

Estrategias de aprendizaje espacial en la carpa dorada (*Carassius auratus*)

Juan Carlos LÓPEZ GARCÍA

Universidad de Sevilla

Verner P. BINGMAN

Bowling Green State University Ohio (Estados Unidos)

Juan Pedro VARGAS ROMERO

Cristina BROGLIO RANDALL

Yolanda GÓMEZ GORDILLO

Universidad de Sevilla

Resumen

Las aves y mamíferos pueden usar diferentes estrategias de navegación basadas en diferentes sistemas de aprendizaje y memoria. Diversas evidencias muestran que, cuando los animales son entrenados en tareas en las que pueden utilizar las relaciones espaciales entre claves distales (*aprendizaje de lugar*) y una clave individual (*aprendizaje de guía*) simultáneamente para localizar una meta, realizan adecuadamente la tarea utilizando ambas estrategias. Sin embargo, a pesar de la importancia de los estudios comparados para la comprensión de la estructura y función de los sistemas de aprendizaje y memoria en vertebrados, pocos son los estudios dirigidos a analizar estos sistemas en grupos de vertebrados distintos a estos, como pueden ser por ejemplo los peces. El presente experimento fue diseñado con el objetivo de estudiar las estrategias empleadas por el carpín dorado para localizar una meta en un laberinto radial de 4 brazos. Los peces fueron entrenados para obtener alimento en el extremo de un brazo situado en una posición constante de la habitación y señalado también por una clave visual individual (procedimiento mixto lugar-guía). Posteriormente se realizaron ensayos de prueba diseñados para examinar la importancia relativa de las fuentes de información y revelar las

Agradecimientos: Este trabajo ha sido financiado a través de una beca Fulbright al profesor V.P. Bingman y por los proyectos PB96-1334 de la D.G.E.S. y CVI-242 Junta de Andalucía. Agradecemos a los Drs. Cosme Salas García y Fernando Rodríguez Fernández los comentarios y correcciones realizados en este trabajo y a Gerardo Labrador su ayuda técnica.

Dirección del primer autor: Laboratorio de Psicobiología. Avda. San Francisco Javier, s/n. 41005 Sevilla.

Correo electrónico: jclopez@cica.es

estrategias de aprendizaje y memoria usadas por los animales para resolver la tarea. En estos ensayos de prueba se ocultaron las claves intralabirinto y extralabirinto individualmente o bien se disociaron las dos fuentes de información, obligando a los animales a elegir entre una respuesta de lugar o una respuesta de guía. Los resultados sugieren que los peces, al igual que aves y mamíferos, pueden utilizar simultáneamente estrategias de lugar y guía para localizar una meta, así como cambiar de una estrategia a otra, eligiendo la más adecuada en cada situación.

Palabras clave: estrategias, aprendizaje, memoria, relaciones espaciales, peces.

Abstract

Mammals and birds can use different spatial navigation strategies subserved by distinct learning and memory systems. A range of evidence suggests that, when animals are trained in a test environment where they can simultaneously rely on the spatial relationships among distal landmarks (place strategy) and on a single conspicuous local visual cue (cue strategy) to find a goal, they learn both place and cue strategies to solve the task. However, despite the importance of comparative studies for understanding the structure and function of spatial learning and memory systems in vertebrates, only a few studies have investigated spatial learning mechanisms in other vertebrate groups, such as fish. This experiment was designed to study the spatial strategies used by goldfish to find a goal in a plus maze. Goldfish were trained to find food in an arm placed in a constant room location and simultaneously signaled by a single local visual cue (mixed place-cue procedure). Later probe trials were performed in order to examine the relative importance of these sources of information and reveal learning and memory strategies used by the animals to solve the maze task. In these probe trials, either the two sources of information were dissociated in such a way that the goldfish needed to choose between place or guidance responses, or intramaze proximal cues or the extramaze distal landmarks were individually removed. The results suggest that fish, like mammals and birds, are able to solve a maze task using a place strategy or a guidance strategy, and that these animals can switch from one strategy to another choosing and correctly performing the more adequate of the two in each situation.

Key words: strategies, learning, memory, spatial relationships, fish.

Un amplio conjunto de evidencias pone de manifiesto que los mamíferos y las aves pueden emplear diversas estrategias de orientación basadas en diferentes sistemas de aprendizaje y memoria. Cada uno de estos sistemas posee propiedades adaptativas y funcionales diferenciadas y están sustentados en distintos sustratos neurales (Nadel, 1994; Schacter y Tulving, 1994; Shettleworth, 1993; Thinus-Blanc, 1996). Por ejemplo, la lesión de la formación del hipocampo en mamíferos y aves produce

deterioros selectivos en tareas espaciales que requieren la codificación de las relaciones recíprocas entre lugares e hitos geográficos del ambiente (*aprendizaje de lugar*), pero no en tareas que requieren la aproximación a claves discretas (*aprendizaje de guía*) o discriminaciones no espaciales (Bingman y Mench, 1900; Fremouw, Jackson-Smith y Kesner, 1997; Good, 1987; López, 1999b; Morris, Garrud, Rawlins y O'Keefe, 1982; Okaichi, 1987; Sherry y Vaccarino, 1989). Sin embargo, a

pesar de la importancia de los estudios comparados para la comprensión de la estructura y la función de los sistemas de aprendizaje y memoria espacial en los vertebrados (Bingman, 1992; Sherry y Schacter, 1987), solo un escaso número de estudios se han centrado en el análisis de los mecanismos de aprendizaje espacial en otros grupos de vertebrados diferentes de los mamíferos y las aves. Es más, una idea muy extendida es la de que existe una discontinuidad entre los mamíferos y las aves por un lado y el resto de los vertebrados por otro, en lo que a capacidades de aprendizaje y memoria se refiere (véase, por ejemplo, Mackintosh, 1988; Macphail, 1993; Overmier y Hollis, 1990; Papini, Salas y Muzio, 1999). No obstante, en contraste con esta idea tradicional, numerosos estudios naturalísticos y experimentales sugieren que los peces y los reptiles pueden emplear diferentes estrategias de aprendizaje espacial que se asemejan estrechamente a las descritas en aves y mamíferos (Broglia, 1997; Dodson, 1988; López, 1999; López, Broglia, Rodríguez, Thinus-Blanc y Salas, 1999a, Rodríguez, Durán, Vargas, Torres y Salas, 1994) y que están basadas en diferentes sustratos neurales (Broglia, 1997; López, Broglia, Rodríguez, Thinus-Blanc y Salas, 1999b; Salas., Broglia, Rodríguez, López, Portavella y Torres, 1996; Salas, Rodríguez, Vargas, Durán y Torres, 1996; Salas, Herrero, Rodríguez, y Torres, 1997).

