



Universidad de Sevilla. Facultad de Psicología  
Departamento de Psicología Experimental  
Área de Psicobiología

Estrategias de orientación espacial en  
niños de dos a diez años: estudio  
mediante tareas de navegación de  
pequeña y gran escala

Enrique Moraleda Barreno  
2009





Universidad de Sevilla. Facultad de Psicología  
Departamento de Psicología Experimental  
Área de Psicobiología

## Estrategias de orientación espacial en niños de dos a diez años: estudio mediante tareas de navegación de pequeña y gran escala

Trabajo presentado por Enrique Moraleda para optar al grado de Doctor en  
Psicología por la Universidad de Sevilla.

Los Directores

Antonia Gómez García

Fernando Rodríguez Fernández





Universidad de Sevilla. Facultad de Psicología

Enrique Moraleda Barreno  
2009



A Begoña y Mario

A mis padres

A Antonio y M<sup>a</sup> Carmen

A Miguel y Javier

A Paqui





## Agradecimientos

Quisiera expresar mi agradecimiento a Fernando Rodríguez, Toñi Gómez, Cosme Salas y el grupo de psicobiología de la Universidad de Sevilla por su paciencia y apoyo.

A Modesto Romero por su apoyo en tantos años y especialmente a María José Cayetano por su ayuda inestimable en la realización de este trabajo.

A Pilar Gayango por su esfuerzo educativo y por las facilidades que me ha proporcionado.

A todos los niños que participaron en los experimentos por su colaboración desinteresada.

A Begoña, Mari Pepa y Antonio por todo lo demás.



# ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>13</b>
1.1. SISTEMAS MÚLTIPLES DE NAVEGACIÓN ESPACIAL .....	15
1.2. BASES NEURALES DE LA NAVEGACIÓN ESPACIAL .....	30
1.2.1 HIPOCAMPO, MEMORIA Y PROCESAMIENTO ESPACIAL .....	32
1.2.2. INTEGRACIÓN DE LAS FUNCIONES ESPACIALES DEL HIPOCAMPO Y OTRAS ÁREAS CEREBRALES .....	50
1.3. NAVEGACIÓN Y APRENDIZAJE ESPACIAL EN NIÑOS .....	57
1.4. PLANTEAMIENTOS Y OBJETIVOS .....	88
<b>2. EXPERIMENTOS.....</b>	<b>91</b>
2.1. EXPERIMENTO 1. ESTRATEGIAS DE NAVEGACIÓN ESPACIAL EN NIÑOS DE 2 Y 3 AÑOS EN UN LABERINTO RADIAL DE CUATRO BRAZOS.....	91
2.1.1. <i>Métodos</i> .....	92
2.1.2. <i>Resultados</i> .....	98
2.2. EXPERIMENTO 2. ESTRATEGIAS DE NAVEGACIÓN ESPACIAL EN NIÑOS DE 3 Y 6 AÑOS EN UN LABERINTO CIRCULAR.....	102
2.2.1. <i>Métodos</i> .....	103
2.2.2. <i>Resultados</i> .....	109
2.3. EXPERIMENTO 3. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN EN NIÑOS DE 6 Y 10 AÑOS EN UN ENTORNO ESPACIAL A PEQUEÑA ESCALA .....	115
2.3.1. <i>Métodos</i> .....	116

2.3.2. Resultados .....	127
2.4. EXPERIMENTO 4. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN EN NIÑOS DE 6 A 10 AÑOS EN UN ENTORNO ESPACIAL A PEQUEÑA ESCALA EN UNA SITUACIÓN DE INCONSISTENCIA ENTRE LOS DIFERENTES MARCOS DE REFERENCIA. ...	145
2.4.1. Métodos .....	146
2.4.2. Resultados .....	154
<b>3. DISCUSIÓN .....</b>	<b>163</b>
3.1. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN ESPACIAL EN ENTORNOS NAVIGABLES .....	163
3.2. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN ESPACIAL EN UN ENTORNO A PEQUEÑA ESCALA .....	174
3.3. IMPLICACIONES DE ESTOS RESULTADOS PARA EL ESTUDIO DE LA MADURACIÓN DE DIFERENTES ÁREAS CEREBRALES.....	191
3.4. CONCLUSIONES.....	194
<b>4. BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>199</b>





# 1. INTRODUCCIÓN

El desarrollo de una conducta espacial precisa resulta imprescindible para la supervivencia y eficacia biológica de una gran cantidad de especies. Los animales deben ser capaces de escapar de los depredadores, encontrar comida, desplazarse a mejores entornos o buscar compañero sexual, y para ello necesitan recordar la ubicación de determinados lugares en los que encontraron refugio, comida o compañía y también deben ser capaces de dirigirse hacia allí desde diferentes puntos del espacio. De este modo, las presiones adaptativas constantes en la filogenia de los vertebrados han permitido que éstos desarrollen distintos sistemas de navegación y orientación espacial, de modo que la evolución ha moldeado mecanismos cerebrales que permitan representar los aspectos sensoriales y cognitivos de las relaciones espaciales del mundo exterior.

La manera en que los animales se desplazan a través de su entorno e interactúan con él es sin duda una de las cuestiones más interesantes que aborda la psicobiología, especialmente la rama que se dedica al estudio del procesamiento de la información espacial.

Existen diversos sistemas mediante los cuales los organismos son capaces de orientarse en el espacio y navegar por su entorno. Estos sistemas dependen de diferentes estructuras cerebrales y los animales pueden utilizarlos con gran flexibilidad, recurriendo a unos u otros según las demandas del entorno e incluso combinándolos de la forma más eficaz para alcanzar sus objetivos.

Son varias las regiones cerebrales implicadas en la percepción, cognición y acción espacial, especialmente el córtex parietal y el hipocampo. El lóbulo parietal ha sido identificado como el sustrato neural que permite la percepción y actuación dentro de un marco egocéntrico de referencia determinado por la posición de los ojos, la cabeza, los brazos y el

cuerpo. El hipocampo, en cambio, ha sido postulado como la estructura implicada en la navegación a través de espacios a gran escala y en la representación de las relaciones espaciales basadas en un marco de referencia aloécéntrico, independiente de la posición del sujeto (Burgess y cols, 1999, O'Keefe y Nadel, 1978).

La navegación espacial ha sido ampliamente investigada en todo el reino animal: mamíferos (Eichenbaum y cols, 1986; Eichenbaum y Cohen, 2001; Olton y cols, 1987; Redish, 1999; Sutherland y cols, 1989; Thinus-Blanc, 1996), aves (Bingman, 1990, 1992; Bingman y cols, 1995; Bingman y Gagliardo, 2006; Sherry y cols, 1992; Wieraszko y Ball, 1991), peces (Broglia y cols, 2003; Rodríguez y cols, 1994, 2006; Salas y cols, 2008), reptiles (Day, 2003; Font y Gómez, 1991; Grisham y Powers, 1990; Peterson, 1980) e incluso insectos (Capaldi y cols, 2000; Collett y Collett, 2002; Menzel y cols, 2000, 2001). Aunque más escasos, también existen estudios con humanos (Berthoz y cols, 1995; Epstein, 2008; Gibson y cols, 2007; Gillner y Mallot, 1998; Hermer y Vazquez, 1999; Kelly y Spetch, 2004; Loomis y cols, 1993; Wang y Simon, 1999; Wang y Spelke, 2002). Sin embargo, son pocos los que abordan la cuestión del desarrollo de estas capacidades cognitivas en la infancia (Lourenco y Huttenlocher, 2008; Nardini y cols, 2006; Smith y cols, 2008; Spelke, 2000).

Este trabajo pretende realizar un estudio detallado de las estrategias de aprendizaje espacial en niños de dos a diez años, utilizando una gran variedad de procedimientos experimentales en entornos de pequeño y gran tamaño, que permiten además la realización de múltiples ensayos de prueba para poner de manifiesto las fuentes de información espacial que emplean los niños para la resolución de la tarea. A continuación expondremos cuáles son los diferentes sistemas de navegación espacial y los mecanismos cerebrales que permiten desarrollarlos, para posteriormente revisar los estudios sobre navegación espacial en niños.



## **1.1. SISTEMAS MÚLTIPLES DE NAVEGACIÓN ESPACIAL**

La navegación espacial es una conducta compleja caracterizada por el desarrollo de movimientos autocontrolados en el espacio que están dirigidos a localizar un determinado lugar. Existen muchas circunstancias en las que los organismos requieren de elaboradas capacidades de cognición espacial para adaptarse a las demandas del ambiente. Pueden verse obligados a escapar del peligro, volver al lugar donde almacenaron comida o a la zona donde es frecuente que se encuentren sus presas. Para ello deben poseer una adecuada capacidad para desplazarse a través del espacio.

El espacio posee unas características que lo hacen especial y diferente al resto de las propiedades del entorno. El espacio difiere del color, del movimiento y de otras propiedades contingentes de los objetos y del universo físico en que mientras éstas pueden ser eliminadas del medio, el espacio no puede desaparecer (Nadel, 1995; O'Keefe y Nadel, 1978). El espacio es una propiedad "ineliminable" de nuestra experiencia del mundo. De hecho, la información espacial es tan relevante que existen varios sistemas cerebrales dedicados a representar diferentes aspectos de la misma. La principal distinción se produce entre sistemas espaciales egocéntricos y allocéntricos. En el espacio egocéntrico el cuerpo es la referencia para la localización de los estímulos, mientras que el espacio allocéntrico es una propiedad inherente al entorno, es espacio fijado y objetivo, extrapersonal, e independiente de la posición actual del observador.

Una enorme cantidad de experimentos de laboratorio que emplean variados tipos de laberintos demuestran que los vertebrados usan distintas estrategias basadas en diferentes sistemas de aprendizaje y memoria y que implican distintos sustratos neurales (Bingman, 1992; Burgess y cols, 1999; Cheng, 2008; Eichenbaum, 1999; Jeffery y cols, 2003; Nadel, 1991; Salas y

cols, 2008; Thinus-Blanc, 1996). Los animales utilizan tanto estrategias de guía directa en las que una clave marca directamente la meta como estrategias aloécnicas basadas en la constelación de claves disponibles (Fremouw y cols, 1997; Good, 1987; López y cols, 1999a, 1999b; Morris y cols, 1982; Okaichi, 1987; Rodríguez y cols, 2002; Sherry y Vaccarino, 1989).

Los animales entrenados en estrategias puramente aloécnicas codifican la localización como un todo y su ejecución es resistente a la pérdida parcial de información. El aprendizaje de constancia espacial es rápido y flexible pero vulnerable a la pérdida de elementos constituyentes de la representación como por ejemplo la geometría del entorno. Por el contrario los animales entrenados en el uso de claves directas usan una información muy limitada, por lo que cualquier cambio que altere la geometría del ambiente les resulta irrelevante, solo la desaparición o desplazamiento de la clave directa que les marca la meta les altera la conducta espacial. Además, un amplio conjunto de datos procedentes de la psicobiología comparada sugiere que estos dos sistemas de navegación deben haber aparecido muy pronto en la historia evolutiva de los vertebrados (Broglia y cols, 2005; Salas y cols, 2003). Sin embargo, la investigación encaminada a diferenciar las estrategias aloécnicas y egocéntricas en el aprendizaje espacial en humanos es muy escasa.

Estos sistemas de navegación no son mutuamente excluyentes sino que resulta habitual que se utilicen de forma conjunta (Nadel y Hardt, 2004). Diferentes investigaciones muestran que la utilización en paralelo de marcos de referencia definidos por el propio cuerpo y marcos de referencia definidos por el ambiente circundante tiene efectos aditivos sobre la precisión en la resolución de la tarea (Simons y Wang, 1988; Wang y Simons 1999). La elección de una u otra modalidad de navegación varía de acuerdo con los requerimientos de la tarea.

## **Estrategias táxicas y estrategias cartográficas**

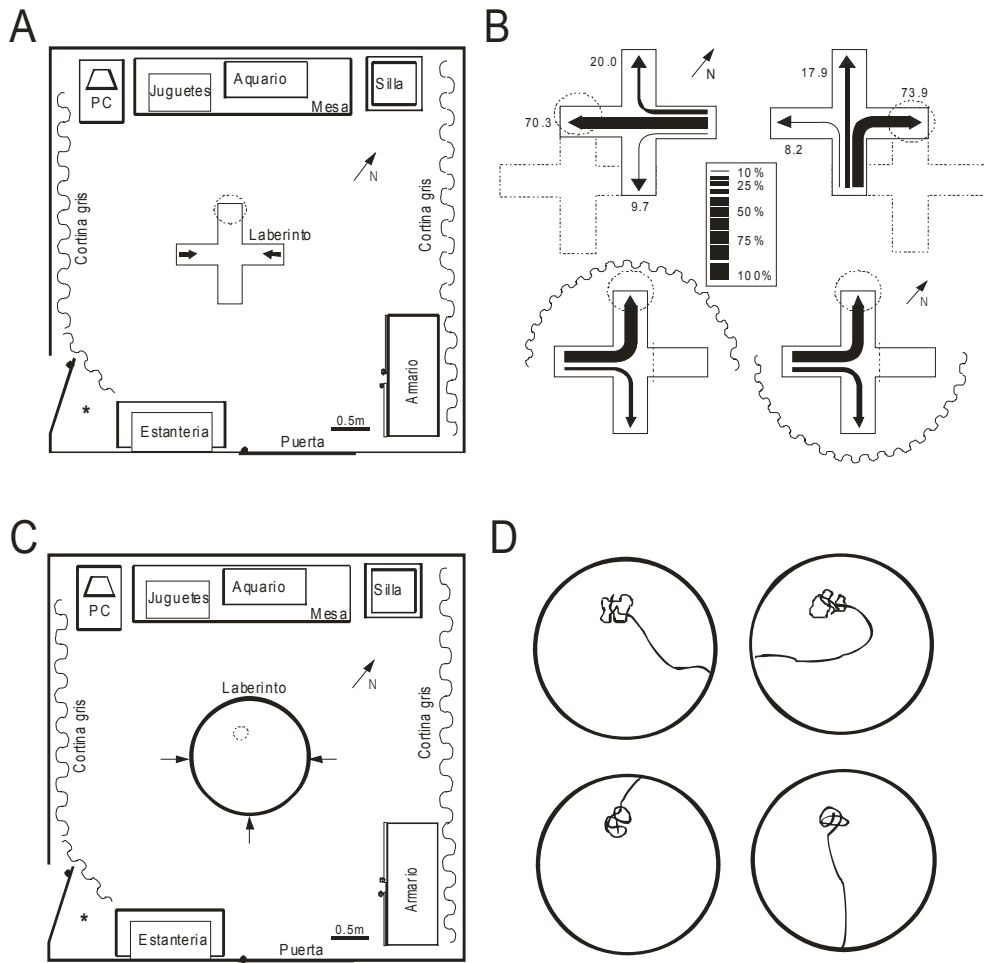
Como hemos comentado, los vertebrados usan distintas estrategias de navegación en función de la situación estimular, cada una de las cuales implica distintos substratos neurales (Benhamou y Poucet, 1998; Broglio y cols, 2003; Fremouw y cols, 1997; Good, 1987; Morris y cols, 1982; Okaichi, 1987; Rodríguez y cols, 2006; Salas y cols, 2008; Sherry y Vaccarino, 1989). En 1978 O'Keefe y Nadel realizaron una clasificación de los modos de representación del espacio en el sistema nervioso. Estos autores diferencian dos principales tipos de estrategias de navegación: estrategias táxicas y estrategias cartográficas.

Las *estrategias táxicas* son de carácter egocéntrico e incluyen a aquellas que pueden desarrollarse a través del aprendizaje de orientación o dirección y el aprendizaje de guía. En la estrategia de *dirección* se utilizará información basada en un sistema motor/propioceptivo para realizar giros estereotipados. Este aprendizaje no implica relaciones entre las distintas claves del entorno, sino una repetición de giros y movimientos corporales. Es decir, para encontrar la meta partiendo desde un punto determinado, el animal aprende que debe realizar primero un determinado giro, luego otro, y así seguir hasta que encuentre la meta. En la estrategia de *guía* se establecen asociaciones entre un estímulo y la meta, los animales aprenden a aproximarse a estímulos señal que se asocian con la meta. Es decir, se aprende que la meta se encuentra junto a un estímulo particular. Esta estrategia, tampoco requiere establecer relaciones entre los distintos objetos del entorno. Estas estrategias de navegación táxicas se explican mediante simples procesos asociativos del condicionamiento clásico e instrumental.

