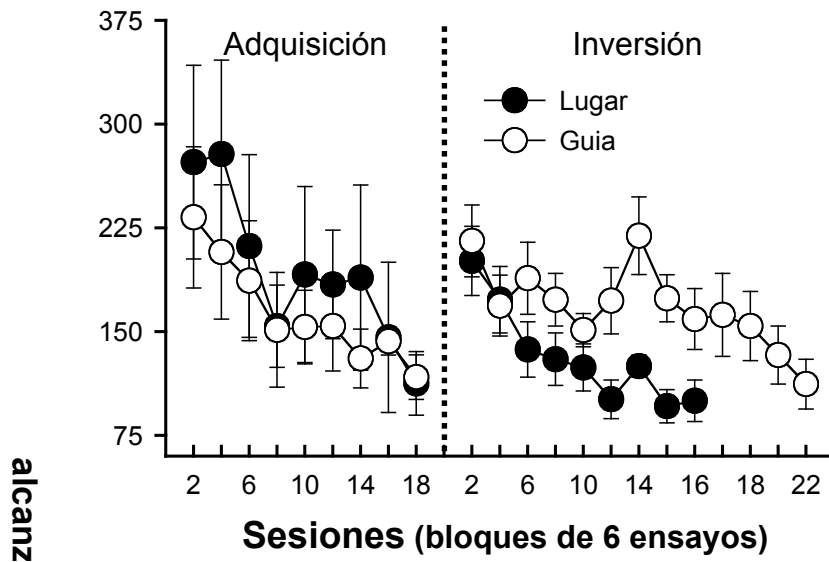


Figura 4. Tiempo empleado hasta alcanzar el reforzador durante las fases de adquisición y de inversión para los grupos de lugar y de guía.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente experimento, junto a los anteriormente realizados por nuestro grupo (véase López et al., 2000, 2001), parecen indicar que las tortugas podrían emplear tanto estrategias de lugar como estrategias de guía para localizar una meta, y que además, estas estrategias podrían presentar características conductuales muy similares a las descritas en aves y mamíferos bajo condiciones similares. Por lo tanto, los resultados del presente trabajo sugieren que al igual que en otros vertebrados, podrían coexistir en tortugas al menos dos sistemas diferentes de aprendizaje y memoria espacial (para una revisión más detallada de estos sistemas véase López y otros 2000; 2001). Uno de esos sistemas podría estar basado en marcos de referencia egocéntricos, posibilitando el empleo de estrategias de guía consistentes en la emisión de respuestas de aproximación a claves locales estrechamente asociadas al reforzador, mientras que el otro, se basaría en marcos de referencia allocéntricos, representando las relaciones múltiples espaciales que guardarían entre sí los diferentes hitos geográficos del entorno. Hecho este que podría facilitar el empleo de estrategias de cartografía cognitiva (Gallistel, 1990; Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978; Thinus-Blanc, 1996).

Sin embargo, uno de los problemas principales que podría derivarse del diseño experimental es el hecho de que ambas tareas presentarían un grado