El último antecesor común de los mamíferos, aves y peces actuales pobló la tierra hace aproximadamente 400 millones de años (Carroll, 1988; Greenwood, Miles y Patterson, 1973; Lauder y Liem, 1983; Northcutt, 1995; Patterson y Rosen, 1977). Al igual que otros rasgos biológicos, no todas las características conductuales y neuro-

les que presenta un determinado taxón o grupo zoológico cambian a lo largo del curso de la evolución (Eldredge y Cracraft, 1980; Northcutt, 1984; Simpson, 1953; Wiley, 1981). Por lo tanto, los cerebros de todos los vertebrados vivientes constituyen un mosaico en el que se mezclan tanto características primitivas como derivadas (Butler, 1994; Nieuwenhuys, TenDonkelaar y Nicholson, 1998; Northcutt, 1995; Striedter, 1997). Por ejemplo, la región palial del telencéfalo de los peces teleosteos presenta subdivisiones que podrían ser homólogas a diversas áreas paliales del telencéfalo de los amniotas, incluyendo posiblemente una región homóloga al hipocampo o palio medial de los vertebrados terrestres (Braford, 1995; Nieuwenhuys y Meek, 1990; Northcutt, 1995; Northcutt y Braford, 1980). Así mismo, se ha descrito que los peces, al igual que los mamíferos y las aves, pueden emplear representaciones espaciales complejas o representaciones relacionales del entorno para localizar lugares, navegar en base al uso global de los hitos geográficos y emplear nuevas rutas hacia la meta desde lugares de partida desconocidos (Ingle y Sahagian, 1973; López y otros, 1999a; Rodríguez y otros, 1994; Salas y otros, 1996a; Warburton, 1990).

Muchos vertebrados pueden codificar la localización de una meta por medio del aprendizaje de las relaciones espaciales que guardan entre sí un conjunto de claves distales y que proporcionan un marco de referencia estable (Collet, Cartwright y Smith, 1986; O'Keefe y Nadel, 1978). La localización de la meta se define así en relación al conjunto de claves, ninguna de las cuales es esencial por sí misma para la correcta ejecución de la tarea (Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978). En este sentido, se dispone de un gran número de

evidencias obtenidas en experimentos en los que las claves extralaberinto fueron desplazadas o eliminadas sin observarse un deterioro apreciable en la ejecución de los animales (Mazmanian y Roberts, 1983; Morris, 1981; O'Keefe y Conway, 1978; Suzuki y otros, 1980). Por el contrario, en tareas en las que el animal debe guiarse por una clave individual asociada a la meta es suficiente eliminar ésta para que la ejecución se deteriore (O'Keefe y Nadel, 1978). Es más, los mamíferos y las aves entrenados en una tarea que puede ser resuelta indiferentemente en base a las claves visuales extralaberinto o mediante una clave intralaberinto individual directamente asociada a la meta, aprenden simultáneamente mediante estrategias de lugar y estrategias de guía (Broedbeck, 1994; Chappel y Guilford, 1995; Clayton y Krebs, 1994; Dale e Innis, 1986; McDonald y White, 1994; Spetch y Edwards, 1987; Whishaw, 1989).

El objetivo del presente experimento es el de estudiar las estrategias espaciales que emplean las carpas doradas para encontrar una meta en un laberinto radial de cuatro brazos. Para ello los animales fueron entrenados para ejecutar simultáneamente en base a la información espacial suministrada por las claves extralaberinto situadas en la habitación experimental, así como por una clave individual que indica directamente la localización del reforzador. Finalmente, con objeto de examinar las estrategias de aprendizaje y memoria espacial que empleaban los animales para resolver la tarea, se realizaron ensayos de prueba en los que las dos fuentes de información fueron disociadas y puestas en conflicto, o bien fueron eliminadas las claves intralaberinto o las claves distales extralaberinto.

Método

Sujetos

Para la realización de este experimento, se utilizaron ocho carpas doradas (*Carrassius auratus*) adquiridas a un distribuidor local. Todos los animales medían entre 9 y 14 cms. de longitud y fueron mantenidos al menos durante un mes antes del inicio de los experimentos en pequeños grupos en acuarios de cristal de 200 litros, con agua aireada y filtrada a $20^{\circ}\text{C}\pm 2^{\circ}$. Los animales estuvieron sometidos a un ciclo diario de 14 horas de luz y 10 horas de oscuridad, y fueron alimentados dos veces al día.

Aparato

Se utilizó un laberinto elevado de cuatro brazos, construido con metacrilato transparente, excepto el suelo que era de metacrilato opaco de color blanco. Las dimensiones del laberinto eran las siguientes: los brazos medían 75 cms. de largo, 15 cms. de ancho y 20 cms. de altura, y se abrían a una plataforma central de 15 cms. de lado. En cada ensayo, la caja de salida se cerraba mediante una puerta de guillotina de plástico opaco de color blanco de 20 cms. de alto, situada a 15 cms. del extremo final del brazo usado como salida. La puerta se accionaba mediante un sistema de apertura manual a distancia. En cada ensayo de entrenamiento se usaron sólo tres de los brazos del aparato, bloqueándose el brazo no utilizado con una puerta de guillotina situada al inicio del brazo.

El laberinto fue colocado sobre una mesa giratoria con ruedas, para facilitar los cambios de posición y los desplazamientos. El laberinto quedaba emplazado a una altura de 50 cms. en el centro de un labora-