Las *estrategias cartográficas* son de carácter allocéntrico y se basan en la localización de un lugar por la memoria de la configuración de las claves que se encuentran en el entorno circundante. Es decir, se representará la relación entre la distancia, dirección y posición de las claves estímulo de

modo que el sujeto forma un mapa cognitivo que incluye las relaciones espaciales entre los diferentes elementos del entorno. Cuando es necesario desplazarse hasta un lugar, el animal calcula su propia posición para luego dirigirse hacia la meta, que se define por estas relaciones espaciales entre las claves del ambiente. En este caso se produciría no solo el aprendizaje de estas claves distales, sino también de la configuración que forman entre ellas. Es decir, el sujeto crea un mapa del entorno en el que se encuentra la meta y lo utiliza para desplazarse. Este tipo de estrategias permite realizar inferencias en la navegación y buscar rutas nuevas o rutas más cortas. Esta capacidad de navegación es más compleja y no puede ser explicada simplemente por los procesos del condicionamiento clásico u operante (Figura 1).

O'Keefe y Nadel identifican las estrategias cartográficas con su teoría del hipocampo como mapa cognitivo. El concepto de mapa cognitivo deriva de los resultados de la investigación animal sobre el aprendizaje espacial realizada por Tolman (1948). Tolman, que utilizaba laberintos para estudiar el aprendizaje espacial, desarrolló la hipótesis de que los animales utilizan mapas cognitivos, es decir, representaciones cognitivas de la habitación experimental. Se trataba de una hipótesis asociacionista de condicionamiento clásico en la que los animales asociarían lugares con recompensas pero que trascendía las propiedades del aprendizaje asociativo ya que los sujetos crearían y utilizarían representaciones globales del ambiente para localizar las metas. Por el contrario, Hull (1943), proponía que el aprendizaje se produciría por condicionamiento instrumental en el que la asociación se establecería entre la respuesta y la recompensa. Otros autores concluyeron que el tipo de estrategia a utilizar depende de la naturaleza de las claves, de este modo el aprendizaje podría ser de estímulo o de respuesta (Munn, 1950; Restle, 1957).



**Figura 1.** Procedimientos experimentales que promueven el uso de estrategias cartográficas. **A-B.** Entrenamiento en un laberinto radial de 4 brazos. Las flechas indican las dos posiciones de salida empleadas, la localización de la meta se muestra en el extremo de uno de los brazos del laberinto señalada con un círculo en línea discontinua **A.** Situación experimental. **B.** Las dos figuras en la parte superior muestran ensayos de transferencia en los que el laberinto era desplazado de su posición original y el animal debía localizar la meta partiendo de nuevas posiciones de salida. Las dos figuras de la parte inferior muestran ensayos en los que se ocultaba la mitad de las claves distales. **C-D.** Entrenamiento en un laberinto de Morris. **C.** Situación experimental. Las flechas señalan las distintas posiciones de salida, la localización de la meta (plataforma situada bajo el agua) se muestra con un círculo en línea discontinua. **D.** Trayectorias que sigue un animal para alcanzar la meta partiendo de diversas posiciones de salida. En los ensayos de prueba la plataforma meta no estaba presente. Obsérvese que el entrenamiento en los procedimientos A y C permite encontrar la meta desde nuevas posiciones de salida y además, son resistentes a la pérdida de gran cantidad de información estimular. (modificado de Rodríguez y cols, 2006; Morris y cols, 1982)

Sin embargo, la importancia que el concepto de *mapa cognitivo* ha adquirido en la actualidad deriva de su desarrollo por O'Keefe y Nadel

(1978) que lo convirtieron en un constructo teórico importante al publicar su teoría del aprendizaje y la memoria espacial.

Esta teoría propone que los animales representan relaciones espaciales de tipo topográfico entre estímulos, es decir, establecen representaciones del ambiente en las que codifican las distancias y ángulos entre estímulos relevantes.

Este sistema de cognición espacial crea mapas cognitivos en los que las representaciones de los objetos del ambiente se ordenan dentro de un contexto estructurado, es decir, está basado en estrategias aloécnicas que implican una representación interna de las relaciones objetivas entre los distintos hitos geográficos, de los cuales ninguno es esencial por sí mismo y además es independiente de cualquier vista particular del entorno (Greene y Cook, 1997; Jacobs y cols, 1998; Mazmanian y Roberts, 1983; Morris, 1981; O'Keefe y Conway, 1978; Salas y cols, 2003; Suzuki y cols, 1980) y posee una gran flexibilidad representacional (Nadel, 1991, 1994; O'Keefe 1991; O'Keefe y Nadel, 1978; Thinus-Blanc 1996). Son representaciones internas del espacio, duraderas, geocéntricas y comprensivas que forman parte de un subsistema de memoria espacial (Nadel, 1991; O'Keefe y Speakman, 1987).

El mapa cognitivo consistiría en una representación del entorno en la que se codificaría la totalidad de la información disponible respecto a una serie de puntos de referencia y las relaciones espaciales que se establecerían entre ellos. Cuando un animal ha creado el mapa cognitivo de un determinado ambiente, podrá localizar una meta dada utilizando distintos puntos de referencia, y así será capaz de llegar hasta esa meta partiendo desde cualquier ubicación de ese ambiente.

Existen numerosos datos experimentales que apoyan esta teoría (Burgess y cols, 1999; Jeffery y cols, 2003; Kolb y Wishaw, 2003; O'Keefe y Nadel, 1978; Poucet, 1993). La mayor parte de ellos han sido obtenidos con roedores que exploran nuevos ambientes, detectan cambios en la

posición de objetos familiares y toman nuevos caminos desde localizaciones familiares (O'Keefe y Nadel, 1978, 1979; Poucet, 1993; Thinus-Blanc, 1996; Tolman, 1948). Naturalmente, este sistema también estaría presente en humanos, de modo que el mapa cognitivo humano provee el marco dentro del cual el ángulo de visión subjetivo de una persona puede moverse por las diferentes localizaciones de un ambiente (O'Keefe, 1993).

Otros autores consideran errónea la distinción entre estrategias asociativas y estrategias cartográficas que realiza la teoría de los mapas cognitivos (Chamizo y cols, 1985). Consideran que en el aprendizaje cartográfico aparecen los mismos fenómenos que caracterizan el aprendizaje asociativo, por ejemplo la inhibición latente, el bloqueo o el ensombrecimiento (Chamizo y Mackintosh, 2002; March y cols, 1992; McLaren y Mackintosh, 2000). Por ese motivo, sugieren que ambos tipos de aprendizaje no son independientes, sino que dependen de procesos comunes, de modo que el aprendizaje espacial sería eminentemente asociativo (Bieger y Morris, 1999; Cheng y Spetch 2001; Hamilton y Sutherland, 1999; Redhead y cols, 1997).

### **Otras estrategias de navegación espacial**

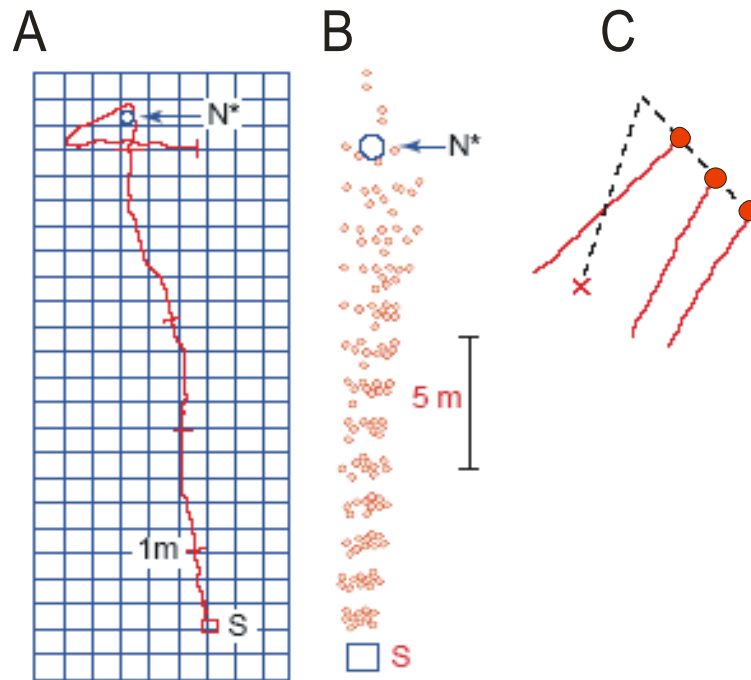
No todos los autores coinciden en la idea de que los vertebrados utilizan estrategias aloécnicas en su navegación espacial. Muchas conductas espaciales de los mamíferos que han sido atribuidas a mapas cognitivos en realidad dependen de representaciones que cumplen unas características muy diferentes. Distintas especies de animales, incluidos los humanos, navegan principalmente mediante representaciones dinámicas y no estáticas, momentáneas y no duraderas, egocéntricas más que aloécnicas y limitadas a partes restringidas de la información ambiental

que están percibiendo (Burgess, 2006; Schenk y cols, 1995; Wang y Spelke, 2002).

En este sentido una estrategia de orientación espacial muy estudiada es la integración de rutas (*path integration* o *dead reckoning*). La integración de rutas consiste en una actualización de la información de los desplazamientos realizados, que permite a un animal en movimiento mantener en la memoria la huella sobre la localización de un lugar en relación con su posición actual, mediante la integración de la información proporcionada por los movimientos y desplazamientos realizados durante el recorrido (Collett y Graham, 2004; Etienne y Jeffery, 2004; Lackner y Dizio, 2005; McNaughton y cols, 2006; Whishaw, 1998; Figura 2). Por tanto, este mecanismo es una estrategia de actualización dinámica de la información espacial sin el uso de claves externas, utilizando sólo la información vestibular, propioceptiva y de flujo óptico. Para ello, se estima la posición actual calculando la distancia y la dirección recorridas desde la última posición conocida. El sujeto tendría un sentido interno de dirección es decir un punto interno de referencia tomado antes de iniciar la navegación y la posición actual se integraría con respecto a ese punto de referencia actualizándose continuamente y proporcionando un vector de dirección.

Por otro lado, otros autores proponen que el principal sistema de orientación espacial se basa en la utilización de *módulos geométricos* (Cheng, 1986). Según este autor, los animales aparte de usar las claves para construir representaciones en forma de mapa, pueden emplear la geometría o la forma de las paredes del entorno para la orientación y la navegación. Los módulos geométricos planteados por Cheng son impenetrables a la información proporcionada por cualquier otro sistema (Cheng & Newcombe, 2005; Cheng y Spetch, 1998).

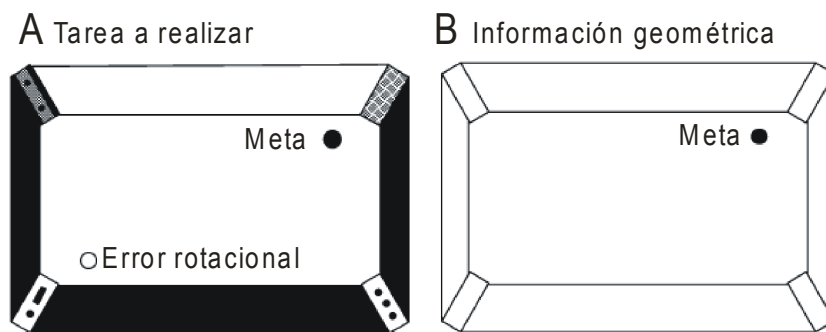




**Figura 2.** Integración de rutas por hormigas del desierto y humanos. **A.** Se muestra una trayectoria de vuelta a casa de una hormiga después de que fuese transportada pasivamente y liberada en la posición *S*. *N\** indica donde debía estar el hormiguero si la hormiga seguía el mismo vector. **B.** Se muestra la ruta de regreso de una hormiga. **C.** Rutas de regreso (líneas rojas) hacia el punto de partida de un humano adulto con los ojos vendados. Las líneas de puntos indican la ruta de ida, la cruz indica la posición de salida, los puntos señalan los lugares donde se pedía al sujeto que regresara al punto de partida, (Modificado de Wang y Spelke, 2002).

Estudios llevados a cabo con ratas muestran que estos animales utilizan para orientarse las relaciones geométricas del entorno y las características generales proximales del ambiente que les rodea. La información no geométrica que se encuentra en la superficie de los objetos, como el brillo, textura, color u otras características, también se codifica pero su uso para la navegación espacial parece subordinado a la utilización de la forma del ambiente. Así, en experimentos realizados en recintos rectangulares se ha observado que ratas sometidas a un procedimiento de desorientación en el que se elimina el sentido interno de dirección cometen errores rotacionales sistemáticos al confundir lugares geoméricamente equivalentes, es decir lugares que tienen las mismas relaciones geométricas

en relación al ambiente circundante (como por ejemplo, las esquinas diagonales y simétricas de una caja rectangular) aunque las características no geométricas del ambiente, como el color, sean diferentes (Cheng, 1986). Es decir, en este caso las ratas no tienen en cuenta la relación espacial entre claves no geométricas del ambiente (Figura 3).



**Figura 3.** Información geométrica y no geométrica en tareas de reorientación. **A.** Vista superior del laberinto rectangular. En esta tarea son frecuentes los errores rotacionales al localizar la meta tras sufrir desorientación. **B.** La información geométrica viene proporcionada por la forma del laberinto mientras que la información “no geométrica” es proporcionada por los paneles de las esquinas. Al utilizar un mapa que contiene sólo información geométrica no se puede distinguir entre la meta y la esquina rotacionalmente equivalente (modificado de Cheng y Spetch, 1998).

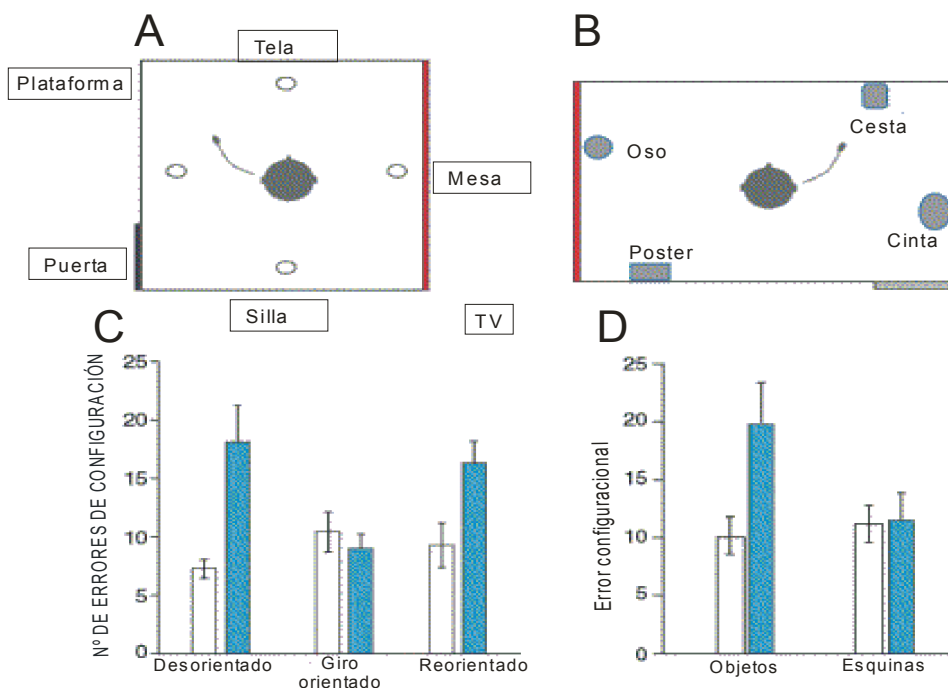
La conjunción de las relaciones métricas y la dirección se conoce como “propiedades de desplazamiento”. El conjunto de estas propiedades permanece constante cuando un objeto o grupo de objetos es desplazado de manera rígida en el espacio. Si la especificación geométrica no incluye tanto propiedades geométricas como de dirección se producen errores rotacionales sistemáticos. Resultados similares a éstos han sido obtenidos en diferentes grupos de vertebrados, incluidos los humanos, en tareas en entornos con las mismas características (Gouteux y cols, 2001; Gouteux y Spelke, 2001; Hermer y Spelke, 1994; Kelly y cols, 1998; Sovrano y cols, 2003, 2007; Vallortigara y cols, 1990; Vargas y cols, 2004).

Cheng propone una organización modular en la representación espacial que llama “marco métrico” y que codifica sólo y exclusivamente

las propiedades geométricas. Se codifica la forma del entorno, incluyendo las propiedades de desplazamiento. Este módulo es usado para especificar la localización de las características del ambiente incluyendo los objetos buscados, tales como la comida. Las características del ambiente no son parte del “marco métrico”, y se guardan en módulos separados coordinados con el marco métrico mediante “etiquetas de dirección” (Cheng, 1989). Cada característica del ambiente tiene una “etiqueta de dirección” especificando su localización en el “marco métrico”. La dirección se redacta en términos de “propiedades de desplazamiento”. Las localizaciones en el “marco métrico” también deben llevar “etiquetas de dirección” especificando qué características del ambiente se encuentran en qué direcciones. No está claro cómo son divididas las diferentes características en los módulos, pero lo importante es que están separadas del “marco métrico” utilizado para especificar las localizaciones en el espacio.