de dificultad diferente. Si bien es cierto que el procedimiento de guía podría presentar una dificultad adicional a los sujetos por el hecho de tener que aprender a discriminar entre la información del entorno, por un lado, y la referente a la clave intralaberinto por otro, ésta dificultad debería haber estado presente exclusivamente en la adquisición de la tarea. Es por este motivo por lo que la inversión no debería verse afectada en estos animales, ya que durante el período de adquisición fueron expuestos a la clave intralaberinto y aprendieron que las claves extralaberinto eran irrelevantes para localizar la meta. Los resultados obtenidos muestran que estos elementos no parecen haber afectado diferencialmente a la ejecución de ambos grupos durante el proceso de adquisición. Es, contrariamente, durante el proceso de inversión donde se observaron significativas diferencias de ejecución. Este hecho podría ofrecer evidencia adicional acerca del empleo de distintas estrategias de aprendizaje por ambos grupos. Durante esta segunda fase del experimento, los animales del procedimiento de lugar requirieron menos entrenamiento y cometieron menos errores para alcanzar el criterio que los animales entrenados en el procedimiento de guía. Es más, los animales del procedimiento de lugar no cometieron más errores hasta alcanzar el criterio durante la fase de inversión que durante la adquisición inicial. Por el contrario, los animales entrenados en la tarea de guía cometieron durante la inversión un número significativamente mayor de errores hasta alcanzar el criterio que durante la adquisición inicial. A este respecto debemos decir que en tareas operantes y discriminativas, el resultado normal consiste en que los animales cometan más errores hasta alcanzar el criterio durante la inversión que durante el aprendizaje inicial (transferencia negativa; véase por ejemplo, Mackintosh, 1969; Zerbolio, 1981). Sin embargo, se ha propuesto que una propiedad clave del sistema de memoria cartográfica sustentado por el hipocampo es que está dotado de una considerable flexibilidad representacional (Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978). El aprendizaje de lugar puede ser adquirido rápidamente y no se producen interferencias entre la adquisición de diferentes localizaciones de la meta (Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978; Thinus-Blanc, 1996). En el caso de las tortugas del procedimiento de lugar del presente experimento, el hecho de cambiar la meta al brazo opuesto del laberinto no debería afectar a la representación del espacio experimental y del conjunto de relaciones espaciales codificadas en dicha representación cartográfica. Dicho cambio tampoco debería afectar a los conocimientos procedimentales adquiridos por el animal. Tan sólo deberían ser modificadas la representación del nuevo emplazamiento de la meta dentro del mismo entorno. Partiendo de estas premisas, la conducta de localización espacial debería, como ocurre en los presentes resultados, adaptarse rápidamente a la nueva posición de la meta. Este efecto podría observarse al compararlo con el grupo de guía, donde la velocidad de adquisición del nuevo problema es menor. Por otra parte, los resultados del grupo entrenado en el procedimiento de guía podrían ser coincidentes con el planteamiento teórico de que los sistemas de taxón, entre los que se incluyen los sistemas de guía, a diferencia de los sistemas de cartografía cognitiva, funcionan de forma gradual e incremental (Nadel, 1991; O'Keefe, 1983; O'Keefe y Nadel, 1978). Desde otro punto de vista, la

ejecución de los animales entrenados en la tarea de lugar podría indicarnos que los reptiles, al igual que mamíferos y aves (Kamil y otros, 1977; Whishaw, 1985; Zeldin y Olton, 1986), al menos en ciertas circunstancias, podrían ser capaces de transferir rápidamente el conocimiento adquirido previamente a la solución de un nuevo problema. Estos resultados podrían indicar la posible formación de un learning set -o capacidad de aprender a aprender- durante las inversiones espaciales en reptiles (véase, Bushnell y Stanton, 1991; Mackintosh, 1988).

Se ha propuesto que las estrategias de lugar observadas en mamíferos y aves están basadas en mecanismos neurales y cognitivos homólogos (Bingman 1992; O'Keefe y Nadel 1978; Poucet 1993; Sherry y Duff 1996). Por ejemplo, las lesiones en la formación del hipocampo en mamíferos y aves, considerado homólogo en ambos taxones en base a su evidencia anatómica (Bingman 1992), produce un deterioro selectivo en tareas espaciales que requieren la codificación de las relaciones recíprocas entre las claves ambientales (aprendizaje de lugar), pero no en tareas relacionadas con discriminaciones no espaciales o que demandan la aproximación del sujeto a una clave individual (Bingman y Mench 1990; Colombo, Cawley y Broadbent, 1997; Fremouw et al. 1997; Good 1987; Morris et al. 1982; Nadel y MacDonald 1980; Okaichi 1987; Olton y Papas 1979; Pearce et al. 1998; Sherry y Vaccarino 1989). Sin embargo, una característica solamente puede ser considerada homóloga en dos o más taxones si puede ser trazada hacia atrás hasta el presunto ancestro común de esos taxones (Campbell y Hodos 1970; Simpson 1961; Striedter y Northcutt 1991; Wiley 1981). Los reptiles modernos, incluidos los quelonios, no pueden ser considerados como los descendientes ancestrales desde los que evolucionaron los actuales mamíferos y aves, ya que la historia evolutiva de los reptiles modernos cubre un periodo de tiempo tan amplio como la radiación de los terópsidos que dio lugar a los mamíferos. Además, para caracteres como la conducta o el sistema nervioso, poca evidencia ha permanecido en el registro fósil. Consecuentemente, cualquier hipótesis de homología concerniente a los sistemas de memoria y aprendizaje en amniotas debe ser inferida de la distribución de caracteres observados en las especies existentes sobre la base de un principio de parsimonia, de acuerdo al cual el escenario filogenético que mejor representa el curso real de la historia evolutiva es el que requiera el menor número de transformaciones filéticas (Eldredge y Cracraft 1980; Hennig 1966; Northcutt 1984, 1995; Patterson 1982; Wiley 1981). Mamíferos, aves y reptiles parecen ser un grupo monofilético que se desarrolló de un solo taxón de tetrápodos primitivos (Carroll 1988; Caspers et al. 1996; Gaffney 1980; Gauthier 1994; Gauthier et al. 1988; Hedges y Poling 1999; Hotton et al. 1986; Padian 1986; Rieppel 1995). Por lo tanto, una meta importante de la psicología comparada es entender el patrón básico de la organización del sistema nervioso y del comportamiento en reptiles y determinar cómo se asemeja y diferencia del patrón de organización encontrado en mamíferos y aves. Los datos de este trabajo revelan la presencia de capacidades de aprendizaje y memoria espacial en las tortugas estrechamente paralelos a los descritos en mamíferos y aves, lo que sugiere que la presencia de estos sistemas de memoria podría ser un