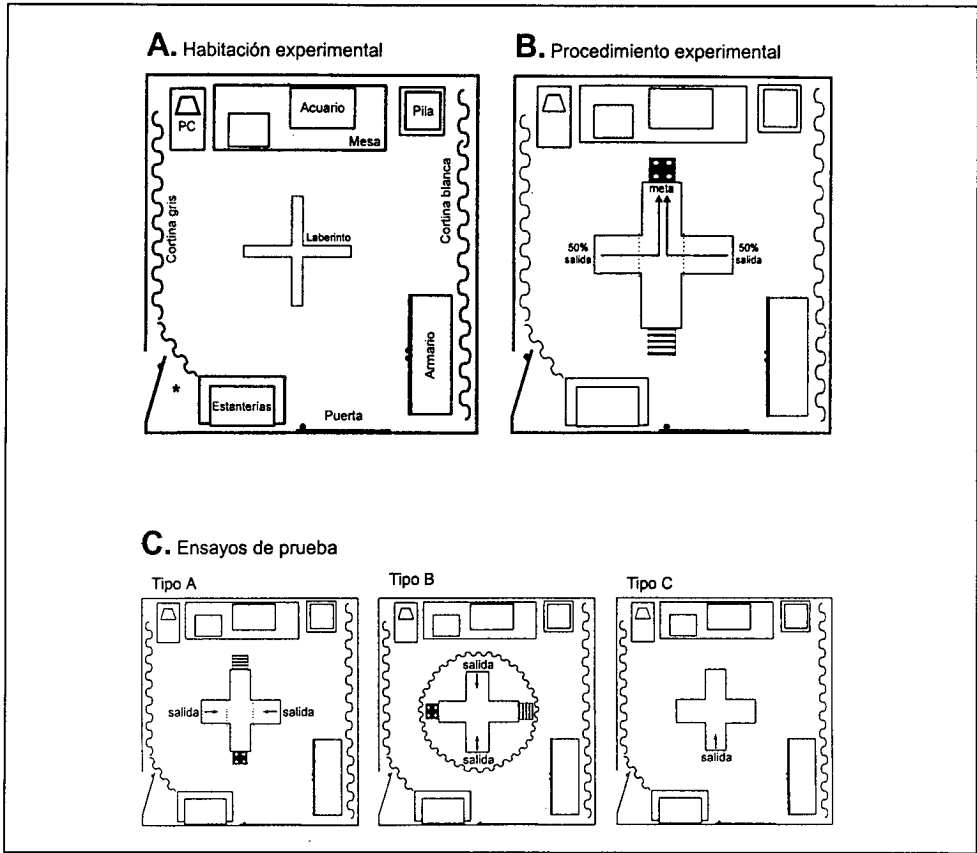


Figura 1. A. Representación esquemática a escala del laboratorio experimental, mostrando el laberinto y las diferentes claves distales extralaberinto. El asterisco marca la localización de la posición del experimentados durante los ensayos de entrenamiento y de prueba. B. *Entrenamiento*. Se muestran la posición de las dos claves intralaberinto en relación a la habitación experimental. Cada brazo de salida fue utilizado el 50% de los ensayos. Como se muestra en la figura, durante el entrenamiento y los ensayos de prueba tipo A, el brazo no utilizado fue bloqueado. C. *Ensayos de prueba*. Representación esquemática de los tres ensayos de prueba. En los ensayos tipo A la posición de las claves intralaberinto fue invertida. En el tipo B las claves visuales distales fueron ocultadas mediante unas cortinas que cubrían completamente el laberinto. En los ensayos tipo C, las claves intralaberinto fueron retiradas.

torio de 4.8 m. x 5 m. x 3.1 m. que contenía abundantes claves visuales como carteles, armarios, cortinas, etc. Cuatro lámparas halógenas de 100W de potencia situadas equidistantemente en el techo del laboratorio iluminaban el laberinto. En la figura 1A se muestra el plano del laboratorio con la indicación de la posición de varias de las

claves extralaberinto, así como la localización del laberinto durante los ensayos de entrenamiento. En el techo se dispuso un sistema de anclaje de cortinas que permitían la oclusión de las claves extralaberinto durante los ensayos de prueba. Durante los ensayos, el experimentador se colocaba detrás de una cortina, desde donde con-

trolaba la puerta del laberinto y registraba el comportamiento del animal a través de una pequeña abertura.

En el extremo final de cada brazo accesible se fijaba un comedero mediante una ventosa. El comedero consistía en una barra de metacrilato formando un ángulo de 90°, con un tubo de látex de 1.5 cms. de largo insertado en su extremo superior, dentro del cual podía introducirse una porción de alimento especial para peces de estanque (Tetrapond) de 20 ± 0.8 mg. de peso. El segmento superior del comedero era horizontal, y se encontraba elevado 3 cms. sobre el suelo del laberinto. El alimento no era visible dentro del comedero, pero el pez podía obtenerlo fácilmente por succión. En cada ensayo, sólo contenía alimento el comedero localizado en el brazo meta.

Antes de cada sesión, el laberinto se llenaba con agua a $20^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$ hasta una altura de 15 cms. El agua se mantenía constantemente aireada mediante un difusor situado en el extremo de cada brazo. Para evitar que los animales pudieran usar posibles claves intralaberinto no controladas para la solución de la tarea, el laberinto era rotado al azar entre las sesiones.

Procedimiento

Dos días antes del inicio del experimento los animales fueron privados de alimento. A partir de entonces los animales sólo recibieron las cinco porciones de alimento que obtenían cada día durante la sesión experimental. Tras los dos días de privación, los peces fueron entrenados para obtener el alimento del comedero. Para ello, los animales fueron colocados durante cuatro días consecutivos en un pequeño acuario provisto de un comedero,

el cual se volvía a rellenar hasta que el animal consumía cinco porciones de alimento. Durante esos mismos cuatro días se realizó la exposición al laberinto y a la sala experimental. Mediante sesiones de preexposición de una hora, se permitió a los animales explorar libremente todo el laberinto. Durante estas sesiones se retiraron los comederos y las puertas de guillotina. Tras la fase de preexposición los animales fueron privados de todo alimento durante dos días antes del inicio de la fase de entrenamiento.

Entrenamiento

Todos los animales fueron entrenados en un procedimiento mixto (lugar-guía), en el cual la meta ocupaba una posición constante en la habitación y además estaba directamente señalada por una clave proximal (intralaberinto). En el extremo final de cada uno de los dos brazos accesibles se colocó una clave visual intralaberinto. Las claves utilizadas fueron dos paneles cuadrados, de 15 x 15 cms., uno con cuatro franjas de color azul sobre un fondo rojo, y el otro con 4 círculos de color amarillo sobre un fondo verde. La posición de ambas claves con respecto al laboratorio permaneció constante durante todo el entrenamiento (véase figura 1B).

Para el entrenamiento se usaron dos brazos opuestos de salida, que se alternaban al azar (50% de las veces cada uno de ellos), permaneciendo constante la localización de la meta (figura 1B). Por tanto, para la resolución de esta tarea, los animales podían emplear tanto una estrategia de lugar, como una estrategia de guía. En cambio, otras estrategias, como por ejemplo una respuesta de giro, no sería adecuada para la resolución de la tarea, ya que

esta tarea requiere efectuar giros tanto a la izquierda como a la derecha, dependiendo de la localización de la salida.

La localización de la meta y la clave asociada a ella se contrabalanceó de forma que la mitad de los animales fueron reforzados en el brazo meta mostrado en la figura 1B y la otra mitad fueron reforzados en el brazo opuesto. Los peces fueron entrenados individualmente en sesiones diarias de cinco ensayos. Al comienzo de cada ensayo, el pez se colocaba cuidadosamente en la caja de salida, donde era confinado durante 10 segundos. Transcurrido ese tiempo la puerta de guillotina era levantada, y finalmente se la hacía descender una vez que el pez había abandonado la caja de salida. Se registraba una elección cada vez que la cola del pez cruzaba la entrada de un brazo. Los peces permanecían en el laberinto hasta que obtenían el reforzador (procedimiento de corrección) o hasta que transcurrían tres minutos desde que abandonaban la caja de salida. No obstante, el ensayo era considerado correcto sólo cuando la elección inicial era correcta. Una vez finalizado el ensayo, el animal era retirado del laberinto y devuelto al acuario de residencia durante un intervalo entre ensayos de 15 minutos. Se estableció un criterio de aprendizaje del 84% de aciertos en cinco sesiones consecutivas (21 elecciones correctas de 25 ensayos).

Ensayos de prueba

Los ensayos de prueba se diseñaron con objeto de estudiar si los animales resolvían la tarea en base a respuestas de lugar empleando las claves distales proporcionadas por la habitación, o si empleaban una estrategia de guía, basada en la orientación hacia la clave individual intralabe-

rinto asociada a la meta. Para conocer las estrategias utilizadas por los animales para la realización de la tarea, se realizaron tres tipos de ensayos de prueba (tipo A, B y C; figura 1C).