En el uso de claves para localizar un objetivo, las ratas suelen especificar la meta sólo como una dirección en el marco métrico. En ambientes normales que carecen de ambigüedad geométrica, el marco métrico puede ser adaptado para percibir el mundo en una sola forma, de tal manera que una dirección en el marco métrico especifica inequívocamente una ubicación. En entornos con ambigüedad rotacional, la información sobre características también debe ser utilizada para especificar un lugar sin ambigüedades. La falta de utilización de información sobre las características proveniente de los otros módulos no geométricos daría lugar a errores de rotación.

Por otra parte diversos autores proponen que las capacidades espaciales que se atribuyen a los mapas cognitivos, dependen en realidad de tres diferentes sistemas de navegación: el *sistema de integración de rutas*, el *sistema de reconocimiento de lugares* dependiente de la perspectiva y el *sistema de reorientación* (Cheng, 1986; Hermer y Spelke, 1994, 1996; Hermer-Vazquez, 1999; Margules y Gallistel, 1988; Wang, 1999).



**Figura 4.** El sistema de actualización egocéntrica y la representación geométrica del ambiente en humanos. Se muestra una prueba de memoria para una configuración de objetos bajo diferentes condiciones de movimiento y desorientación. Los sujetos aprenden la localización de seis objetos a su alrededor, y apuntan hacia ellos con los ojos vendados (condición de línea base, barra blanca), se desorientan mediante giros y apuntan hacia los objetos de nuevo (condición desorientado, barra azul). Se situó una silla giratoria en el centro de la habitación, en la cual se sentaban los sujetos y apuntaban hacia las esquinas o los objetos. Se midieron los errores al apuntar a los diferentes objetivos (error de configuración). **A.** Habitación cuadrada con 6 objetos alrededor. Una luz servía como clave direccional con las otras tres apagadas. **B.** Habitación rectangular con cuatro objetos situados cerca de las paredes; los objetos fueron situados en la misma configuración angular en las cuatro esquinas de la habitación (desde el punto de vista de la geometría de la habitación, sus localizaciones eran idénticas). **C.** Se muestran los resultados de las condiciones desorientados, giro orientado, y reorientados para la tarea de apuntar a 6 objetos. En consonancia con la hipótesis de la actualización dinámica, se produjo un aumento de errores de configuración después de la desorientación. En contraste, los sujetos no mostraban un incremento en los errores configuracionales cuando el experimento fue repetido con la adición de una única luz direccional que permitía a los sujetos mantener su orientación cuando giraban (orientados y giro), lo cual muestra que el aumento de errores en la condición de desorientación no fue causada por factores de memoria o rendimiento y en cambio se asocia específicamente con la pérdida de orientación. En la condición de reorientación (idéntica a la condición orientación y giro pero con la diferencia de la que luz direccional estaba apagada durante el giro y se encendía después) (permitiendo así la reorientación) los sujetos cometen un gran número de errores de configuración. **D.** Se muestran los resultados antes y después de la desorientación en la tarea de apuntar a objetos frente a esquinas. Los sujetos cometen más errores de configuración en la tarea de apuntar a objetos frente a la tarea de apuntar a esquinas. Esto sugiere que la superficie de las paredes se codifica en una representación duradera y aloécéntrica (modificado de Wang y Spelke, 2002).

En sujetos humanos se ha demostrado también la existencia de un sistema de integración de rutas, es decir, un marco de representación egocéntrico sensible a la desorientación. Así los sujetos cometen errores en tareas donde deben apuntar la localización de objetos cuando se encuentran en situación de desorientación egocéntrica (Wang y Spelke, 2002; Figura 4).

El *sistema de reconocimiento de lugares dependiente de la perspectiva* consiste en el recuerdo del entorno desde el ángulo de visión que el animal ya conoce. Es decir, las representaciones son adquiridas por la aproximación desde una dirección constante. El animal realiza diferentes aproximaciones desde distintos puntos y así almacena múltiples vistas de un entorno familiar y puede reconocerlo desde distintas perspectivas. Un ejemplo de este tipo de estrategia podría ser la empleada por las ratas para aproximarse a una plataforma sumergida en un laberinto acuático desde una dirección familiar (Sutherland, 1987). La existencia de representaciones espaciales dependientes de la perspectiva está indicada por estudios en los que el tiempo necesario para reconocer fotografías tomadas desde otros puntos de vista aumenta linealmente conforme lo hace el ángulo entre las dos perspectivas (Diwaldkar y McNamara, 1997). Otros estudios muestran que si se pide a un sujeto que apunte hacia un objeto desde un ángulo de visión imaginario, tardará menos tiempo y será más preciso cuanto más se parezca la dirección solicitada a la de la perspectiva entrenada (Shelton y McNamara, 1997), lo cual sugiere que la representación de la escena se almacena de una forma dependiente del ángulo de visión.

El *sistema de reorientación* restaura las relaciones espaciales entre un animal y su ambiente cuando la integración de rutas queda totalmente interrumpida. Aunque este sistema opera principalmente con la descripción geométrica de la superficie circundante también utiliza una representación del lugar dependiente del ángulo de visión. Estas representaciones son diferentes de los mapas cognitivos principalmente en que estos son

alocéntricos o geocéntricos mientras que el sistema de reorientación según Wang y Spelke (2002) sería egocéntrico y se basaría en el reconocimiento de claves geométricas desde la perspectiva del animal y no en la relación interna entre las claves geométricas.

### **Los diferentes sistemas de navegación se utilizan conjuntamente y en paralelo**

Los vertebrados pueden recurrir a una amplia variedad de los sistemas anteriormente descritos y utilizarlos en paralelo y de manera cooperativa. Tanto los mecanismos alocéntricos como los asociativos participan en la formación de mapas cognitivos, y ambos, por lo tanto, normalmente contribuyen a llevar a cabo el aprendizaje espacial. Los sistemas de taxón contribuyen en el proceso de formación de mapas cognitivos, mediante el uso de claves asociativas para calibrar el mapa o incluso para sustituirlo en el caso de que las claves extralaberinto se reduzcan o desaparezcan. La concordancia entre ambos tipos de información es facilitada para el cumplimiento de la tarea y los dos tipos de mecanismo espacial funcionan de manera acumulativa (Hodges, 1995; Nadel, 1995; Thinus-Blanc, 1996).

Algunos trabajos se han centrado en la utilización en paralelo de marcos de referencia definidos por el propio cuerpo y marcos de referencia definidos por el ambiente circundante (Simons y Wang, 1998; Wang y Simons, 1999). Estos autores concluyen que la ejecución mejora cuando no se modifica la configuración de las claves respecto a la habitación circundante. Es decir, los sujetos que se trasladan a una nueva posición (con el consiguiente cambio de ángulo de visión) realizan la tarea con más eficiencia que aquellos que se sometían al mismo cambio de ángulo de

visión pero producido por una rotación de las claves. Wang y Simons (1999) atribuyen este efecto a dos causas diferentes. Por un lado, la rotación de las claves produce una distorsión en la representación aloécéntrica de la posición de los objetos dentro del marco de referencia visual. Por otra parte, los sujetos que caminan hasta una nueva posición tienen la ventaja del uso de información basada en el movimiento del propio cuerpo (estrategia de reorientación), que puede utilizarse para realizar una “supervisión” (internal updating) de la información sobre la localización de los objetos. Estos procesos de supervisión espacial incluyen la integración de rutas y la reorientación y podemos encontrarlos en varias especies, incluidos los humanos (Farell y Robertson, 1998; Loomis y cols, 1993; Mittelstaedt y Mittelstaedt, 1980).

Burgess y colaboradores (2004) separaron los efectos de la supervisión espacial de los de la utilización de un marco de referencia aloécéntrico al cambiar la consistencia de la configuración de las claves respecto a una clave externa. Encontraron una ejecución efectiva tanto cuando había consistencia entre la información basada el movimiento del propio cuerpo y la configuración de las claves, como cuando había consistencia entre la configuración de las claves y la clave externa. Esto demuestra que los sujetos utilizan tanto la supervisión espacial como las representaciones aloécéntricas de la situación respecto a una clave externa.

La ventaja de la utilización de una perspectiva familiar en la resolución de tareas espaciales ha sido documentada por varios autores en invertebrados y vertebrados, incluyendo a los humanos, (Diwadkar y MacNamara, 1997; Judd y Collett, 1988; Roskos-Ewoldsen y cols, 1998). Simons y Wang (1998) también encuentran que la ejecución mejora cuando la perspectiva de la disposición de las claves resulta familiar, es decir, cuando el ángulo en el que se sitúa el sujeto es el mismo en el entrenamiento y en los ensayos de prueba. De este modo, los sujetos pueden recordar la configuración de las claves espaciales utilizando tanto información

egocéntrica como imágenes visuales memorizadas. Estos experimentos también demostraron que la ejecución es efectiva cuando ni los marcos de referencia proporcionados por la información del propio cuerpo ni por la del ambiente eran consistentes entre el entrenamiento y la prueba de modo que los sujetos sólo pueden utilizar el marco de referencia allocéntrico proporcionado por la propia disposición de las claves. Este tipo de marco de referencia se conoce como marco de referencia intrínseco (Levinson, 2003).

Burgess (2006) sugiere que es necesaria una revisión del modelo de memoria espacial consistente en representaciones de puntos de vista específicos, supervisión espacial egocéntrica y módulos geométricos que se utilizan para la reorientación. En realidad, parece que las representaciones egocéntricas y allocéntricas existen en paralelo y se combinan para permitir que el comportamiento se adecue a los requisitos de la tarea. Estos dos tipos de estrategia tendrían papeles complementarios, de modo que la dependencia de las representaciones allocéntricas se incrementaría con la cantidad de movimientos ocurridos entre la presentación y el recuerdo, el número de objetos a recordar, y el tamaño, familiaridad y estructura intrínseca del ambiente.

## **1.2. BASES NEURALES DE LA NAVEGACIÓN ESPACIAL**

Como hemos expuesto en el apartado anterior, todos los vertebrados utilizan sistemas múltiples de navegación espacial. Estas diferentes estrategias de navegación tienen además bases cerebrales segregadas, es decir, cada una de ellas se sustenta en distintas estructuras neurales. Las investigaciones que se ocupan de identificar tales estructuras se pueden dividir principalmente entre aquellas que emplean técnicas de lesión para estudiar las consecuencias de las lesiones cerebrales en la conducta espacial



y las que emplean técnicas de registro mientras el sujeto realiza alguna tarea de navegación espacial.

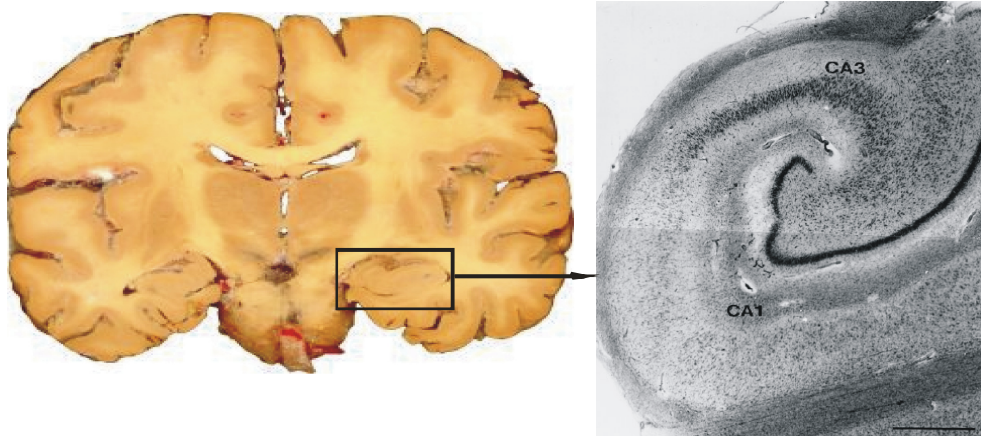
La literatura científica que aborda las bases neurales del procesamiento espacial se centra principalmente en la función del hipocampo o sus estructuras equivalentes y en menor medida, en la función del córtex parietal. Sin embargo, además del lóbulo parietal y la formación hipocampal, otras regiones corticales como los lóbulos frontales y occipitales o el circuito de células de dirección de la cabeza (repartido por diversas regiones cerebrales), parecen estar implicadas en diversas modalidades del procesamiento espacial.

Existen una serie de problemas de tipo conceptual en relación al estudio de las estructuras cerebrales que participan en el procesamiento espacial, siendo el principal de ellos la dificultad para distinguir si el déficit producido por la lesión se debe a un trastorno propiamente espacial o es consecuencia de un déficit en otro nivel de procesamiento. En ocasiones, el límite entre trastornos espaciales y no espaciales puede ser muy sutil y difícil de definir, e incluso es posible que una estructura procese a la vez la información a nivel espacial y no espacial, lo cual hace más difícil aún la discriminación de los efectos de su lesión (Burgess, 2008; Thinus-Blanc, 1996).

Los estudios sobre trastornos en la orientación espacial en humanos suelen basarse en la correlación entre la región cerebral lesionada y el déficit que presenta el sujeto (Aguirre y D'Esposito, 1999). A diferencia de lo que ocurre en la investigación animal, y por razones obvias, se trata de diseños de investigación ex-post-facto. Este tipo de diseños hace más difícil el estudio de la navegación espacial en sujetos humanos. Los resultados de las diferentes investigaciones muestran que en humanos el hemisferio derecho cumple una función principal en la conducta espacial, aunque también pueden observarse trastornos espaciales en pacientes con lesiones del hemisferio izquierdo (Astur y cols, 2002; Skelton y cols, 2006).

### 1.2.1 Hipocampo, memoria y procesamiento espacial

Las principales evidencias del papel del hipocampo (Figura 5) en la navegación espacial provienen de los datos obtenidos en ratas al registrar la actividad de las células de lugar en tareas de navegación espacial y de los obtenidos al analizar la ejecución de animales con lesión en el hipocampo en tareas espaciales como el laberinto de agua de Morris (Best y cols, 2001; Burgess, 2008; Burgess y cols, 1999; Eichenbaum y cols, 1999; Jeffery, 2003; Muller, 1996; figura 6). En su conjunto, las investigaciones muestran que la destrucción del hipocampo tiene graves efectos en la conducta de exploración, en las reacciones a la novedad espacial y en tareas de navegación espacial en laberintos que requieren localizar una meta utilizando la distribución espacial de las claves o sus relaciones topográficas, pero no tiene grandes efectos cuando se puede localizar la meta asociándola directamente con una clave local (Jarrard, 1983; 1986, 1993; Jarrard y cols, 1984; Kelsey y Landry, 1988; Nadel y McDonald, 1980; Morris, 1981; Morris y cols, 1982a, 1982b; Okaichi, 1987; O'Keefe y Nadel, 1978; Olton, 1982; Olton y Feustle, 1981; Olton y Papas, 1979; Poucet, 1989; Thinus-Blanc y cols, 1991a, 1991b; Winocur, 1980). Los animales hipocampectomizados también pueden aprender a navegar hacia una meta si el lugar de salida es constante, pero no pueden transferir esta capacidad a otras posiciones de salida (Eichenbaum y cols, 1990; Figura 6). La lesión tampoco afecta al recuerdo de tareas espaciales en las que no se requiera el aprendizaje de nueva información espacial (Kubie y cols, 1989; McNaughton y cols, 1986a; Poucet y cols, 1991; Teng y Squire 1999).