carácter primitivo en amniotas, y habría podido estar presente en el antepasado común de los actuales reptiles, mamíferos y aves que habitó la tierra en la era mesozoica, hace unos 200 millones de años.

ABSTRACT

Different Spatial Learning Strategies in Turtles Revealed by a Reversal Procedure in a Plus Maze. Previous experiments suggest that turtles employ different spatial learning and memory strategies. These different strategies could present particular behavioral characteristics and could be based in separate neural systems. In the present work turtles' performance was analyzed in the reversal of a place and a cue procedure to examine further behavioral characteristics of these different learning systems. Data revealed that animals in the place task did not show any difference in the reversal procedure compared with the acquisition period. In contrast, animals in the cue procedure showed an impaired performance in the reversal of the task. In this sense, the numbers of errors in this group increased during the reversal learning relative to acquisition level. These results suggest that the turtles trained in the place procedure could be using a map-like relational strategy, by encoding the spatial relationship between the goal and the extramaze cues in an allocentric frame of reference. In contrast, turtles trained in the cue procedure could be solving the task by directly approaching the single individual intramaze cue associated to the goal as it were a beacon and largely ignoring the extramaze cues. Thus, the results of this experiment suggest that turtles are able to employ spatial strategies that closely parallel those described in mammals and birds.

REFERENCIAS

- 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. y Mench, J. (1990). Homing behavior of hippocampus and parahippocampus lesioned pigeons following short-distance releases. *Behavioural Brain Research*, 40, 227-238
- Burghardt, G.M. (1977). Learning processes in reptiles. En C. Gans, D.W. Tinkle (Eds), *The Biology of the Reptilia*, (pp 555-681). Londres: Academic Press.
- Bushnell, P.J. y Stanton, M.E. (1991). Serial spatial reversal learning in rats: comparison of instrumental and automaintenance procedures. *Physiology and Behavior*, 50, 1145-1151.
- Campbell, C.B. y Hodos, W. (1970). The concept of homology and the evolution of the nervous system. *Brain Behavior and Evolution*, 3, 353-367
- Carroll, R.L. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Nueva York: W.H. Freeman.
- Caspers, G.J., Reinder, G.J., Leunissen, J.A., Wattel, J. y de-Jong, W.W. (1996). Protein sequences indicate that turtles branched off from the amniote tree after mammals. *Journal of Molecular Evolution* 42, 580-586.