En el ensayo de prueba tipo A, el laberinto permaneció en su posición habitual en la habitación, pero la posición de las claves intralaberinto fue invertida, colocándose cada una en el brazo opuesto con respecto a la fase de entrenamiento (figura 1C). De esta forma se disociaban las elecciones basadas en una estrategia de lugar de las basadas en una estrategia de guía.

En el ensayo de prueba tipo B, el laberinto permaneció en su posición habitual en la habitación, pero fue completamente rodeado por una cortina que ocultaba la visión de las claves extralaberinto. Las claves intralaberinto fueron rotadas 90° en sentido antihorario con respecto a su posición en los ensayos de entrenamiento, y los animales partieron desde una nueva posición de salida, no utilizada durante el entrenamiento. Además, en estos ensayos, los cuatro brazos del laberinto permanecieron abiertos y el animal podía elegir entre los tres brazos disponibles (figura 1C). Por tanto, en este tipo de ensayo sólo era posible para el animal realizar elecciones en base a una estrategia de guía, quedando excluida la posibilidad de realizar elecciones de lugar en base a las claves visuales extralaberinto.

En el ensayo de prueba tipo C, el laberinto permaneció en su posición habitual en la habitación, pero fueron retiradas las claves intralaberinto, y los animales partieron desde una nueva posición que nunca fue empleada como punto de salida durante el entrenamiento. Como en los ensayos de prueba tipo B los animales podían elegir entre los tres brazos disponibles (figura

1C). Por lo tanto, durante estos ensayos se suprimió la posibilidad de realizar elecciones en base a una estrategia de guía.

Los ensayos de prueba se intercalaron pseudo-aleatoriamente entre los ensayos de entrenamiento una vez que los animales habían alcanzado el criterio de aprendizaje. Se realizaron un total de cuatro ensayos de prueba de cada tipo (12 en total). Nunca se realizó más de un ensayo de prueba por cada sesión de entrenamiento. Durante los ensayos de prueba no estaba disponible el reforzador en el laberinto, registrándose en estos ensayos tan sólo la primera elección, tras la cual el animal era retirado del laberinto. En base al brazo elegido, se consideró la elección realizada por el animal durante los ensayos de prueba como *respuesta de lugar* o *respuesta de guía*. Se consideraron respuestas de lugar aquellas en las que el animal alcanzaba el mismo lugar de la habitación en el que había sido reforzado durante los ensayos de entrenamiento, y respuesta de guía aquellas en las que el animal se dirigía al brazo donde estaba colocada la clave intralaberinto que había sido asociada a la meta durante el entrenamiento, independientemente del lugar de salida y de la dirección de giro. Todas las elecciones (de los ensayos tipo B y C), que no podían ser clasificadas en estas dos categorías se consideraron como *otras*.

Resultados

No se observaron diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de aciertos durante la fase de entrenamiento, ni en el porcentaje de elecciones durante los ensayos de prueba entre las condiciones contrabalanceadas del experimento (Mann-Whitney, todas las $U \geq 1$, todas las $p > 0.11$), por lo tanto los datos de esas dos

condiciones se muestran agrupados en todas las puntuaciones medias. Durante las primeras sesiones de entrenamiento los animales mostraron un porcentaje de aciertos próximo al azar (43.33 ± 8.02). Sin embargo, con el transcurso de las sesiones siguientes la ejecución mejoró progresivamente hasta alcanzar el criterio establecido, cometiendo los animales una media de errores de 27.5 ± 1.43 , y empleando una media de 15.5 ± 1.45 sesiones hasta alcanzar el criterio de aprendizaje establecido.

Ensayos de prueba

En la figura 2 se muestran los resultados de los ensayos de prueba. En el ensayo de prueba tipo A, en el que las respuestas de lugar y de guía eran incompatibles entre sí, los animales no mostraron ninguna diferencia estadísticamente significativa en a estos dos tipos de respuesta (Wilcoxon $Z = 0.70$, $p = 0.48$, figura 2). Por su parte, en el ensayo de prueba tipo B, en el cual las claves distales extralaberinto quedaban ocultas por una cortina que rodeaba el laberinto, los animales mostraron una marcada preferencia por el brazo que contenía la clave intralaberinto asociada a la meta durante el entrenamiento, existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre las respuestas de guía y las respuestas dirigidas a cualquiera de los otros dos brazos (Friedman, $\chi^2_{(2)} = 9.3$, $p = 0.01$, figura 2). Por último, en el ensayo de prueba tipo C, en el que las claves intralaberinto fueron retiradas y los animales partieron desde una posición nueva (no utilizada durante los ensayos de entrenamiento), los sujetos eligieron preferentemente el brazo localizado en el mismo lugar de la habitación donde fueron reforzados durante el entrenamiento (Friedman, $\chi^2_{(2)} = 9.23$, $p < 0.01$, figura 2).