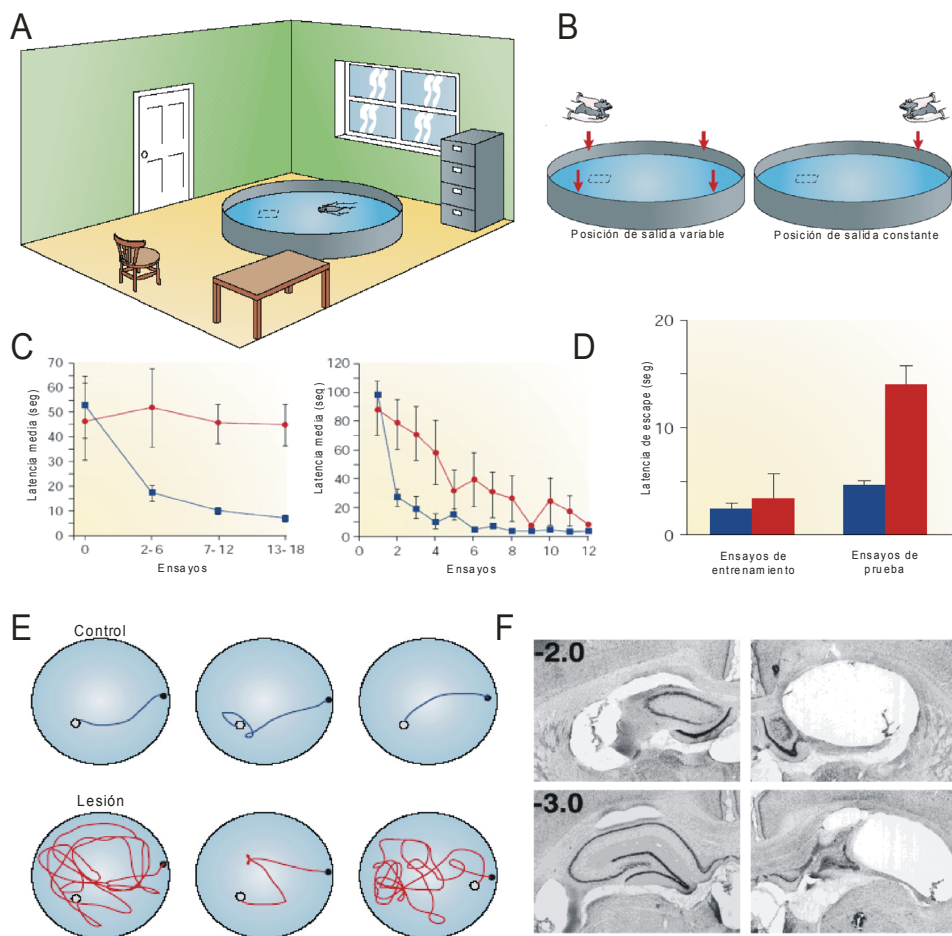


**Figura 5.** El hipocampo humano. A la izquierda se muestra una sección coronal de un cerebro humano. A la derecha se muestra un detalle de la formación hipocámpica de un varón de 88 años de edad (modificado de Simic y cols, 1997).

Además, un amplio conjunto de datos procedentes de la psicobiología comparada ha demostrado la implicación del hipocampo en la conducta espacial de diferentes grupos de vertebrados (Bingman y cols, 1995; Broglio y cols, 2005; Salas y cols, 2003).

Mediante experimentos de registro electrofisiológico, O'Keefe y Dostrovsky (1971), descubrieron que en la formación hipocámpica de las ratas algunas células se excitan en función de la posición del animal y que esto ocurría con independencia del modo en que alcanzó esa posición. No existen dudas sobre la naturaleza espacial de los estímulos que producen la activación de este tipo de neuronas. Las células de lugar se encuentran ubicadas en las regiones CA1 y CA3 del asta de Amón, y se activan tanto durante las conductas de exploración como durante las conductas de localización espacial (Muller, 1996; Muller y Cubie, 1987; Muller y cols, 1987; Nadel y Eichembaum, 1999; O'Keefe y Dostrovsky, 1971; O'Keefe y Speakman, 1987; Olton y cols, 1978; Wilson y McNaughton, 1993 ).

Estrategias de orientación espacial en niños



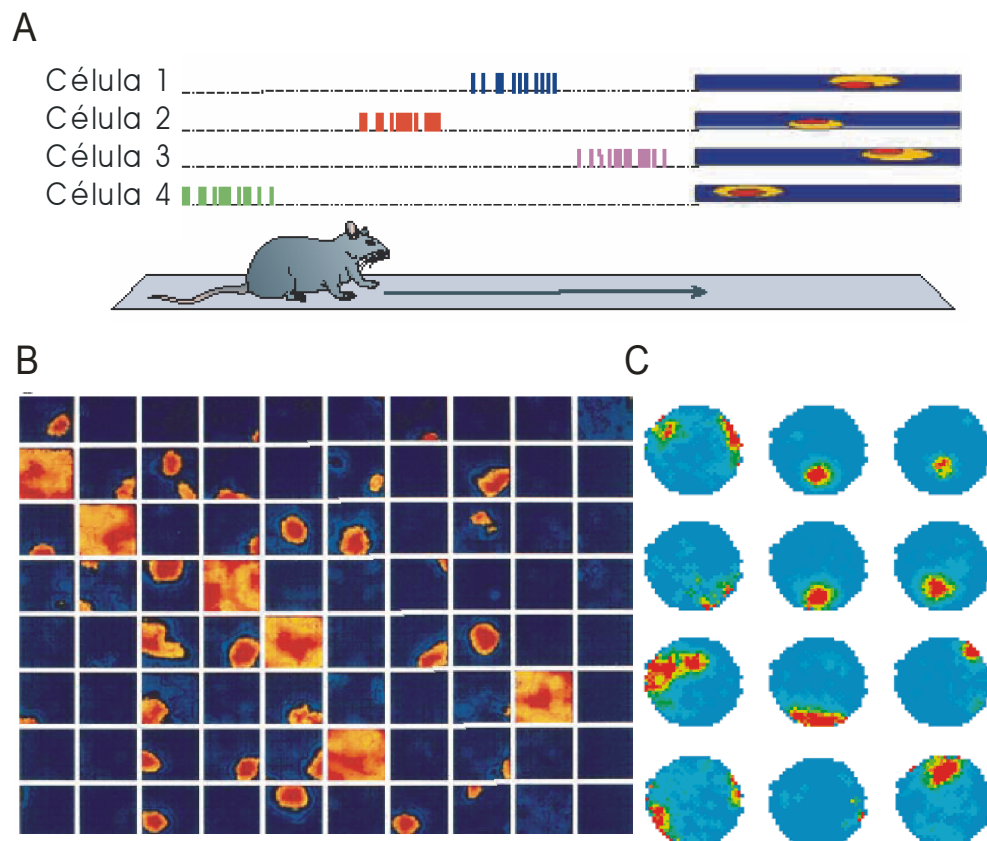
**Figura 6.** Efectos de lesión hipocampal en el laberinto acuático de Morris. **A.** Ilustración del laberinto acuático de Morris y un entorno típico de claves. La plataforma de escape, sumergida justo bajo la superficie del agua, no es vista por la rata. **B.** En la versión convencional de la tarea (izquierda), la rata comienza cada ensayo desde una de cuatro posiciones de salida posibles, y se mide el tiempo empleado para localizar la plataforma de escape. En la versión de posición de salida constante (derecha), se utiliza una misma posición de salida de manera consistente. **C.** En la versión convencional de la tarea (izquierda), las ratas controles (azul) mejoran rápidamente sus tiempos para alcanzar la plataforma con el entrenamiento, sin embargo, las ratas con daño hipocampal (rojo) no mejoran su ejecución. En la versión de la tarea con posición de salida constante (derecha), las ratas con lesión hipocampal muestran leves déficit en la tasa de adquisición, pero aprenden a localizar la plataforma con éxito. **D.** Las ratas controles localizaban rápidamente la plataforma de escape tanto en los ensayos de entrenamiento como en los de prueba, en los que partían desde posiciones nuevas. Las ratas con lesión hipocampal realizaban correctamente los ensayos de entrenamiento, pero su rendimiento en los de prueba era muy pobre. **E.** Ejemplo de rutas de navegación en ensayos de prueba desde nuevas posiciones. Obsérvese como las ratas controles nadan directamente hacia la plataforma, pero las ratas con lesión hipocampal muestran severos déficit en la ejecución. **F.** Fotomicrografía mostrando secciones coronales del cerebro de una rata control (izquierda) y una rata con una lesión del hipocampo producida con ácido iboténico (derecha). Las imágenes superiores están al nivel del polo septal del hipocampo, las inferiores están al nivel del hipocampo dorsal (modificado de Eichenbaum, 2000).

El lugar en el que una célula determinada tiende a disparar se denomina campo de lugar o campo de disparo (Figura 7). La célula aumenta su tasa de respuesta en función de la localización, sin verse afectada por el modo en el que el animal atraviese el campo. Por tanto estas células no responden simplemente a la distribución del estímulo en la superficie sensorial tal como hacen las neuronas sensoriales primarias de la corteza que se activan con la estimulación de una región concreta de la retina. Por lo tanto, las células de lugar codifican una representación espacial de alto nivel en la que las células disparan cuando una combinación de estímulos ocupa una particular relación espacial con respecto al animal (Jeffery, 2003; Muller, 1996).

El hecho de que las células respondan al ambiente sin tener en cuenta el modo en que éste afecte a la superficie sensorial del animal, hace que O'Keefe y Nadel (1978) consideren que la representación de las células de lugar deba ser alocéntrica. Esto supondría que la estimulación relevante sería la relación espacial específica de unos estímulos respecto a los otros independientemente de la localización del animal.

Las células de lugar también proporcionan información respecto a la distancia existente entre distintos estímulos situados en entornos de una y dos dimensiones. Los experimentos muestran que normalmente las células de lugar se activan sólo de manera unidireccional en ambientes unidimensionales (McNaughton y cols, 1983). O'Keefe y Burgess (1996), observaron que en un ambiente de dos dimensiones con cuatro paredes, cada célula de lugar parecía responder a una distancia específica de dos de las paredes del laberinto, y que cada una de ellas se activaba por una configuración diferente de paredes. Este conjunto de datos indicaría que el "mapa celular" no sería una representación rígida, sino que cada célula tendría su propio marco de referencia privado. La estimación de distancias

por las células de lugar depende en gran medida de la visión, pero también responde a otro tipo de información no visual como se observa en los experimentos en los que los animales no podían utilizar este sentido pero eran capaces de calcularla (O'Keefe, 2007; Quirk y cols, 1990; Save y cols, 1998).

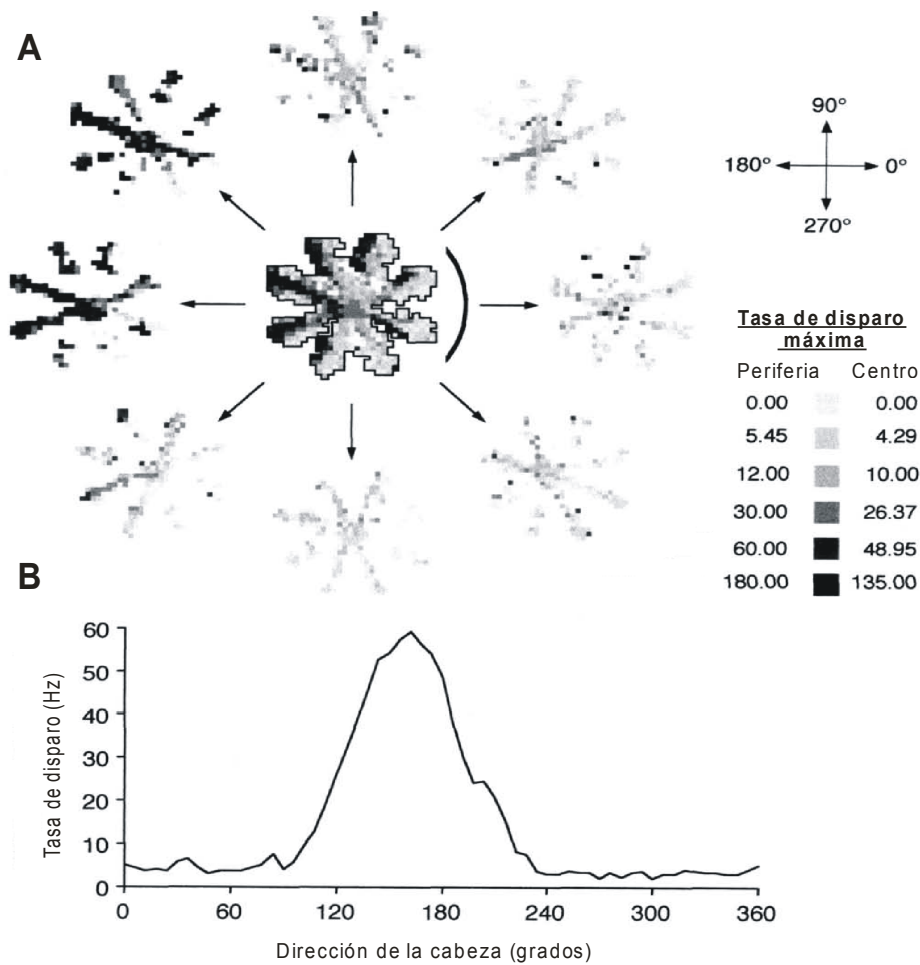


**Figura 7.** Células de lugar del hipocampo. Ejemplos ilustrativos de los campos de disparo de diferentes células de lugar. **A.** En un pasillo. **B.** En un recinto cuadrado. **C.** En un recinto circular. El código de color indica el nivel de activación de la célula cada vez que el animal atraviesa una determinada localización. Obsérvese como células distintas poseen diferentes campos de disparo (Modificado de Lever y cols, 2003).

Las células de lugar también utilizan claves direccionales para orientarse en el espacio, de modo que en los experimentos en los que se rotan las claves, las células de lugar también rotan sus “campos de disparo” (Jeffery y cols, 1997). Esto sugiere que las células de lugar pueden emplear

una señal direccional específica además de la información de distancias para poder orientarse correctamente. Esta información provendría del sistema de células implicadas en la representación de la dirección de la cabeza en cada instante (Robertson y cols, 1999; Taube y cols, 1990). Estas células han sido descritas en el presubiculum dorsal y en diversas regiones conectadas con el presubiculum como el tálamo anterior y también en los cuerpos mamilares laterales y el núcleo tegmental dorsal que recibe una gran cantidad de información procedente de los núcleos vestibulares (Cho y Sharp, 2001; Dudchenko, 2003; Mizumori y Williams, 1993). Además se ha observado un pequeño número de células de dirección de la cabeza en el hipocampo y también en el estriado y el córtex cingulado medial precentral (Guazzelli y cols, 2000; Leutgeb y cols, 2000; Mizumori y cols, 2000). Estas neuronas parecen construir una representación de la dirección del animal de modo semejante al funcionamiento de una brújula (Dudchenko, 2003) que permite a un animal orientarse en el espacio (Figura 8). Las células de dirección de la cabeza se reorientan en función de las claves exteriores, de modo que cuando la clave que las controla es rotada las células de dirección de la cabeza rotan su patrón de disparo para orientarse hacia la nueva dirección (Taube y cols, 1990).

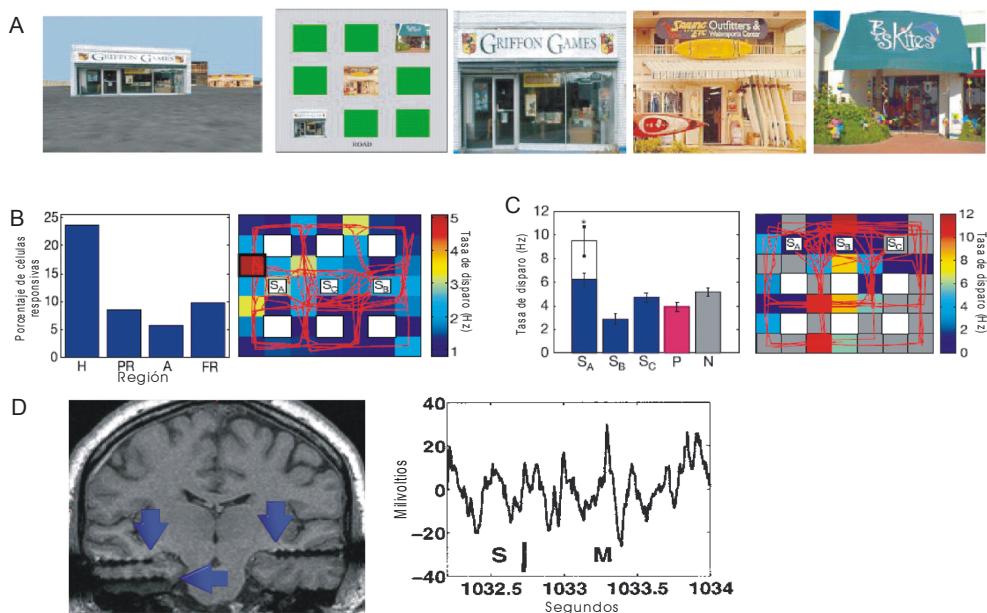
La importancia de las células de dirección de la cabeza parece circunscribirse a determinadas modalidades de orientación espacial que necesitan la integración de la velocidad angular y el giro de la cabeza para estabilizar la percepción sobre el ambiente cuando un animal está en movimiento (Sharp y cols, 2001).