- Colombo, M., Cawley, S. y Broadbent, N. (1997). The effects of hippocampal and area parahippocampalis lesions in pigeons: II. Concurrent discrimination and spatial memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *50B*, 172-189.
- Day, L.B., Crews, D. y Wilczynski, W. (1999). Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behavior*, *57*, 395-407.
- Dodson, J.J. (1988). The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, *23*, 161-182.
- Eldredge, N. y Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patters and the Evolutionary Process*. Nueva York: Columbia University Press.
- Fremouw, T., Jackson-Smith, P. y Kesner, R.P. (1997). Impaired place learning and unimpaired cue learning in hippocampal-lesioned pigeons. *Behavioral Neuroscience*, *111*, 963-975.
- Gaffney, E.S. (1980). Phylogenetic relationships of the major groups of amniotes. En A.L. Panher (Ed). *The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates*, (pp 593-610). Londres: Academic Press.
- Gallistel. C.R. (1990). *The Organization of Learning*. Cambridge. MIT Press.
- Gauthier, J.A. (1994). The diversification of the amniotes. En D.R. Prothero & R.M. Schoch (Eds). *Major Features of Vertebrate Evolution*, (pp 129-159). Knoxville: The Paleontological Society.
- Gauthier, J., Kluge, A.G. y Rowe, T. (1988). Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, *4*, 105-209.
- Good, M. (1987). The effects of hippocampal-area parahippocampalis lesions on discrimination learning in the pigeon. *Behavioural Brain Research*, *31*, 207-220.
- Greene, C.M. y Cook, R.G. (1997). Landmark geometry and identity controls spatial navigation in rats. *Animal Learning and Behavior* *25*, 312-323.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Holtzman D.A., Harris, T.W., Arenguren G., Bostock, E. (1999) Spatial learning of an escape task by young corn snakes, *Elaphe guttata guttata*. *Animal Behavior*, *57*, 51-60.
- Hotton N., Maclean P.D., Roth J.J. y Roth, E.C. (1986) *The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Ingle, D.J. y Sahagian, D. (1973). Solution of a spatial constancy problem by goldfish. *Physiological Psychology*, *1*, 83-84.
- Jacobs, W.H., Thomas, K.G., Laurance, H.E. y Nadel, L. (1998). Place learning in virtual espace II: topographical relations as one dimension of stimulus control. *Learning and Motivation*, *29*, 288-308.
- Kamil, A.C., Jones, T.B., Pietrewicz, A.T. y Mauldin, J. (1977). Positive transfer from successive reversal training to learning sets in Blue Jays (*Cyanocitta cristata*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *91*, 76-86.
- López, J.C., Broglio, C., Rodríguez, F., Thinus-Blanc, C. y Salas C. (1999). Multiple spatial learning strategies in goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*, *2*, 109-120.
- López, J.C., Rodríguez, F., Gómez, Y., Vargas, J.P., Broglio, C. y Salas, C. (2000). Pace and cue learning in turtles. *Animal Learning and Behavior*, *28*, 360-372.
- López, J.C., Gómez, Y., Rodríguez, F., Broglio, C., Vargas, J.P. y Salas, C. (2001). Spatial learning in turtles. *Animal Cognition*, *4*, 49-59.
- Mackintosh, N.J. (1969). Comparative studies of reversal and probability learning: rats, birds and fish. En R.M. Gilbert y N.S. Sutherland (Eds). *Animal Discrimination Learning*, (pp 137-162). Nueva York: Academic Press.
- Mackintosh, N.J. (1988). Approaches to the study of animal intelligence. *British Journal of Psychology*, *79*, 509-525.