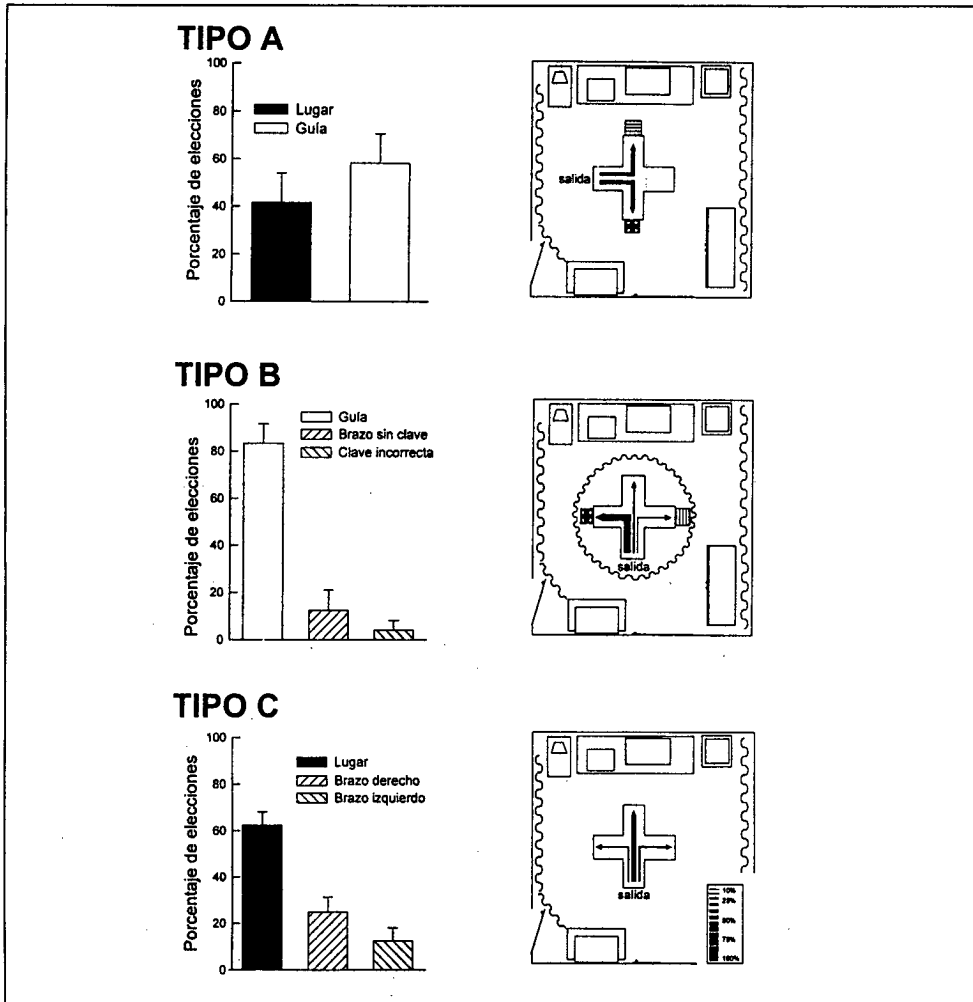


Figura 2. Resultados de los ensayos de prueba. *Izquierda*. Porcentaje medio de elecciones ($\pm EE$) durante los ensayos de prueba tipo A, B y C. *Derecha*. Representación esquemática de las trayectorias durante los ensayos de prueba. Las flechas indican las trayectorias tomadas desde la posición de partida y su grosor el porcentaje de elecciones realizadas a un brazo particular.

Discusión

Durante los ensayos de entrenamiento el reforzador se localizó siempre en el mismo lugar de la habitación y su posición en el laberinto estuvo señalizada por una clave visual intralaberinto conspicua. Por lo

tanto, las carpas doradas podían aprender a resolver la tarea en base a las relaciones espaciales entre las claves distales extralaberinto y la localización de la meta (estrategia de lugar), o bien en base a una respuesta de aproximación a la clave intralaberinto asociada con el reforzador (estrategia

gia de guía). Una vez que los peces hubieron aprendido a resolver la tarea, se procedió a la realización de los ensayos de prueba diseñados para analizar el tipo de estrategias empleadas por los animales.

En los ensayos de prueba tipo A (figuras 1C y 2), en contraste con la situación de entrenamiento, las claves intralabirinto se presentaron disociadas del lugar meta en la habitación experimental, haciendo incompatible una respuesta de lugar con una respuesta de guía. Esta circunstancia obligó a los animales a elegir en esos ensayos entre una de las dos respuestas, que en este caso se presentaban incompatibles: navegar hacia el lugar donde había obtenido el reforzador durante el entrenamiento (respuesta de lugar), o bien aproximarse hacia la clave intralabirinto que había aparecido asociada con el reforzador durante los ensayos de entrenamiento (respuesta de guía). Los resultados muestran que los peces eligieron con la misma frecuencia el brazo del labirinto correspondiente a una respuesta de lugar y el correspondiente a una respuesta de guía (figura 2). Estos resultados podrían ser interpretados en el sentido de que el pez usa cooperativamente ambas estrategias (lugar y guía) para resolver la tarea. Esta conclusión se ve apoyada así mismo por los resultados obtenidos en los ensayos de prueba tipo B y C (figura 1C y 2), en los cuales los peces eligen independientemente entre una estrategia de guía o de lugar para ejecutar correctamente dependiendo del tipo de información accesible en cada situación.

Estudios previos sugieren que las estrategias de lugar usadas por este pez teleosteo podrían estar basadas en representaciones aloécnicas o sistemas de mapeo cognitivo (López y otros, 1999a; O'Keefe y Nadel, 1978; Rodríguez y otros,

1994; Salas y otros, 1996b). Estos estudios revelan que los peces entrenados en procedimientos de lugar son capaces de alcanzar la meta aun cuando parten desde lugares nuevos o desde localizaciones nunca visitadas en el recinto experimental. La habilidad de estos animales para elegir espontáneamente la trayectoria más apropiada hasta la meta desde nuevas localizaciones dentro de un entorno familiar, para usar nuevas rutas sin entrenamiento previo, para utilizar una combinación de claves distales como puntos de referencia indirectos y de reorganizar de forma rápida y flexible su conducta espacial (Ingle y Sahagian, 1973; López y otros, 1999a; Rodríguez y otros, 1994; Salas y otros, 1996a,b; Warburton, 1990), indicaría que estos animales poseen la capacidad para discriminar y representar las relaciones espaciales del entorno mediante un sistema de referencia aloécnicoo geocéntrico, no centrado en el propio sujeto (Gallistel, 1990; O'Keefe y Nadel, 1978; Tolman, 1948).

Los resultados de los ensayos de prueba del presente experimento sugieren que la carpa dorada podría emplear simultáneamente dos estrategias de aprendizaje (una estrategia de lugar y una estrategia de guía) para resolver la tarea. Se ha descrito previamente que los peces y otros vertebrados podrían usar simultáneamente y de forma cooperativa diferentes estrategias de aprendizaje y memoria espacial (peces: Reese, 1989; Rodríguez y otros, 1994; Roitblat y otros, 1982; mamíferos: Dale e Innis, 1986; McDonald y White, 1994; Schenk y Morris, 1985; Whishaw, 1989; Whishaw y Mittleman, 1986; aves: Broedbeck, 1994; Chappel y Guilford, 1995; Clayton y Krebs, 1994; Galiardo y otros, 1996; Spetch y Edwards, 1987; Strasser y Bingman, 1996). Por ejemplo, el

salmón *Oncorhynchus nerka* puede emplear diferentes estrategias espaciales para orientarse en diferentes situaciones. Cuando estos animales son sometidos a un campo magnético cambiante se orientan por las claves visuales cuando éstas están disponibles. Durante la noche, o cuando los tanques se cubren con un material opaco, se orientan según la dirección magnética (Quinn, 1980; Quinn y Brannon, 1982). Usualmente la naturaleza no proporciona información espacial contradictoria, por lo que puede esperarse que el uso de múltiples sistemas de orientación incremente la eficiencia en la navegación en un ambiente con claves redundantes. De hecho, el uso de estrategias espaciales múltiples parece ser lo común en vertebrados (véase Able, 1991). Así mismo, el uso combinado de estrategias de taxón y de lugar es predicho por la teoría de cartografía cognitiva (O'Keefe y Nadel, 1978), la cual propone que los sistemas de cartografía cognitiva y de taxón no son mutuamente excluyentes, sino que pueden operar de forma conjunta (O'Keefe y Nadel, 1978).