**Figura 8.** Células de dirección de la cabeza. Descarga de una célula de dirección de la cabeza en un laberinto radial de ocho brazos. **A.** El mapa en escala de grises muestra la tasa de disparo de las células en función de la dirección de la cabeza y la localización en el laberinto radial. Cada mapa periférico representa un rango de 45 grados de la dirección de la cabeza, centrado en la flecha que apunta hacia ese mapa particular. El mapa central muestra la tasa de disparo de la célula en función de su localización (con independencia de la dirección). Los números en las columnas de la izquierda y la derecha de la clave indican las tasas de disparo máximas para cada categoría de la escala de gris para los mapas de tasas de disparo de la periferia y el centro, respectivamente. Los mapas indican que las células se excitaron preferentemente cuando la cabeza de la rata apuntaba en el rango de 135°-180°. Para los mapas de tasa entre las posiciones de las 9:00 y las 10:30, la célula descargaba en su tasa más alta de disparo en todas las localizaciones del laberinto. **B.** Tasa de disparo en función de dirección de la cabeza para la célula mostrada en A. Nótese que el rango de direcciones de la cabeza para la cual la tasa de disparo fue alta ocurría entre los 120° y los 210° y correspondía a las tasas de disparo altas observadas en los mapas de tasa periféricos entre las posiciones del laberinto entre las 9:00 y las 10:30 (modificado de Dudchenko y Taube, 1997).



## Introducción



**Figura 9.** Registro de células de lugar en sujetos humanos mientras realizaban una tarea espacial en un entorno virtual. **A.** Ejemplos de vistas a través de una ciudad virtual generada aleatoriamente buscando unas tiendas determinadas **B.** Células que responden al lugar. A la izquierda se compara el porcentaje de células de lugar del hipocampo (H), la amígdala A., la región parahipocampal (PR) y el lóbulo frontal (FR). A la derecha se muestra un mapa de las tasas de disparo de una célula del hipocampo derecho con una alta selectividad por el lugar. Las letras (SA, SB, SC) indican la localización de las tiendas meta, los recuadros en blanco indican áreas vacías, las líneas rojas indican las trayectorias del sujeto, y los recuadros negros muestran las regiones de tasa de disparo altamente significativas. **C.** Células que responden a una vista (view-responsive cells). A la izquierda, se representa la tasa de respuesta de una célula parahipocampal derecha que responde a una "vista" (en este caso SA). La tasa de disparo a la visión de SA (pero no otros objetivos) se incrementa significativamente cuando SA era la meta, como muestra la barra blanca. A la derecha, el mapa de la tasa de respuestas muestra que esta célula respondía a la visión de SA. Las regiones grises indican que SA no estaba a la vista. (modificado de Ekstrom y cols, 2003). **D.** A la izquierda, IRM de un cerebro con electrodos implantados bilateralmente en el hipocampo y unilateralmente en el córtex parahipocampal de un paciente. A la derecha se muestra el registro de ondas theta durante el movimiento virtual. S muestra la actividad que precede al movimiento, M muestra la actividad durante el movimiento (modificado de Ekstrom y cols, 2005).

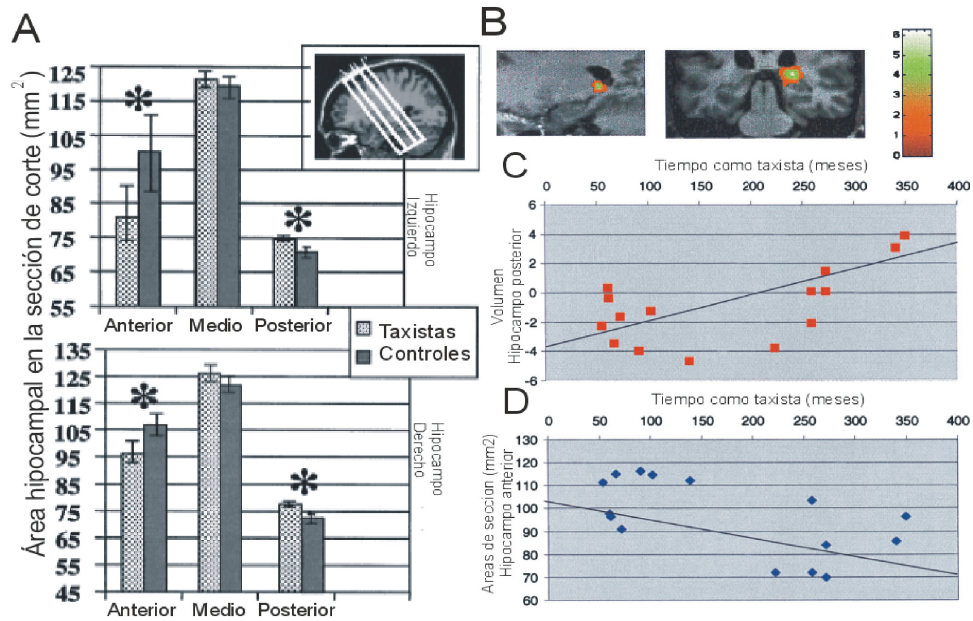
En humanos, al igual que en animales existen numerosas evidencias que sugieren el papel del hipocampo en la navegación espacial. Así, varios autores han estudiado la existencia de células de lugar en humanos (Caplan y cols, 2001; Czurko y cols, 1999; Jacobs y cols, 2007). Ekstrom y colaboradores (2003, 2005) demostraron evidencias de una codificación neuronal para la navegación humana basada en células que responden a

localizaciones espaciales específicas y células que responden a “vistas” de claves. Estas células están presentes sobre todo en el hipocampo y algo menos en la región parahipocampal. Las células de los lóbulos frontal y temporal respondían a las metas de los sujetos y a la conjunción de lugar, meta y “vistas”. De este modo, las células de lugar en humanos parecen funcionar de modo similar al de los demás mamíferos (Figura 9).

Los estudios de pacientes con lesiones en la formación del hipocampo muestran trastornos en funciones espaciales complejas. La lesión de la circunvolución parahipocámpica de la corteza ventral inferior del lado derecho produce desorientación anterógrada; es decir, los pacientes pueden orientarse en lugares familiares pero no en ambientes extraños porque no son capaces de aprender información relacionada con objetos antes desconocidos (Ross, 1980). Holdstock y colaboradores (2000) encuentran que la lesión hipocampal bilateral produce un déficit de memoria para la información espacial alocéntrica, pero no se aprecian efectos en la memoria espacial egocéntrica. Worsley y colaboradores (2001) han mostrado un déficit en tareas de integración de rutas tras lobectomía del lóbulo temporal derecho, no encontrándose ningún deterioro tras la lesión en el hemisferio izquierdo, lo que sugiere que el hipocampo derecho juega un papel importante en la memoria espacial idiotética.

Conclusiones similares a éstas se han obtenido en estudios de registro de actividad metabólica en humanos. Los trabajos de Maguire y cols (1998) y Mayes (1995) con tomografía por emisión de positrones (PET) han mostrado que el hipocampo derecho se activa en la ejecución de tareas de aprendizaje topográfico (sobre todo cuando la ejecución es exitosa) seguido por el cortex parietal inferior derecho. Por otra parte, también se ha descrito una relación entre el entrenamiento en tareas de navegación espacial y el tamaño del hipocampo en humanos. En un estudio con imagen por resonancia magnética (Maguire y cols, 2006) se encontró que el

volumen de materia gris en el hipocampo de los taxistas de Londres era significativamente superior al de los sujetos control y sugieren que esa diferencia puede deberse al uso y actualización de representaciones espaciales en los taxistas (Figura 10).



**Figura 10.** Correlación entre el entrenamiento en tareas de navegación espacial y el tamaño del hipocampo en taxistas de Londres. **A.** Análisis volumétrico. Volumen medio de las áreas medidas en el hipocampo izquierdo (arriba) y derecho (abajo). Los taxistas tienen un volumen significativamente mayor que los controles en el hipocampo posterior y los controles muestran un volumen mayor en el hipocampo anterior. **B.** Sección sagital y coronal del cerebro de un sujeto experimental. **C.** El volumen de materia gris en el hipocampo posterior derecho correlaciona positivamente con el tiempo de práctica como taxista. **D.** La correlación con el hipocampo derecho anterior era negativa (modificado de Maguire y cols, 2000).

### El hipocampo como sistema de mapeo cognitivo

La implicación del hipocampo en el procesamiento espacial está fuera de toda duda, sin embargo no hay unanimidad entre los autores sobre cuál es la naturaleza de esta implicación. La teoría predominante es la que postula el funcionamiento del hipocampo como un sistema de mapeo

cognitivo (O'Keefe y Nadel, 1978; véase apartado 1.1). Existen cinco clases de pruebas que apoyan esta teoría.

I. Pruebas electrofisiológicas. Las células de lugar situadas en las regiones CA1 y CA3 del hipocampo se excitan cuando el animal se encuentra en una determinada posición del espacio (Muller, 1996; O'Keefe y Dostrovsky, 1971). Estas células se comportan tal y como predice la teoría de O'Keefe y Nadel.

II. Comportamiento de búsqueda de alimento. La capacidad de los animales para recordar todos los lugares en que han descubierto o almacenado comida se ve afectada por lesiones hipocampales en situaciones naturales y de laboratorio. En laberintos radiales para cuya solución se requiere tanto el conocimiento sobre el lugar donde se sitúan las cosas en el espacio como la capacidad adecuada para memorizar los lugares en los que el animal ha estado, se produce una deficiencia de la ejecución en aquellos individuos que sufren lesión hipocámpica (Jeffery, 2003; Olton y cols, 1979).

III. Navegación usando claves distales en el laberinto circular de Morris. Las lesiones hipocámpicas producen déficit tanto en la ejecución como en la retención de la prueba (Morris y cols, 1982; Ramírez y cols, 1999), lo cual implica a esta estructura en la realización de representaciones cognitivas sobre las relaciones espaciales entre las claves del entorno.

IV. Pacientes humanos con lesiones en el lóbulo temporal que incluyen parte del hipocampo. Estos pacientes presentan déficit en muchas pruebas de aprendizaje y memoria espacial y no sólo en las relacionadas con la memoria episódica (Milner, 1965, Milner y cols, 1998).

V. Cambios plásticos en el tamaño del hipocampo en relación a las capacidades espaciales. Diferentes estudios muestran que el volumen relativo y el tamaño del hipocampo es mayor en las especies con

mayores capacidades espaciales, tales como las que almacenan alimentos en diversos lugares (Lee y cols, 1998). Además, en algunas especies, (incluidos los humanos) el volumen del hipocampo aumenta significativamente cuando se incrementa el entrenamiento en tareas de navegación espacial (Lee y cols, 1998; Maguire y cols, 2000; Smulders y cols, 1995).

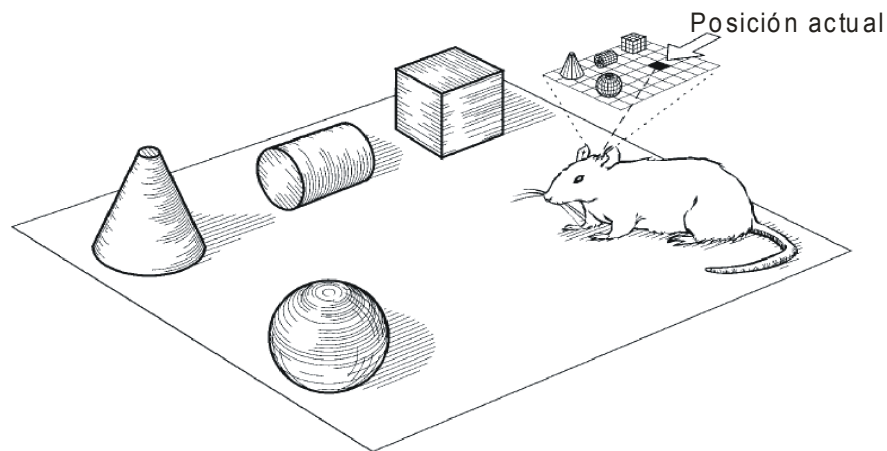
Según O'Keefe y Speakman (1987) el sistema de mapas del hipocampo no es simplemente un sistema espacial sino que incluye también un sistema de memoria. Esta representación interna del ambiente, en combinación con la información sobre sus movimientos permite al animal conocer su localización y desplegar una adecuada conducta de navegación. Es decir, el mapa cognitivo creado por el hipocampo se define como una representación compleja del entorno en la que se codifican puntos de referencia y sus relaciones espaciales. Además, esta teoría no sólo intenta explicar el modo en que el hipocampo crea los mapas cognitivos, sino también el modo en que los animales los usan como un sistema de memoria para la conducta adaptativa.

Esta teoría no concede exclusividad al hipocampo en el procesamiento espacial, sino que es sólo uno de varios sistemas espaciales. Aunque son varias las estructuras implicadas en el procesamiento espacial, la formación hipocampal es esencial en el empleo de estrategias aloécnicas pero no para las egocéntricas (Maguire y cols, 1999).

En la teoría de O'Keefe y Nadel los mapas son establecidos en el hipocampo durante la exploración. Las evidencias que sustentan esta información son la existencia de células de lugar, en la formación del hipocampo que responden al máximo en una localización dada cuando algo nuevo aparece en esa localización y la constatación de que las lesiones hipocampales interfieren en la conducta exploratoria normal (Morris, 1986; Nadel, 1995; Okaichi, 1987; O'Keefe y Nadel, 1978; Save y cols, 1998, Squire, 1992).

Para O'Keefe y Nadel (1978), el hipocampo tiene funciones espaciales, crea mapas espaciales en los que las representaciones de los objetos se integran dentro de un espacio unitario (Figura 11). Sin embargo la propiedad central de este sistema local es ordenar las representaciones dentro de un contexto estructurado.

Al igual que el resto de especies, los humanos pueden determinar su posición en el espacio cuando se sitúan en ambientes novedosos mediante la utilización de una combinación de claves únicas y representaciones del espacio en que se encuentran (Burgess, 2008; Gallistel, 1990). El mapa cognitivo humano provee el marco dentro del cual el punto de vista subjetivo de una persona puede moverse por las diferentes localizaciones de un ambiente (O'Keefe, 1993). Además, en el hipocampo humano, al menos en el hemisferio izquierdo, el sistema de mapas representa algo más abstracto que un espacio físico. Así, las estructuras del mapa pueden representar información verbal y no verbal, pero ambas se centrarán en una forma particular de memoria: la representación de experiencias en un contexto específico. El hipocampo se encarga de la representación del espacio físico y "estructuras semánticas profundas". Estos autores consideran en definitiva, que en el caso del hombre, la función del hipocampo no se limita a la de simple mapeador espacial. Otros autores apoyan esta hipótesis por ejemplo, Smith y Milner (1981, 1989) afirman que la región derecha tiene un importante papel en aprendizaje espacial y memoria; Piggott y Milner (1990) lo implican en el reconocimiento de escenas complejas y Goldstein (1989) dice que los humanos con el hipocampo derecho extirpado ven afectadas las formas aloécnicas de aprendizaje espacial.



**Figura 11.** Modelo conceptual de la representación del ambiente espacial de acuerdo con la hipótesis del mapa cognitivo (modificado de Eichenbaum y cols, 1999).

La teoría de O'Keefe y Nadel, no supone que el hipocampo intervenga en todas las estrategias de aprendizaje espacial, sino que asume que sería esencial para el empleo de estrategias allocéntricas basadas en las relaciones geométricas de las claves del entorno, pero no para las egocéntricas o táxicas (aprendizaje de dirección y de guía). Por lo tanto el sistema de memoria espacial localizado en el hipocampo es solo uno de varios sistemas espaciales. Existen muchas regiones cerebrales que intervienen en la navegación espacial: corteza parietal medial, corteza parietal inferior derecha, córtex cingulado posterior, parte de los ganglios basales, corteza prefrontal izquierda, región temporal medial bilateral incluyendo el giro hipocampal, y por supuesto, el hipocampo (Maguire y cols, 1999).

### **El hipocampo como sistema de memoria relacional**

La *teoría relacional* propuesta por Eichenbaum y otros autores (Eichenbaum y cols, 1992, 1994; Squire 1992) es la principal alternativa a la teoría de O'Keefe y Nadel y ofrece una explicación sobre la memoria que no se limita al procesamiento espacial como hace la teoría de los mapas

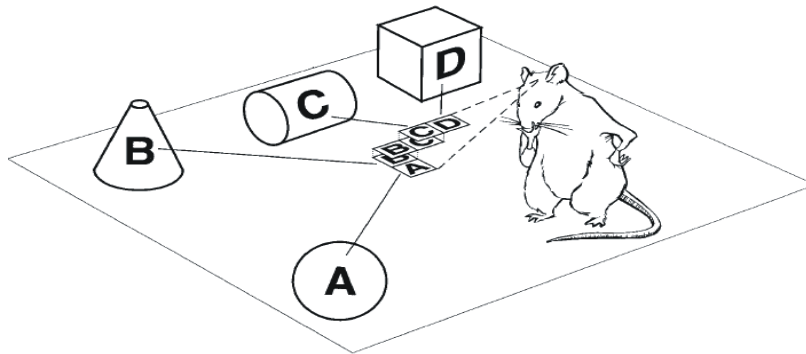
cognitivos. Para Eichenbaum, es importante destacar la potencial ambigüedad del término “mapa cognitivo”. Esto podría referirse a una representación sistemática de un grupo de características o eventos cognitivos, lo cual no está en desacuerdo con la propuesta de la teoría relacional, ya que es una concepción muy general y puede incluir un amplio rango de descubrimientos sobre la amnesia en animales y humanos. Sin embargo, este no es el tipo de mapa cognitivo del que habla la teoría de O’Keefe y Nadel. En este caso el término mapa cognitivo se refiere a una representación mental del espacio cognitivo (un mapa verdadero) que en ningún caso es aceptado por estos autores (Eichenbaum y cols, 1999). En realidad, la aparente primacía para las representaciones espaciales sería consecuencia directa de las regularidades espaciales que siempre están asociadas con los episodios conductuales. Es decir, los eventos siempre ocurren en lugares concretos, y estos tienen características permanentes que proveen a la memoria de algunas regularidades significativas que pueden ser incorporadas en la mayoría de las codificaciones (Figura 12).