- Macphail, E.M. (1987). The comparative psychology of intelligence. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 645-695.
- Macphail, E.M. (1996). Cognitive function in mammals: the evolutionary perspective. *Cognitive Brain Research*, 3, 279-290.
- Mazmanian, D.S. y Roberts, W.A. (1983). Spatial memory in rats under restricted viewing conditions. *Learning and Motivation*, 14, 123-139.
- Morris, R.G. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.
- Morris, R.G., Garrud, P., Rawlins, J.N.P. y O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, 297, 681-683.
- Nadel, L. (1990). Varieties of spatial cognition. Psychobiological considerations. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 613-636.
- Nadel, L. (1991). The Hippocampus and space revisited. *Hippocampus*, 1, 221-229.
- Nadel, L. (1994). Multiple memory system: What and why and update. En D.L. Schacter y E. Tulving (Eds.). *Memory Systems 1994*, (pp. 39-63). Cambridge: MIT Press.
- Nadel, L. y MacDonald, L. (1980). Hippocampus: cognitive map or working memory? *Behavioral and Neural Biology*, 29, 405-409.
- Northcutt, R.G. (1984). Evolution of the vertebrate central nervous system: patterns and processes. *American Zoologist*, 24, 701-716.
- Northcutt, R.G. (1995) The forebrain of gnathostomes: in search of a morphotype. *Brain Behavior and Evolution*, 46, 275-318.
- O'Keefe, J. (1983). Spatial memory within and without the hippocampal system. En W. Seifert (Ed). *Neurobiology of the Hippocampus*, (pp.375-403). Londres: Academic Press.
- O'Keefe, J. (1991). An allocentric spatial model for the hippocampal cognitive map. *Hippocampus*, 1, 230-235.
- O'Keefe, J., y Conway, D.H. (1978). Hippocampal place units in the freely moving rat: Why they fire where they fire. *Experimental Brain Research*, 31, 573-590.
- O'Keefe, J., y Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford. Clarendon Press.
- Okaichi, H. (1987). Performance and dominant strategies on place and cue tasks following hippocampal lesions in rats. *Psychobiology*, 15, 58-63.
- Olton, D.S. y Papas, B.C. (1979). Spatial memory and hippocampal function. *Neuropsychologia*, 17, 669-682.
- Overmier, J.B. y Hollis, K.L. (1990). Fish in the think tank: learning, memory and integrated behavior. En R.P. Kesner y D.S. Olton (Eds). *Neurobiology of Comparative Cognition*, (pp 204-236). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Padian, K. (1986). *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. San Francisco: California Academy of Sciences.
- Paterson, C. (1982). Morphological characters and homology. En K.A. Joysey y A.E. Friday (Eds). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, (pp 21-75). Londres: Academic Press.
- 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.
- Poucet, B. (1993). Spatial cognitive maps in animals: new hypotheses on their structure and neural mechanisms. *Psychological Review*, 100, 163-182.
- Powers, A.S. (1990) Brain mechanisms of learning in reptiles. In R.P. Kesner D.S. Olton (Eds). *Neurobiology of Comparative Cognition*, (pp 157-177). Hillsdale. Lawrence Erlbaum Associates.
- Rieppel, O. (1995). Studies on skeleton formation in reptiles: implications for turtle relationships. *Zoology-Analysis of Complex Systems*, 98, 298-308.
- Rodrigo, T. (2002). Navigational strategies and models. *Psicológica*, 23, 3-32.

- Rodríguez, F., Durán, E., Vargas, J.P., Torres, B. y Salas, C. (1994). Performance of goldfish trained in allocentric and egocentric maze procedures suggests the presence of a cognitive mapping system in fishes. *Animal Learning and Behavior*, 22, (4), 409-420.
- Sherry, D.F. y Duff, S.J. (1996) Behavioral and neural bases of orientation in food storing birds. *Journal of Experimental Biology*, 199, 165-172.
- Sherry, D.F. y Schacter, D.L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Reviews*, 94, 439-454.
- Sherry, D.F. y Vaccarino, A.L. (1989). Hippocampus and memory for food caches in Black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, 103, 308-318.
- Shettleworth, S.J. (1993). Varieties of learning and memory in animals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 19, 5-14.
- Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*. Nueva York: Columbia University Press.
- Stone, A., Ford, N.B. y Holtzman, D.A. (2000) Spatial learning and shelter selection by juvenile spotted pythons, *Anteresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, 34, 575-587.
- Striedter, G.F. y Northcutt, R.G. (1991). Biological hierarchies and the concept of homology. *Brain Behavior and Evolution*, 38, 177-189.
- Suzuki, S., Augerinos, G., y Black, A.H. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, 11, 1-18.
- Teyke, T. (1989). Learning and remembering the environment in the blind cave fish *Anoptichthys jordani*. *Journal of Comparative Physiology A*, 164, 655-662.
- Thinus-Blanc, C. (1996). *Animal Spatial Cognition. Behavioral and Neural Approaches*. Reino Unido: World Scientific.
- Tulving, E. (1984). Multiple Learning and memory systems. En K.J. Lagerspetz y P. Niemi (Eds.). *Psychology in the 1990's*. Holanda. Elsevier.
- Tulving, E. (1985). How many memory systems are there? *American Psychologist*, 40, 385-398.
- Warburton, K. (1990). The use of local landmarks by foraging goldfish. *Animal Behaviour*, 40, 500-505.
- Whishaw, I.Q. (1985). Formation of a place learning set in the rat: A new procedure for neurobehavioral studies. *Physiology and Behavior*, 26, 845-851.
- Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics*. Nueva York. Wiley.
- Zeldin, R.K. y Olton, D.S. (1986). Rats acquired spatial learning sets. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 12, 412-419.
- Zerbolio, D.J. (1981). Discriminate avoidance learning and reversal by goldfish in a shuttle box using a lineal presentation procedure. *Animal Learning and Behavior*, 9, 346-356.

(Manuscrito recibido: 15 Abril 2003; aceptado: 24 Noviembre 2003)