Sin embargo, cabrían otras interpretaciones alternativas de los resultados obtenidos en el ensayo de prueba tipo A (figura 2) en el que la información suministrada por las claves extralaberinto e intralaberinto se presentan disociadas. Una explicación alternativa de estos resultados podría ser la de que la disociación lugar-guía podría alterar la ejecución de los animales, que elegirían al azar durante esa prueba. Por ejemplo, los animales podrían haber aprendido una representación de la localización de la meta en la que varios elementos de la situación (incluidos claves intralaberinto y extralaberinto) no fueran tratados independientemente, sino más bien combinados en una representación com-

pleta del entorno (Eichenbaum y otros, 1990; 1994; O'Keefe y Nadel, 1978; Strasser y Bingman, 1997). Como consecuencia del cambio en las relaciones de los estímulos durante este ensayo de prueba, los peces no habrían sido capaces de reorganizar la información y alcanzar la meta, ejecutando al azar. Sin embargo, esa hipótesis sobre la ejecución de los animales en los ensayos de prueba tipo A, aunque plausible, parece improbable en base a diferentes argumentos. La ejecución de los peces en los ensayos de prueba tipo B y C (figura 2) contradicen la posibilidad de que los animales aprendieran una representación que combinara la información intralaberinto y extralaberinto. Los resultados de los ensayos tipo B y C, en los que los peces ejecutaron de forma correcta en base a la información suministrada por las claves extralaberinto e intralaberinto, indicarían un procesamiento separado de las dos fuentes de información o bien que la representación mnémica que forman esos animales es altamente flexible y resistente a la pérdida parcial de información. Otra interpretación alternativa a los resultados obtenidos en los ensayos de prueba tipo A podría ser la de que los cambios introducidos en la situación experimental durante este tipo de ensayo podrían inducir en los animales a considerar que se encuentran en una situación de aprendizaje completamente nueva (Nadel y Willner, 1980; Nadel y otros, 1985). Sin embargo, si los cambios en la situación experimental durante los ensayos tipo A deterioran la ejecución porque los animales consideran esta situación de prueba como un nuevo contexto de aprendizaje, cabría esperar que se hubiera obtenido el mismo resultado en el ensayo tipo B, en el que el cambio en el contexto es incluso más pronunciado que

en el ensayo tipo A (se eliminaron simultáneamente todas las claves extralaberinto mediante el procedimiento de rodear completamente el laberinto con una cortina oscura). Sin embargo, a pesar del cambio masivo en el contexto experimental durante el ensayo tipo B, los peces ejecutaron durante estos ensayos de forma adecuada en base a la información disponible (figura 2). Es más, en un trabajo previo (Rodríguez y otros, 1994), en el que los peces fueron entrenados para hallar alimento en un laberinto de 4 brazos siguiendo un procedimiento similar al aquí empleado, aporta también argumentos en contra de esta última hipótesis. En el experimento de Rodríguez y otros (1994) los animales fueron entrenados para elegir el brazo del laberinto correspondiente con un lugar en la habitación y con un giro de 90% simultáneamente. En este caso el procedimiento difería del utilizado en el presente experimento en que los peces podían elegir simultáneamente entre los tres brazos del laberinto durante los ensayos de prueba en los que fueron disociadas las respuestas de lugar y de giro. De esos tres brazos sólo dos de ellos correspondían con una respuesta de lugar o de guía. Los animales eligieron preferentemente los brazos correspondientes con una estrategia de giro o de lugar. Este patrón de respuesta no refleja un proceso aleatorio, dado que el tercer brazo, cuya elección no se correspondía con estrategias de lugar o de giro, fue escasamente elegido, por lo que se podría concluir que los peces pueden usar ambas estrategias simultáneamente.

Los resultados de los ensayos de prueba tipo B y C (figura 2) permiten así mismo descartar la posibilidad de que los peces del presente experimento estuvieran empleando otras estrategias diferentes para

resolver la tarea. Por ejemplo, se ha demostrado que diversas especies de peces pueden emplear diferentes sentidos direccionales para orientarse, como por ejemplo, claves celestes (la posición del sol o las estrellas, la luz polarizada, etc) o bien estímulos geomagnéticos, tanto en condiciones naturales como de laboratorio (Quinn, 1980; Quinn y Brannon, 1982; Quinn, Merrill y Brannon, 1981; Walker, 1984; para una revisión véase Smith, 1985). A pesar de ello, los ensayos de prueba tipo B y C indican que las carpas doradas del presente experimento no resolvieron la tarea empleando un *sentido direccional* (por ejemplo, un sentido geomagnético), ya que en estos ensayos navegan correctamente hacia la meta en direcciones absolutas o geográficas diferentes a las empleadas en los ensayos de entrenamiento. Estos resultados no son sorprendentes si tenemos en cuenta que los intentos deliberados de condicionar carpas doradas a responder a un campo magnético han sido infructuosos (Walker y Bitterman, 1986).

Por último, los resultados de los ensayos de prueba tipo A, B y C sugieren que, al menos en la presente situación experimental, los peces no muestran preferencia por una de las dos fuentes de información (claves múltiples extralaberinto vs. clave individual intralaberinto), sino que usan ambas simultáneamente para localizar la meta. Se ha descrito previamente, que al igual que en el presente trabajo, las carpas doradas entrenadas para encontrar el reforzador en un laberinto radial de cuatro brazos en base tanto a la información espacial proporcionada por las claves visuales distales extralaberinto como por un giro egocéntrico, no emplean preferentemente ninguno de esos dos tipos de información, sino más bien ambos simultáneamente

(Rodríguez y otros, 1994; Salas y otros, 1996b). Este aspecto de los presentes resultados son contradictorios con los de un experimento clásico (Mariscal, 1972) que muestra que el pez teleósteo *Amphiprion*, que vive habitualmente entre los tentáculos protectores de las anémonas marinas, emplea preferentemente la información espacial o de lugar antes que la información visual local para localizar su lugar de residencia. Cuando la anémona sobre la que vive es desplazada en el acuario experimental, el pez regresa a la localización que ocupaba la anémona con anterioridad, aunque ésta esté situada, perfectamente visible, sólo a unos centímetros del lugar original (Mariscal, 1972). Diversos trabajos en aves sugieren que el tipo de información utilizada para la localización de la meta puede diferir dependiendo de diferentes parámetros, como por ejemplo el contexto experimental (entorno de laboratorio vs. entorno natural), el tipo de conducta mostrada por los animales (por ejemplo, forrajeo vs. orientación), o bien la especie utilizada. Por ejemplo, en entornos naturales, tanto el córvido *Aphelocoma coerulescens* (Wiltschko y Balda, 1989), como las palomas mensajeras (Chappell y Guilford, 1995) emplean preferentemente un sentido direccional basado en la posición solar (brújula solar) para localizar la meta, a pesar de la presencia de claves visuales conspicuas señalizadoras de la posición de la meta. Los estudios de laboratorio también muestran una preferencia por la información espacial acerca de la localización de la meta (basada en las claves visuales distales de la habitación) sobre las claves proximales (marcas o comederos) en los páridos acaparadores de alimento, *Parus atricapillus* (Brodbek, 1994) y *Parus palustris* (Clayton y Krebs, 1994). Así

mismo, los colibríes emplean preferentemente la información espacial sobre la localización de las flores que visita preferentemente sobre el color, la forma u otras características visuales que presentan esas flores (Healy y Hurly, 1998). Por el contrario, las aves no acaparadoras de alimento, como el pinzón, *Junco hyemalis* (Broedbeck, 1994), los córvidos, *Barrulus glandarius* y *Corvus monedula* (Clayton y Krebs, 1994), emplean indistintamente las claves proximales y la información distal proporcionada por la habitación. Es más, parece ser que las palomas mensajeras emplean la información sobre la localización de la meta durante los vuelos de reconocimiento del palomar, pero que en entornos de laboratorio en los que las aves deben reconocer la posición del reforzador, emplean indiferentemente la información distal o proximal para localizar la meta (Strasser y Bingman, 1996).