Según este modelo, existirían unos determinados códigos nodales que permitirían encadenar episodios. Esto se realizaría de acuerdo con un rango de relaciones de consecuencias entre ítems que serían almacenadas en la memoria. Con esta concepción, el ambiente espacial no es cartografiado literalmente, sino que es representado sólo en términos de vistas y actividades que ocurrieron en una secuencia espaciotemporal determinada o en distintas secuencias de acciones que han sido encadenadas en una localización común (Eichenbaum y cols, 1999).

Los animales organizan las representaciones de memoria no espacial de modo que puedan emplearlas con flexibilidad y utilizarlas para guiar las inferencias desde la memoria. Estas capacidades ofrecen un fuerte enlace entre las características de la memoria espacial en ratas y la memoria declarativa tanto en animales como en humanos. La memoria estaría envuelta en una elaborada red de asociaciones que puede ser aplicada a un



amplio rango de situaciones, a diferencia de los hábitos, que dependen de secuencias asociativas rígidas (Bunsey y Eichenbaum, 1996).



**Figura 12.** Modelo conceptual de la representación del espacio según la teoría relacional. Representación del ambiente espacial por células que codifican las relaciones espaciales entre pares de estímulos (AB, BC, o CD). También aparecen las representaciones nodales (líneas punteadas) para las claves que son comunes entre distintos pares de estímulos (modificado de Eichenbaum y cols, 1999).

Por lo tanto, la representación del espacio se realizaría mediante una gran cantidad de codificaciones en las que se superponen determinados rasgos de las representaciones episódicas, representando y restringiendo la representación global de las relaciones espaciales entre las claves (Eichenbaum, 1999). Las estrategias de navegación espacial formarían parte de un sistema mayor que estaría implicado en la formación de relaciones complejas y flexibles entre los estímulos de cualquier tipo, y no solamente en las relaciones meramente topográficas.

Eichenbaum (1996) propone que el aprendizaje espacial sería uno de los subsistemas de memoria del hipocampo, el cual sería esencial para la memoria relacional, también llamada explícita o declarativa (Squire, 1992a; Squire y cols, 1993). El hipocampo reuniría las memorias distribuidas por el neocortex para formar una memoria completa, de modo que estas representaciones relacionales permiten la comparación de elementos individuales de la memoria y la introducción de elementos nuevos en la organización que ya existe. También permitiría usar la memoria de manera

flexible a partir de los elementos que contiene en localizaciones distintas y facilitaría la utilización de estas memorias en situaciones distintas incluyendo situaciones novedosas.

Según este autor, el hipocampo tendría una importante función para la elaboración de las representaciones basadas en las relaciones espaciales y no espaciales de distintos elementos en la memoria. También permitiría acceder a estas memorias en distintos tipos de situación. El hipocampo permitiría organizar la información de manera que las memorias pudiesen expresarse de forma flexible (Cohen y Eichenbaum, 1993; Eichenbaum y cols, 1992; Eichenbaum, 1996). Las memorias que no requieren de la participación del hipocampo, la memoria implícita o procedimental, incorporarían representaciones de elementos aislados unidos de manera que ya no mantendrían su individualidad y no podría accederse a ellas ni expresarse en situaciones nuevas; es decir, serían inflexibles.

Eichenbaum rechaza la teoría del hipocampo como estructura espacial y propone otra concepción en la que se hablaría de un espacio hipocampal de memoria. Considera que así provee una alternativa a todas las variantes de la hipótesis de los mapas cognitivos en la cual el espacio es el principio organizador. A pesar de que rechaza la noción de un mapa espacial cohesivo y sistemático, la teoría relacional es coherente con las propiedades de las células de lugar. Algunas células hipocampales codifican la localización donde ocurren los eventos, y la actividad de algunas células refleja la topografía del ambiente independientemente de la conducta del animal y de la información no espacial. Sin embargo, las verdaderas células de lugar son simplemente un ejemplo de los códigos nodales que identifican los episodios pasados que comparten un mismo evento, en este caso un lugar experimentado en el pasado. En esta concepción, otras codificaciones nodales incluidas las de un estímulo particular, sirven principalmente como eslabones entre episodios pasados y no como partes de un mapa cognitivo. No son utilizadas para navegar excepto en el sentido de que las memorias de

lugares anteriormente visitados y caminos recorridos, tanto como las de los eventos que ocurrieron en localizaciones familiares, son usadas para la navegación y otras formas de expresión de inferencias de memoria (Eichenbaum y cols, 1999).

Además, para sus creadores, este modelo se distingue de las teorías de mapas cognitivos en que ofrece unos principios generales que sirven tanto para explicar la memoria espacial como la no-espacial que dependen del hipocampo. Esta estructura proporcionaría una serie de codificaciones que servirían para estructurar la memoria y facilitar su utilización de manera flexible. La organización principal de estas codificaciones es la secuencia temporal de estos eventos que unidos forman episodios conductuales. Existirían células hipocampales cuya actividad refleja la conjunción de claves y acciones específicas y codifican eventos que son elementos de episodios conductuales únicos. Otras células hipocampales cuya actividad refleja secuencias de acontecimientos, sirven para encadenar grandes grupos de eventos sucesivos que componen un episodio en la memoria. Otras células cuya actividad reflejaría eventos nodales comunes, sirven para encadenar distintos episodios. La combinación de episodios encadenados constituye un marco de referencia de alto nivel del espacio de memoria que puede mediar el proceso relacional de asociaciones indirectas y juicios inferenciales sobre información adquirida en distintos episodios.

La organización del espacio de memoria es idéntica para el contenido de la información espacial y no espacial. En este contexto, las células de lugar son codificadores prevalentes que pueden establecer un vínculo entre la localización actual y el recuerdo de episodios previos sucedidos en esa localización. La conexión bidireccional entre la región parahipocampal y el córtex puede mediar el desarrollo gradual de secuencias y representaciones nodales en el córtex cerebral. A través de un proceso prolongado de reactivaciones de una red extendida, esto puede servir para reorganizar las representaciones corticales de modo que en

última instancia realizarían el proceso relacional aun sin necesidad de mediación hipocampal (Eichenbaum y cols, 1999).

Tanto en humanos como en animales, los estímulos pueden asociarse independientemente de la función hipocampal pero el establecimiento de representaciones que pueden ser expresadas indirectamente e inferencialmente es soportado críticamente por el hipocampo. La memoria declarativa humana y los mapas cognitivos en roedores son manifestaciones de la misma función cognitiva mediada por el hipocampo (Bunsey y Eichenbaum, 1996).

Son muchos los autores que sostienen que el hipocampo estaría implicado también en tareas no espaciales y sus células podrían codificar información espacial y no espacial sobre las claves y respuestas del animal (Deadwyler y cols, 1996; Eichenbaum, 1992; Eichenbaum y cols, 1986; Jaielo y cols, 1990; Markus y cols, 1995; Olton y Feustle, 1981; Otto y Eichenbaum, 1992; Raffaele y Olton, 1988; Sakurai, 1994; Wiener y cols, 1988, 1989; Young y cols, 1994).

### 1.2.2. Integración de las funciones espaciales del hipocampo y otras áreas cerebrales

Si bien el hipocampo es el área cerebral más estudiada en relación con la navegación espacial, existen otras estructuras implicadas en los diversos sistemas de orientación entre las que cabe destacar la corteza parietal.

Las lesiones del córtex parietal en primates humanos y no humanos producen déficits severos en la percepción espacial, por lo que esta área ha sido considerada esencial para la percepción del espacio. En sujetos humanos, las lesiones unilaterales o bilaterales de la corteza parietal posterior producen desorientación egocéntrica con dificultades para percibir

la localización relativa de los objetos en relación a uno mismo. Los pacientes pueden señalar objetos con los ojos abiertos, pero cuando los cierran, pierden esta capacidad (Levine y cols, 1987). También se producen diversos déficit en el espacio de aprehensión caracterizados por una menor precisión con la que las manos se dirigen a los objetos por la alteración de la capacidad de localización visual y de la percepción de profundidad (Andersen, 1998, 1999; Losier y Klein, 2001). La lesión en la corteza posterior derecha del cíngulo en humanos produce desorientación de dirección; es decir, los sujetos no pueden dirigirse hacia donde desean aun pudiendo reconocer los puntos de referencia y la propia ubicación en relación a estos (Takahashi y cols, 1997).

La corteza parietal posterior se sitúa entre las áreas visuales, auditivas y somatosensoriales y está considerada como un área asociativa de diferentes modalidades para formar una representación del espacio unificada y multimodal. Estas distintas modalidades se combinan de manera sistemática incluyendo visión, audición, tacto, posición de los ojos, movimientos oculares e información vestibular. La combinación de estas señales forma una representación distribuida del espacio en las neuronas de la corteza parietal posterior que permite la construcción de múltiples marcos de referencia que pueden ser utilizados por otras partes del cerebro (Andersen, 1999).

Las representaciones del área anterior intraparietal pueden incluir información sobre la forma de objetos y su localización de modo que guíen con precisión los movimientos de agarre. El área ventral intraparietal participa en múltiples representaciones espaciales como por ejemplo una representación útil para la guía de los movimientos de la cabeza. El área lateral intraparietal actualiza de manera dinámica las representaciones espaciales en conjunción con los movimientos autogenerados (como los movimientos sacádicos de los ojos). Finalmente, el área medial intraparietal permite una representación del brazo relacionado con movimientos de

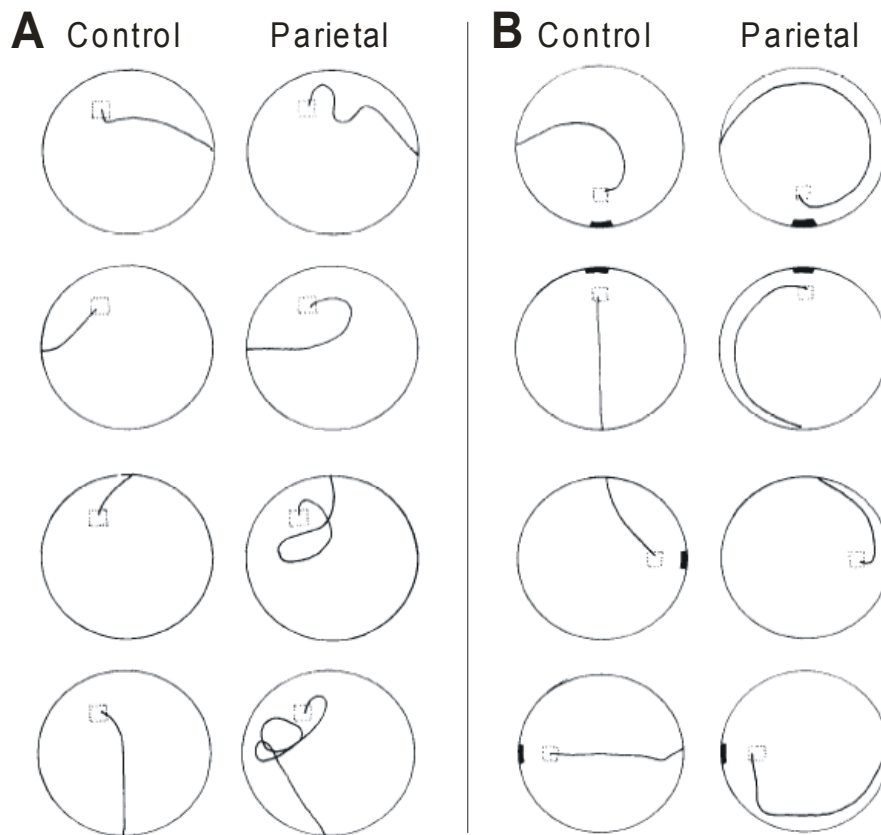
alcance así como la utilización de herramientas (Colby, 1999). Numerosos estudios han implicado a la corteza parietal en diversos aspectos relacionados con el comportamiento espacial. Así, por ejemplo, este lóbulo cerebral contribuye al recuerdo de los movimientos sacádicos de los ojos y probablemente, esta función es realizada en conjunción con el surco frontal superior (Berthoz, 1999).

En ratas, la corteza parietal contiene células con propiedades similares a las del hipocampo, lo cual parece indicar que ambas estructuras juegan un importante papel en la construcción de la cognición espacial (Andersen, 1999). Sin embargo, los estudios de lesiones en ratas parecen indicar que la corteza parietal asociativa juega un papel inespecífico y no es imprescindible para el procesamiento espacial. Los animales lesionados presentan déficits que no se restringen a la navegación espacial compleja. Algunas de las capacidades afectadas son las visomotoras, visuales y motoras. Estos datos, junto a los obtenidos en el estudio de la actividad de células aisladas, llevan a McNaughton y colaboradores (1989, 1993) a lanzar la hipótesis de que se trata de un área que actúa como interface entre la información egocéntrica y la allocéntrica. De este modo, integraría la información cinestésica y visual mientras el sujeto se desplaza. Esta hipótesis tiene apoyo neuroanatómico, ya que la corteza parietal está interconectada con las áreas visuales y con los núcleos vestibulares. También se han encontrado en este área células que se excitan ante combinaciones específicas de las características del ambiente (vistas locales), células que se disparan ante movimientos específicos y células de dirección de la cabeza (McNaughton y cols, 1986b).

En estudios que utilizan experimentos de reacción a la novedad se encontró que las ratas con lesiones parietales realizan una ejecución normal en la adquisición del patrón de habituación pero no siempre son capaces de reaccionar a los cambios espaciales, sobre todo cuando el cambio consiste en la retirada de estímulos (Save y cols, 1992). En experimentos con el

laberinto acuático de Morris y con laberintos radiales (Kesner y cols, 1987; Kolb y Walkey, 1987) las ratas parietales utilizan eficazmente las claves distales, pero fracasan al ajustar sus trayectorias y cuando la información utilizada es proximal, sus déficits son más pronunciados. Por lo tanto el lóbulo parietal parece tener una participación crucial en el procesamiento de información espacial cinestésica en tareas egocéntricas (Burgess, 2008; Burgess y cols, 1999; Thinus-Blanc, 1996; figura 13).

El lóbulo parietal también contribuye al procesamiento de la información vestibular en tareas como las que requieren la integración de rutas. En experimentos con primates, se ha encontrado que un área del córtex parietoinsular está implicado en el procesamiento de claves multisensoriales y especialmente vestibulares sobre el movimiento de la cabeza en el espacio. Esta sería la estación esencial de la transmisión de la información vestibular desde los núcleos vestibulares a través del tálamo sensorial y hacia las áreas corticales implicadas en la elaboración de las claves espaciales identificadas como áreas 6, 3a, 2v, T3 y 7a en el mono. Estas mismas áreas proyectan a los núcleos vestibulares (Guldin y cols, 1993). Por otro lado, las señales vestibulares también alcanzan el hipocampo después de recibir información visual sobre el entorno procedente del cortex parietal y contribuyen a la reconstrucción de las localizaciones espaciales y la detección de los movimientos (Berthoz, 1999). Esta ruta atraviesa el tálamo anterior, los cuerpos mamilares y el subíulum. Berthoz (1989), también encontró que el lóbulo parietal, junto al hipocampo y el lóbulo frontal, está implicado en la representación de la auto-rotación detectada por el sistema vestibular.



**Figura 13.** Efectos de la lesión de la corteza parietal sobre la navegación espacial en ratas. Se muestra la ejecución de ratas control y con lesión parietal en una tarea de navegación espacial de lugar **A**, y en otra de guía **B**. En ambas tareas la rata control se dirige con precisión hacia la plataforma oculta mientras que, en la tarea de lugar, las ratas con lesión parietal resuelven la tarea con mucha menos precisión. En la tarea de guía, los animales con lesión parietal han adoptado una estrategia en la que realizan un bucle que consiste en nadar a una distancia fija de la pared hasta que encuentran la plataforma (modificado de Kolb y Walkey, 1987).

El sistema vestibular tiene también una importancia crucial en la navegación espacial. De hecho, tanto la información visual de las claves del entorno como las claves internas (información vestibular o propioceptiva) tienen influencia en la memoria espacial y la navegación (Etienne y cols, 1996; Landeau y cols, 1984; McNaughton y cols, 1996; Whishaw y Gorny, 1999). Cuando las claves visuales familiares no se encuentran disponibles (por falta de luz, por encontrarse en una localización novedosa o una nueva



integración de la ruta, etc.), los animales emplean las claves que están a su alcance. Por ejemplo, una rata puede volver a su madriguera en completa oscuridad utilizando información vestibular y propioceptiva procedente del terreno por el que se desplaza (Etienne y cols, 1985; Mittelstaedt y Mittelstaedt, 1980,). La desorientación repetida puede trastornar la habilidad de los animales para formar una representación de la localización de la meta respecto a claves extra-laberinto (Dudchenko y cols, 1997; Martin y cols, 1997). Por ejemplo, la desorientación repetida en ratas, trastorna el aprendizaje espacial en un laberinto radial, pero no en el laberinto de agua de Morris (Dudchenko y cols, 1997; Martin y cols, 1997).

La investigación con animales muestra que los déficits que se producen tras la lesión vestibular no se limitan a una simple consecuencia de los trastornos motores ni son debidos a la falta de atención o motivación, sino que la información vestibular aporta una destacada contribución a los sistemas de navegación y memoria espacial (Stackman y cols, 2002). En experimentos con ratas se han obtenido resultados que muestran que las lesiones en el sistema vestibular perjudican la habilidad para regresar a una meta después de que los animales fuesen transportados de forma pasiva (Miller y cols, 1983). También se han encontrado déficits tras la lesión del sistema vestibular en la navegación en ausencia de una clave visual (Stackman y Herbert, 2002), el aprendizaje espacial en un laberinto de brazos radiales (Ossenkopp y Hardgreaves, 1993), y la alternancia espontánea (Potegal y cols, 1977). En humanos, la disfunción vestibular bilateral también perjudica la navegación espacial en ausencia de claves visuales (Beritoff, 1966; Brookes y cols, 1993; Pozzo y cols, 1991).

Por otra parte, diversos estudios han confirmado que la actividad de las “células de lugar” y las “células de dirección de la cabeza” también se encuentra influida por estímulos internos (Goodridge y Taube, 1995; Quirk y cols, 1990). De hecho, la actividad de ambos tipos de células está preservada aun en ausencia de claves externas, incluso en caso de ceguera y

sordera (Goodridge y cols, 1998; Hill y Best 1981). Por lo tanto, la información propioceptiva sobre el movimiento juega un importante papel por su influencia en las propiedades de disparo espacial de las neuronas del hipocampo (Foster y cols, Knierim y cols, 1998; 1989; Taube y Burton, 1995). Además, las lesiones en el aparato vestibular suprimen el disparo direccional de las neuronas del tálamo anterior (Stackman y Taube, 1997) y deterioran la memoria espacial (Stackman y cols, 2002).

Por tanto, la información propioceptiva sobre el movimiento del cuerpo también influye sobre la actividad de las células de lugar y de dirección de la cabeza, lo cual sugiere la existencia de un sistema jerárquico en el que las claves externas estarían por encima de las internas. Las neuronas del hipocampo estarían monitorizando continuamente la información vestibular para mantener una representación actualizada de la orientación espacial (Stackman y cols, 2002).

La información que recibe el hipocampo procedente del sistema vestibular puede tener una gran influencia en la navegación espacial y en el proceso de actualización de las representaciones cerebrales de la información espacial (McNaughton y cols, 1996; Smith, 1997). Existen numerosos datos que indican que la capacidad del hipocampo para codificar la información específica que produce el disparo de las células de lugar, requiere la entrada de datos vestibulares, ya que al producirse lesiones en el sistema vestibular la actividad de las células de lugar se ve alterada, probablemente debido a la inactivación de las células de dirección de la cabeza (McNaughton, 1995; Stackman, 2002).

### **1.3. NAVEGACIÓN Y APRENDIZAJE ESPACIAL EN NIÑOS**

#### **Codificación allocéntrica y egocéntrica en niños**

El desarrollo de la cognición espacial fue ampliamente estudiado por Piaget e Inhelder (1948) mediante el uso de diferentes tareas, la más famosa de las cuales fue la tarea de las tres montañas. Piaget encontró que los niños de entre 4 y 6 años siempre construían su propia perspectiva, de modo que empleaban una estrategia egocéntrica. Los niños de 7 y 8 años intentaban disociar su propia perspectiva de la de una muñeca, pero no lo conseguían con una efectividad completa. Los niños no eran capaces de disociar su propia perspectiva de la de otros hasta los 9 o 10 años de edad, momento en el que mostraban que podían integrar y coordinar los aspectos relacionales de lugar.

Posteriores investigaciones han corroborado el patrón de cambio desde una codificación egocéntrica a otra allocéntrica que ocurre durante la infancia y que inicialmente propuso Piaget (1948). Existen numerosos estudios que sugieren que la codificación allocéntrica, que utiliza las posiciones relativas de los objetos independientemente de la posición del niño, emerge posteriormente en el desarrollo humano, pero no hay acuerdo respecto al momento exacto en que ocurre.

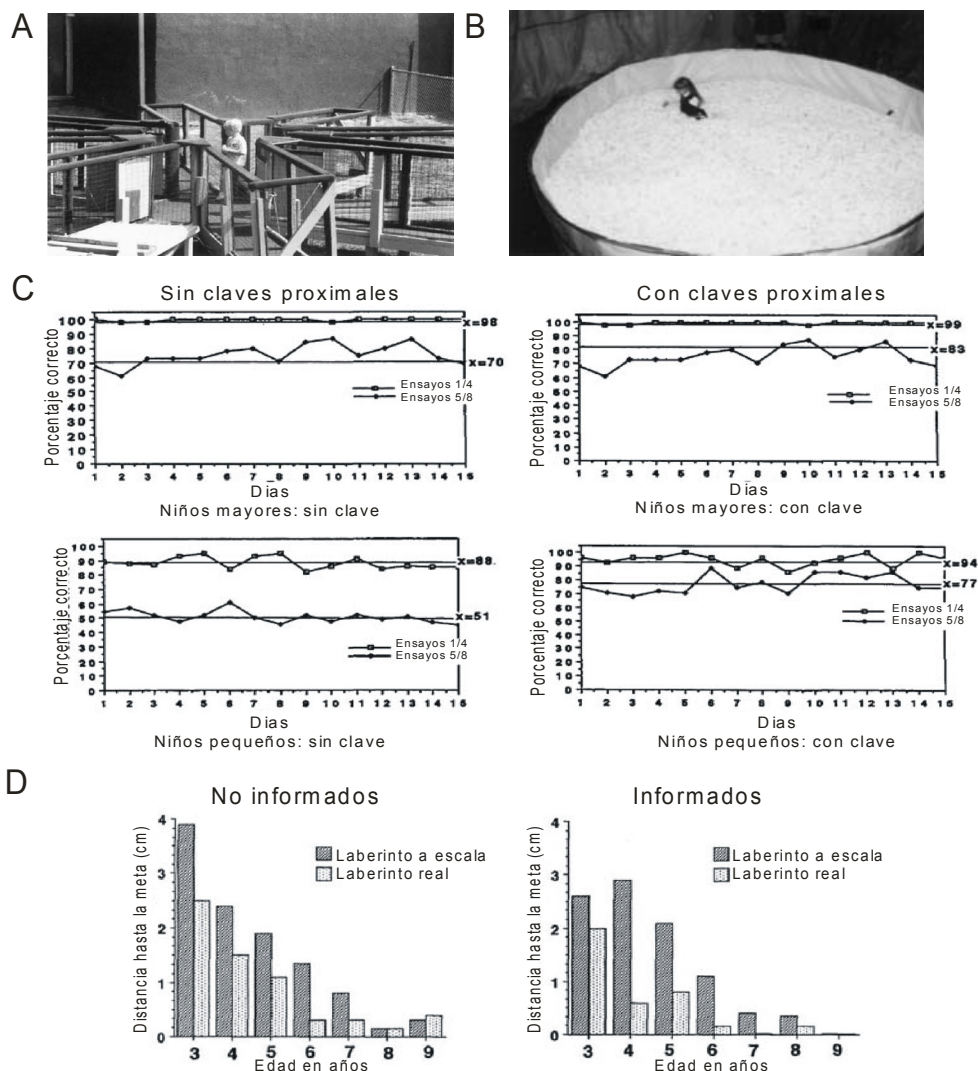
Algunos investigadores afirman que el aprendizaje de lugar no aparece hasta los 5 ó 7 años de edad. Así, los experimentos de Overman y colaboradores (1996) concluyen que los niños menores de 7 años obtienen resultados muy inferiores a los de los niños mayores y a los de los adultos en tareas que requieren el uso de estrategias espaciales relacionales (Figura 14). Estos mismos estudios sugieren que el aprendizaje de guía tiene una

aparición más temprana en el desarrollo que la aparición de estrategias relacionales espaciales. La esencia de las estrategias relacionales es la obtención de una información precisa a partir de la configuración de las claves. Esto contrasta con la cognición basada en el refuerzo de estímulos simples, que requiere la extracción de significado de las propiedades absolutas de un estímulo (Rudy, 1991; Spence, 1952).

En este mismo sentido, los resultados de Lehnung (1998) utilizando el “Laberinto Locomotor de Kiel”, que contiene características de los laberintos radiales y del laberinto acuático de Morris, muestran que los niños de 5 años sólo pueden utilizar estrategias de guía, orientándose hacia una clave local proximal. Los niños de 10 años dominan ambas estrategias, de modo que emplean estrategias de lugar, siendo capaces de usar claves distales para su orientación incluso cuando éstas han sido rotadas 180°. Los niños de 7 años están aún en una edad de transición: cinco de ellos sólo eran capaces de emplear estrategias de guía, mientras que otros cinco podían adoptar estrategias de lugar.

El uso de claves externas a través de la ontogenia ha sido también estudiado con una adaptación del laberinto radial de Olton (1978). Foreman y colaboradores (1984) mostraron que los niños de 2 años fallaban en un laberinto radial de ocho brazos, mientras que los niños de 4 años mostraban una ejecución significativamente mejor. Sin embargo, la precisión en la memoria espacial sigue mejorando a lo largo de la infancia (por ejemplo, Aadland y cols, 1985; Overman, Pate y cols, 1996). Las medidas de la memoria de trabajo y la memoria de referencia mejoran en general entre los 2 y los 5 años de edad (Foreman y cols, 1990b). El aumento de las habilidades de mapeo cognitivo durante el desarrollo ha sido demostrado en otros tipos de tareas como la búsqueda de objetos (Cornell y Heth, 1983) o las tareas de navegación que requieren que los niños se desplacen de manera eficiente entre varias localizaciones a gran escala (Hazen, y cols, 1978; Morrongiello y cols, 1995).

## Introducción



**Figura 14.** Aprendizaje de lugar en niños. **A.** Fotografía de un laberinto radial de tamaño humano en el que se observa a un niño de 4 años buscando una recompensa entre los ocho brazos. **B.** Adaptación para niños del laberinto acuático de Morris. Una niña de 5 años busca un “tesoro oculto” lleno de caramelos. **C.** Ensayos correctos en el laberinto radial a lo largo de los días de evaluación para niños pequeños (menores de 60 meses) y mayores (entre 61 y 123 meses) en ensayos de prueba con claves proximales y sin ellas. **D.** Distancia recorrida en el laberinto circular por los sujetos para encontrar la recompensa. A la izquierda, se muestran los resultados de los niños que no habían sido informados de que la meta permanecía en el mismo lugar en todos los ensayos. A la derecha los de los niños que sí habían sido informados. Los autores resaltan que los niños no consiguen utilizar correctamente las estrategias de lugar hasta aproximadamente los 7 años de edad (modificado de Overman y cols, 1996).

Estas afirmaciones concuerdan con las teorías Piagetianas según las cuales a partir de los 7 años los niños empiezan a integrar claves complejas y diferentes perspectivas para encontrar una solución relacional, tal como ocurre en la ya mencionada tarea de las tres montañas (Huttenlocher y Presson, 1973; Piaget e Inhelder, 1948).

Este resultado también se ha encontrado cuando se estudian otras especies. Las estrategias relacionales se desarrollan en un momento más tardío de desarrollo que la de simple estímulo-respuesta en ratas (Carew y Rudy, 1991), ratones (Chapillon y cols, 1995) y monos (Harlow, 1959). Por ejemplo, las ratas de menos de 21 días son incapaces de encontrar la plataforma oculta en el laberinto acuático de Morris cuando deben localizarla utilizando claves distales distribuidas alrededor del aparato (Rudy y cols, 1987), y su ejecución es similar a la que se observa en animales adultos con lesiones hipocampales.

Sin embargo, estos estudios se centraron en delimitar la edad en que el rendimiento es idéntico al de los adultos (es decir, la edad de la madurez en el logro de la competencia) en lugar del momento de su aparición. Diferentes estudios centrados en la emergencia de estas capacidades sugieren que el aprendizaje de lugar aparece antes de los 5 o 7 años.

Así, Newcombe (1998) sugiere que los niños menores de 22 meses no mejoran la precisión de la codificación de su localización mediante el uso de claves externas, tal como hacen los niños mayores (Newcombe, 1998). En este mismo sentido Sluzenski (2004) considera que los niños menores de 22 meses no parecen utilizar la relación entre los objetos que les rodean para orientarse y sugieren una transición entre los 18 y los 24 meses en el desarrollo de otras tres habilidades básicas de la competencia espacial madura: la representación de múltiples localizaciones, el aprendizaje de relaciones entre objetos y el recuerdo de una localización después de una demora sustancial. Estos resultados son consistentes con trabajos anteriores

(Acredolo, 1978; Acredolo y Evans, 1980; Bushnell y cols, 1995; DeLoache y Brown, 1983; Mangan y cols, 1994) y sugieren que hasta los 18 ó 24 meses existe un déficit en el aprendizaje y/o utilización de las relaciones entre las claves distales.

Por otro lado, existen trabajos cuyo objetivo es estudiar el desarrollo de formas de codificación espacial centradas en el sujeto. Este tipo de procesamiento requiere codificar distancias y direcciones en relación al movimiento del sujeto (integración de rutas o *dead reckoning*). Los niños pueden codificar la ubicación correcta utilizando la información basada en su propio movimiento cuando éste implica componentes laterales y rotacionales a una edad entre los 12 meses (Acredolo y cols, 1984, encontraron que los niños sólo podían solucionar una tarea de elección entre dos respuestas cuando podían ver la localización correcta) y los 16 meses (Newcombe, 1998). La búsqueda de objetos ocultos en niños de esta edad, aunque menos precisa que sus búsquedas cuando permanecían sin moverse, estuvo sistemáticamente relacionada con las localizaciones correctas. Aunque los niños de hasta 16 meses de edad alcanzaban de manera uniforme una ejecución superior al azar en la localización de objetos en un cajón de arena cuando éstos eran desplazados, su rendimiento era sustancialmente mejor cuando permanecían estacionarios. Este decremento no cambia con la edad entre los 16 y los 36 meses. Sin embargo, Rieser y Rider (1991) estudiaron la precisión con que los sujetos podían localizar objetos después de desplazarse teniendo los ojos vendados y encontraron diferencias entre los niños de 4 años y los adultos. Este resultado sugiere que la calibración exacta del sistema de integración de rutas puede ser un logro relativamente tardío.

### **Mecanismos de reorientación espacial en niños**

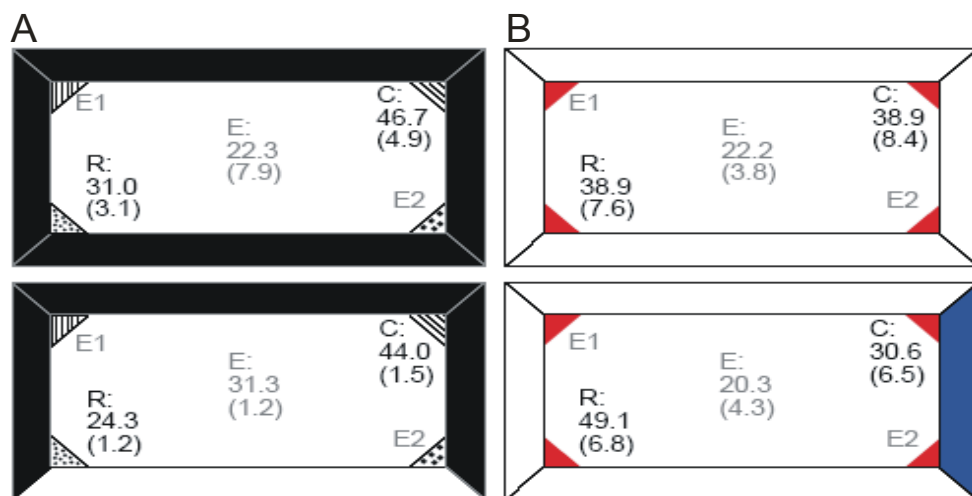
Uno de los aspectos más relevantes de las capacidades de navegación espacial es la habilidad que le permite a un sujeto que se ha desorientado reorientarse rápidamente. Una serie de influyentes estudios han sido realizados para definir las claves ambientales que los niños utilizan para reorientarse en el espacio.