Los presentes resultados se suman a otros obtenidos previamente que sugieren que los peces teleósteos, al igual que los mamíferos, las aves y los reptiles (véase Bingman, 1992; Thinus-Blanc, 1996), emplean estrategias de aprendizaje de lugar y de guía para orientarse y localizar una meta (López y otros, 1999a; Rodríguez y otros, 1994; Salas y otros, 1996a). Así mismo, los presentes resultados aportan evidencia adicional de que tales estrategias están basadas en sistemas de aprendizaje y memoria que pueden funcionar en paralelo. Es más, estudios previos sobre los efectos de lesiones cerebrales en peces teleósteos entrenados en diferentes tareas espaciales apoyan fuertemente la idea de que están presentes en estos animales diferentes sistemas de aprendizaje y memoria espacial. Así, la ablación del telencéfalo produce deficiencias selectivas en tareas que

requieren la localización de la meta mediante estrategias de lugar, pero no en aquellas que pueden ser resueltas mediante estrategias egocéntricas o discriminaciones no espaciales (Broglia, 1997; Salas y otros, 1996a,b). Estos resultados son similares a los observados en mamíferos, aves y reptiles con lesiones en la formación del hipocampo o córtex medial, en los que se observan deficiencias en la ejecución de tareas espaciales, pero no en tareas basadas en estrategias de guía mediante una clave visual individual o discriminaciones no espaciales (Bingman y Mench, 1990; Colombo, Cawley y Broadbent, 1997; Fremouw y otros, 1997; López, 1999; Morris y otros, 1982; Okaichi, 1987; Sherry y Vaccarino, 1989). En conclusión, los presentes resultados aportan evidencia adicional de que están presentes en los vertebrados, incluyendo los peces, al menos dos sistemas paralelos de codificación espacial. Los peces vivientes comparten un antepasado común con los tetrápodos actuales (Carroll, 1988; Northcutt, 1995), y todos ellos podrían haber conservado con pocas modificaciones algunas características comunes en su organización neural y conductual (Bingman, 1992; Braford, 1995; Elderidge y Cracraft, 1980; Northcutt, 1984, 1995). La presencia en peces, reptiles, aves y mamíferos de sistemas de aprendizaje y memoria con propiedades conductuales y bases neurales similares sugiere que esos sistemas múltiples podrían haber aparecido muy temprano en la historia filogenética de los vertebrados.

Referencias

Able, K.P. (1991). Common themes and variations in animal orientation systems. *American Zoologist*, 31, 157-167.

- Balda, R.P. y Turek, R.J. (1984). The cache-recovery system as an example of memory capabilities in Clark's nutcrackers. En H.L. Roitblat, T.G. Bever y H.S. Terrace (Eds.) *Animal Cognition*, (pp. 513-532). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Bingman, V.P. (1992). The importance of comparative studies and ecological validity for understanding hippocampal structure and cognitive function. *Hippocampus*, 2, 213-220.
- Bingman V.P. y Mench J. (1990) Homing behavior of hippocampus and parahippocampus lesioned pigeons following short-distance releases. *Behavioural Brain Research*, 40, 227-238.
- Braford, M.R. (1995). Comparative aspects of forebrain organization in ray-finned fishes: touchstones or not? *Brain Behavior and Evolution*, 46, 259-274.
- Brodbeck, D.R. (1994). Memory for spatial and local cues: A comparison of a storing and non storing species. *Animal Learning & Behavior*, 22, 119-133.
- Broglia, C. (1997). *Implicación de diferentes áreas telencefálicas en el aprendizaje y la memoria espacial en el carpín dorado (Carassius auratus)*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- Butler, A. (1994). The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: cladistic analysis and new hypothesis. *Brain Research Reviews*, 19, 66-101.
- Carroll, R.L. (1988). *Vertebrate paleontology and evolution*. Nueva York: W.H. Freeman..
- Chappell, J., y Guilford, R.T. (1995). Homing pigeons primarily use the sun compass rather than fixed directional visual cues in an open-field arena food-

- searching task. *Proceedings of the Royal Society of London*, 260, 59-63.
- Clayton, N.S., y Krebs, J.R. (1994). Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology*, 174, 371-379.
- Collet, T.S., Cartwright, B.A. y Smith, B.A. (1986). Landmark learning and visuo-spatial memories in gerbils. *Journal of Comparative Physiology*, 158, 835-851.
- Colombo, M., Cawley, S., y Broadbent, N. (1997). The effects of hippocampal and area parahippocampalis lesions in pigeons: II. Concurrent discrimination and spatial memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 50, 172-189.
- Dale, R.H., y Innis, N.K. (1986). Interactions between response stereotypy and memory strategies on the eight-arm radial maze. *Behavioural Brain Research*, 19, 17-25.
- 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.
- Eichenbaum, H., Otto, T., y Cohen, N.J. (1992). The hippocampus -what does it do? *Behavioral and Neural Biology*, 57, 2-36.
- Eichenbaum, H., Otto, T., y Cohen, N.J. (1994). Two functional components of the hippocampal memory system. *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 449-518.
- Eichenbaum, H., Stewart, C., y Morris, R.G.M. (1990). Hippocampal representation in spatial memory. *Journal of Neuroscience*, 10, 3531-3542.
- Eldredge, N., y Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patterns 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.
- Gagliardo, A., Mazzotto, M., y Bingman, V.P. (1996). Hippocampal lesion effects on learning strategies in homing pigeons. *Proceedings of the Royal Society of London*, 263, 529-534.
- Gallistel. C.R. (1990). *The Organization of Learning*. Cambridge: MIT Press.
- Good, M. (1987). The effects of hippocampal-area parahippocampalis lesions on discrimination learning in the pigeon. *Behavioural Brain Research*, 31, 207-220.
- Greenwood, P.H., Miles, R.S., y Patterson, C. (1973). *In Interrelationships of fishes*. Londres: Academic Press.
- Healy, S.D. y Hurly, T.A. (1998) Rufous Hummingbirds' (*Selasphorus rufus*) memory for flowers: patterns or actual spatial locations? *Journal of Experimental Psychology*, 24, 396-404.
- Ingle, D.J., y Sahagian, D. (1973). Solution of a spatial constancy problem by goldfish. *Physiological Psychology*, 1, 83-84.
- Lauder, G.V., y Liem, K.F. (1983). Patterns of diversity and evolution in ray-finned fishes. En R.G. Northcutt y R.E. Davis (Eds.) *Fish Neurobiology*, Vol. 1 (pp. 1-24). Ann Arbor: The University of Michigan Press.
- López, J.C. (1999). *Memoria espacial y córtex medial en la tortuga Pseudemys scripta*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- López, J.C., Broglio, C., Rodríguez, F., Thinus-Blanc, C., y Salas, C. (1999a).

- Multiple spatial learning strategies in goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*, 2, 109-120.
- López, J.C., Broglio, C., Rodríguez, F., Thinus-Blanc, C., y Salas, C. (1999b). Reversal learning deficits in a spatial task but not in a cued one after telencephalic ablation in goldfish. *Behavioral Brain Research* (en prensa).
- Mackintosh, N.J. (1988). Approaches to the study of animal intelligence. *British Journal of Psychology*, 79, 509-525.
- Macphail, E.M. (1993) *The neuroscience of animal intelligence: from the seahare to the seahorse*. Nueva York: Columbia University Press.
- Mariscal, R.N. (1972). The behavior of the symbiotic fish and anemones. En H.E. Winn y B.L. Olla (Eds.) *The behavior of marine animals* (pp. 335-339). Nueva York: Plenum Press.
- Mazmanian, D.S. y Roberts, W.A. (1983). Spatial memory in rats under restricted viewing conditions. *Learning and Motivation*, 14, 123-139.
- McDonald, R.J., y White, N.M. (1994). Parallel information processing in the water maze: evidence for independent memory system involving dorsal striatum and hippocampus. *Behavioral and Neural Biology*, 61, 260-270.
- Morris, R.G.M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.
- Morris, R.G.M., 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. (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* (pp. 39-63). Cambridge: MIT Press.
- Nadel, L. y Willner, J. (1980). Context and conditioning: A place for space. *Physiological Psychology*, 8, 218-228.
- Nadel, L. Willner, J. y Kurz, E.M. (1985). Cognitive maps and environment context. En P.D. Balsam y A. Tomie (Eds.) *Context and Learning*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Nieuwenhuys, R., y Meek, J. (1990). The telencephalon of sarcopteriginan fishes. En E.J. Jones y A. Peters (Eds.) *Cerebral Cortex. Vol. 8. Comparative structure and evolution of the cerebral cortex. Part 1* (pp. 75-106). Nueva York: Plenum Press.
- Nieuwenhuys, R., Ten Donkelaar, H.J., y Nicholson, C. (1998). *The central nervous system of vertebrates*. Berlín: Springer-Verlag.
- 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.
- Northcutt, R.G., y Braford, 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). Nueva York: Plenum Press..
- Okaichi, H. (1987). Performance and dominant strategies on place and cue tasks following hippocampal lesions in rats. *Psychobiology*, 15, 58-63.

- 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.
- 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.
- Papini, M., Salas, C. y Muzio, R., M. (1999). Análisis comparativo del aprendizaje en vertebrados. *Revista Latinoamericana de Psicología*, *31*, 15-34.
- Patterson, C., y Rosen, D.E. (1977). Review of ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *158*, 81-172.
- Quinn, T.P. (1980). Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology*, *137*, 243-248
- Quinn, T.P., y Brannon, E.L. (1982). The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *Journal of Comparative Physiology*, *147*, 547-552.
- Quinn, T.P., Merrill, R.T. y Brannon, E.L. (1981). Magnetic field detection in sockeye salmon. *Journal of Experimental Zoology*, *217*, 137-142.
- Reese, E.S. (1989). Orientation behavior of butterflyfishes (family Chaetodontidae) on coral reefs: spatial learning of route specific landmarks and cognitive maps. *Environmental Biology of Fishes*, *25*, 79-86.
- 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 & Behavior*, *22*, 409-420.
- Roitblat, H.L., Tham, W., y Golub, L. (1982). Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze. *Animal Learning & Behavior*, *10*, 108-114.
- Salas, C., Broglio, C., Rodríguez, F., López, J.C., Portavella, M., y Torres, B. (1996a). Telencephalic ablation in goldfish impairs performance in a spatial constancy problem but not in a cued one. *Behavioural Brain Research*, *79*, 193-200.
- Salas, C., Rodríguez, F., Vargas, J.P., Durán, E., y Torres, B. (1996b). Spatial learning and memory deficits after telencephalic ablation in goldfish trained in place and turn maze procedures. *Behavioral Neuroscience*, *110*, 1-16.
- Salas, C., Herrero, L., Rodríguez, F., y Torres, B. (1997). Tectal codification of eye movements in goldfish studied by electrical microstimulation. *Neuroscience*, *78*, 271-288.
- Schacter, D.L., y Tulving, E. (1994). *Memory System*. Cambridge: MIT Press.
- Schenk, F., y Morris, R.G.M. (1985). Dissociation between components of spatial memory in rats after recovery from the effects of the retrohippocampal lesions. *Experimental Brain Research*, *58*, 11-28.
- 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. (1953). *The Major Features of Evolution*. Nueva York: Columbia University Press.
- Smith, R.J.F. (1985). *The Control of Fish Migration*. Berlín: Springer-Verlag.
- Spetch, M.L., y Edwards, C.A. (1987). Pigeons', *Columba livia*, use of global and local cues for spatial memory. *Animal Behaviour*, 36, 293-296.
- Strasser, R., y Bingman, V.P. (1996). The relative importance of location and feature cues for homing pigeons (*Columba livia*) goal recognition. *Journal of Comparative Psychology*, 110, 77-87.
- Strasser, R., y Bingman, V.P. (1997). Goal recognition and hippocampal formation in the homing pigeon (*Columba livia*). *Behavioral Neuroscience*, 111, 1245-1256.
- Striedter, G.F. (1997). The telencephalon of tetrapods in evolution. *Brain Behavior and Evolution*, 49, 179-213.
- 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.
- Thinus-Blanc, C. (1996). *Animal Spatial Cognition*. *Behavioral and Neural Approaches*. Singapore: World Scientific.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189-208.
- Walker, M.M. (1984). Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Journal of Comparative Physiology A*, 155, 673-679.
- Walker, M.M., y Bitterman, M.E. (1986). Attempts to train goldfish to respond to magnetic field stimuli. *Naturwissenschaften*, 73, 12-16.
- Warburton, K. (1990). The use of local landmarks by foraging goldfish. *Animal Behaviour*, 40, 500-505.
- Whishaw, I.Q. (1989). Dissociating performance and learning deficits on spatial navigation tasks in rats subjected to cholinergic muscarinic blockade. *Brain Research Bulletin*, 23, 347-358.
- Whishaw, I.Q., y Mittlèman, G. (1986). Visits to starts, routes and places by rats (*Rattus norvegicus*) in swimming pool navigation tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 422-431.
- Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics*. Nueva York: Wiley.
- Wiltschko, W. y Balda, R.P. (1989). Sun compass orientation in seed-catching Jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Comparative Physiology*, 164, 717-721.
- Winocur, G. (1980). The hippocampus and cue utilization. *Physiological Psychology*, 8, 280-288.