La investigación sobre el uso de las claves y la geometría para reorientarse comenzó con los estudios de reorientación en ratas (véase apartado 1.1 de la Introducción). El hallazgo principal de estas investigaciones es que las ratas parecen utilizar exclusivamente la configuración geométrica del espacio, aun cuando estén disponibles otras modalidades de información espacial (Cheng, 1986).

Usando una variante de la tarea de navegación empleada por Cheng en ratas, Hermer y Spelke (1994) sugieren que los adultos utilizan información geométrica y no geométrica para reorientarse, mientras que los niños pequeños, al igual que las ratas adultas, utilizan sólo información geométrica. En una serie de estudios (Hermer y Spelke, 1996), a niños de 1.5 a 2 años se les mostraba un objeto escondido en una esquina de una habitación rectangular, posteriormente eran desorientados mediante giros, y a continuación se les animaba a encontrar el juguete. En diferentes experimentos, la localización del juguete fue especificada por el color distintivo de una de las paredes o por la presencia de una clave específica. Al igual que ocurría con las ratas, los niños buscaban sistemáticamente en la esquina correcta y la esquina opuesta geoméricamente equivalente (Figura 15). La utilización exitosa de la geometría de la habitación muestra que estaban motivados para realizar la tarea, recordar la localización de los objetos, y, al igual que las ratas, reorientarse de acuerdo con la forma de la superficie del laberinto pero no mediante claves no geométricas. Posteriores



experimentos revelaron que la incapacidad de los niños para reorientarse mediante información no geométrica se extiende a habitaciones cuadradas o circulares (Gouteux y Spelke, 2001; Wang y cols, 1999), es específica de tareas de reorientación (Gouteux y Spelke, 1996; Hermer y Spelke, 1996), y no proviene de ningún fallo en la detección o recuerdo de las claves (Wang y cols, 1999).



**Figura 15.** Según algunos autores, los niños pequeños y las ratas solo utilizan un sistema de reorientación basada en la geometría. **A.** Patrón de búsqueda de ratas desorientadas en una caja rectangular con marcas distintivas visuales y olfativas en cada esquina. La caja tiene o cuatro paredes negras (panel superior) o una pared blanca y tres negras (panel inferior). **B.** Patrón de búsqueda de niños desorientados en una habitación rectangular con cuatro paredes blancas (panel superior) o una pared azul y tres blancas (panel inferior). Cada figura representa el porcentaje de respuestas en cada esquina (con la desviación típica entre paréntesis) en la localización correcta C., en la esquina rotacionalmente equivalente (R) y en las dos esquinas geoméricamente erróneas (E1 y E2). El patrón de búsqueda no era afectado por claves no geométricas ni en ratas ni en niños. (Modificado de Wang y Spelke, 2002).

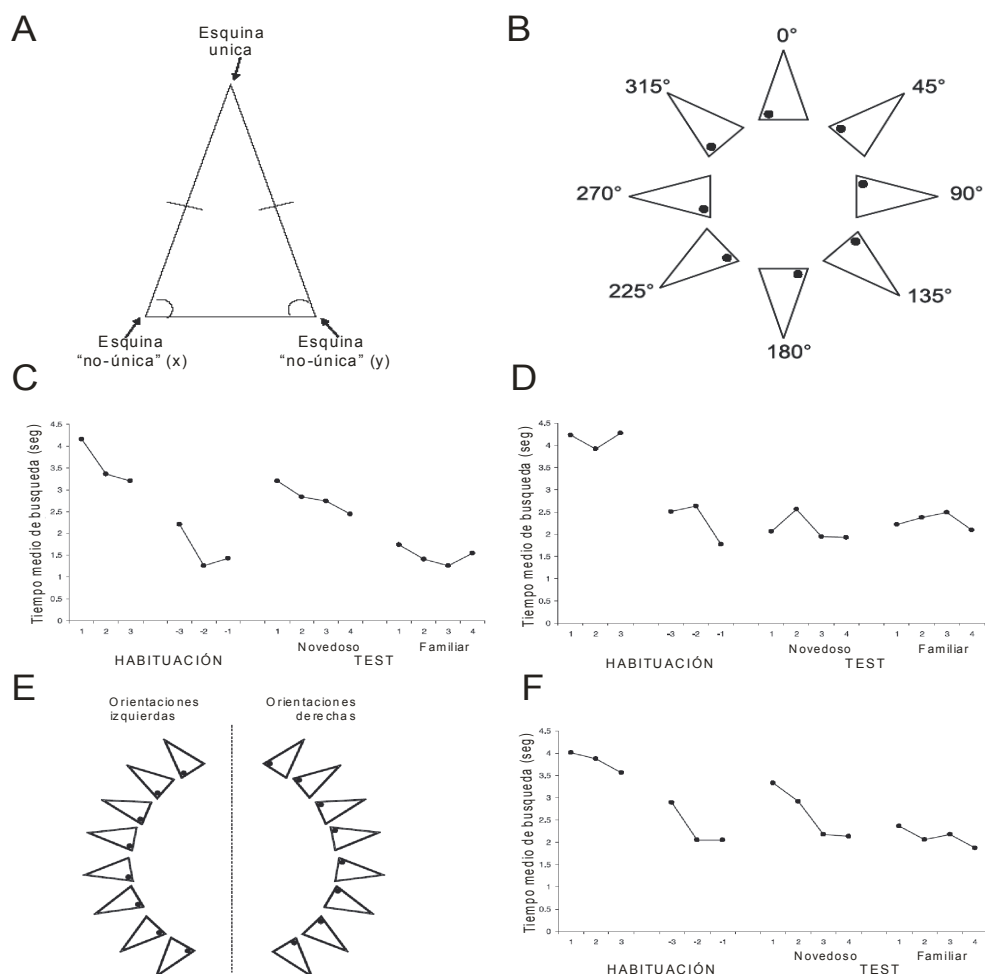
Algunos autores adelantan la edad de aparición del procesamiento de la geometría del espacio (Huttenlocher, 2008). En un reciente trabajo, Lourenco y Huttenlocher (2008), estudiaron la capacidad de utilizar información geométrica en bebés. Usando un procedimiento de búsqueda por tiempo (looking-time) probaron con niños de 4.5 a 6.5 meses de edad, si podían distinguir entre los ángulos de un triángulo isósceles (Figura 16). En

cada ensayo, la esquina meta estuvo marcada por un punto rojo. El estímulo apareció en diferentes orientaciones en los distintos ensayos, asegurando que sólo señales relacionadas con el triángulo en sí se podrían utilizar para diferenciar las esquinas. Los resultados mostraron que cuando las orientaciones eran muy variables, los bebés discriminaban la esquina única (es decir, la esquina con el menor ángulo y con los dos lados de igual longitud), mientras que no podían diferenciar entre las dos esquinas “no únicas”, sin embargo, cuando las orientaciones eran poco variables sí eran capaces de discriminar entre las esquinas similares.

Aunque los trabajos de Hermer y Spelke (1994, 1996) y Spelke y Hermer (1996) han señalado claramente el predominio de la información geométrica para la reorientación en niños y adultos, también han mostrado que los niños pequeños (hasta los 3 años) no utilizan claves no geométricas para localizar un objeto en un espacio rectangular después de haber sido desorientados, aunque estas claves fuesen muy salientes.

Estudios posteriores han argumentado que el lenguaje es fundamental en el uso de las claves para la reorientación. Hermer-Vazquez y cols (2001) mostraron que la integración exitosa de claves y geometría se produce con la aparición del lenguaje espacial, entre los 5 y los 7 años. Hermer-Vazquez y cols (1999) sostuvieron además que el lenguaje es la plataforma utilizada para combinar la información espacial, ya que demostraron que los sujetos adultos fallaban en el uso de claves para reorientarse cuando se producía ensombrecimiento con material verbal. En contraste, los resultados de otra serie de experimentos han sugerido que el lenguaje puede ser menos importante. Por ejemplo, el ensombrecimiento verbal no parece interferir con la integración espacial en adultos cuando las condiciones de ensombrecimiento y no ensombrecimiento son contrabalanceadas (Ratliff y Newcombe, 2008).

## Introducción



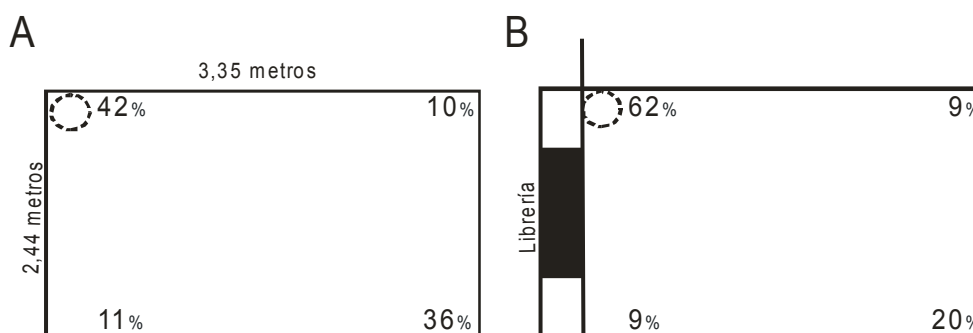
**Figura 16.** Reconocimiento de las esquinas de un triángulo por bebés de 4.5 a 6.5 meses. **A.** Ilustración del triángulo isósceles utilizado. La esquina formada por dos lados iguales y el ángulo más pequeño se denomina "única". Las dos esquinas formadas por lados de diferente longitud y cuyos ángulos son iguales entre si se denominan "no únicas" (x e y). **B.** Las ocho posibles orientaciones usadas en el experimento 1, el triángulo giraba entre 0 y 315 grados. Este ejemplo contiene un punto marcando el objetivo, que se encuentra en la esquina "no única" x. **C y D.** Tiempos medios de búsqueda (en segundos) para los ensayos de habituación y de test del experimento 1. Se muestran los tres primeros (1,2,3) y los tres últimos ensayos de habituación (-3,-2,-1). También se muestran los resultados con los 4 ensayos novedosos y los 4 ensayos familiares. **C.** Resultados para la condición de comparación entre la esquina "única" y una esquina "no única". **D.** Comparación entre las dos esquinas "no únicas". **E.** En el experimento 2 las diferencias en la orientación del triángulo eran menores y siempre en el eje vertical. Los niños sólo ven la orientación en uno de los dos lados del eje vertical. **F.** Tiempos medios de búsqueda para los ensayos de habituación y de prueba en el experimento 2 (modificado de Lourenco y Huttenlocher, 2008).

Otros factores que también han resultado esenciales en la utilización de las claves son la naturaleza del ambiente en el que se realizan las pruebas

y la estabilidad de las claves empleadas. En una serie de experimentos, Learmonth y colaboradores (2001), confirmaron que los niños pequeños utilizan la información geométrica para reorientarse, pero ofrecieron datos que sugerían que el uso de esta información no se obtiene mediante un módulo impenetrable a la información no geométrica. Estos autores replicaron los experimentos de Hermer y Spelke pero encontraron que los niños desorientados menores de 2 años utilizaban tanto claves como información geométrica para localizar objetos y que podían integrar las dos fuentes de información cuando era necesario (Figura 17). La discrepancia de estos resultados con los de Hermer y Spelke puede deberse a varios factores. Primero, las claves en cada uno de estos experimentos fueron características permanentes de la habitación y los niños nunca las habían visto moverse. En contraste, algunos de los estudios de Hermer y Spelke incluían sesiones de juego anteriores al estudio durante las cuales los experimentadores y los niños jugaban con las claves y por tanto sabían que éstas eran móviles. Por otra parte, Hermer y Spelke (1996) utilizaron un espacio muy pequeño. Parece posible que el espacio de Learmonth y colaboradores (2001), con un área cuatro veces mayor, permitiera la orientación espacial de un modo diferente que hacía posible la utilización de las claves. De hecho, se han obtenido otros datos a partir de diferentes experimentos en los que se varia explícitamente el tamaño de la habitación experimental y que indican que el tamaño puede ser un factor determinante para que los niños pequeños utilicen la información de las claves para reorientarse (Learmonth y Nadel, 2001).

Por otra parte, un estudio reciente de Smith y colaboradores (2008) se centró específicamente en el uso que hacen los niños de las claves para reorientarse en un gran espacio abierto en el que una disposición cuadrada de cuatro claves proximales marcaban un lugar oculto. Los resultados mostraron que los niños de 3 años podían reorientarse usando las claves naturales en una situación del mundo real. Esta conducta fue modulada por

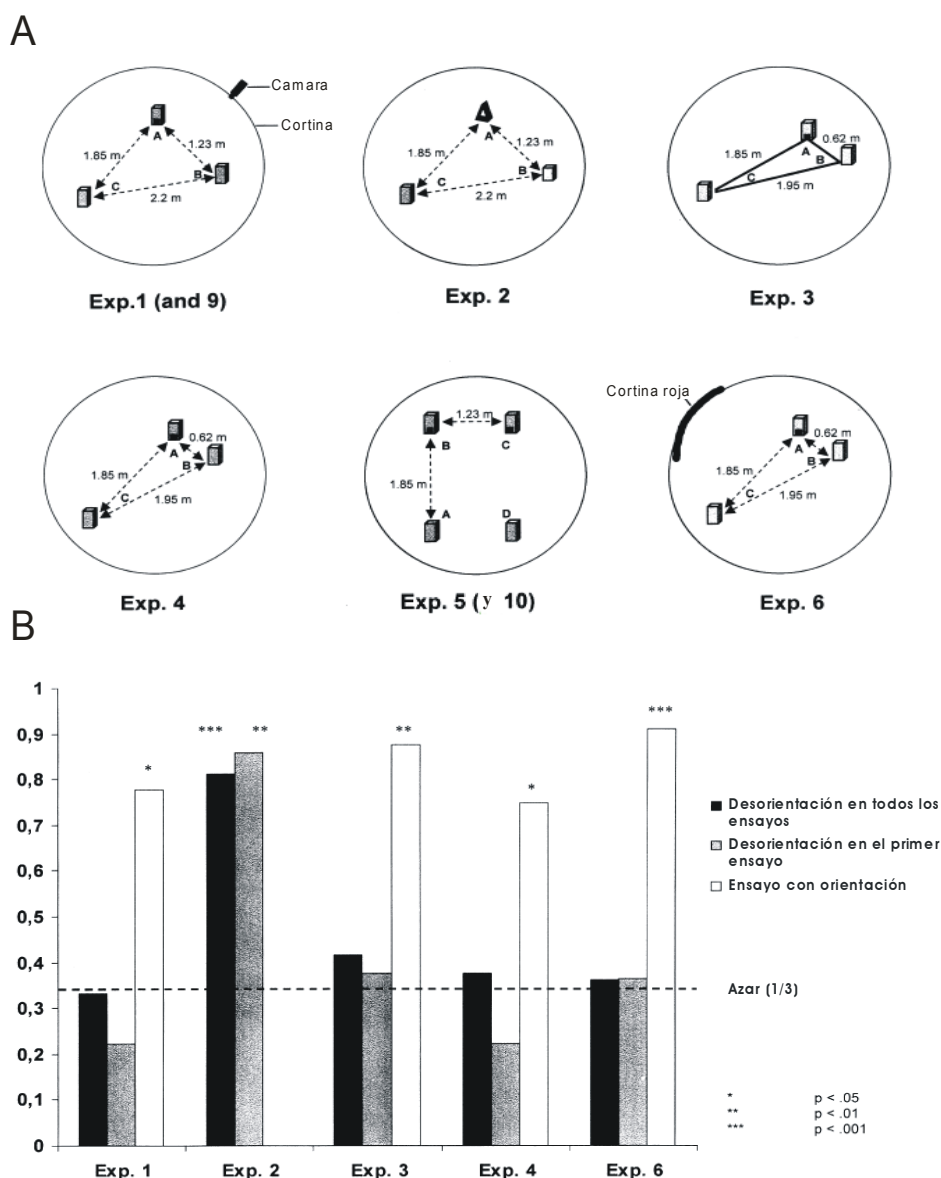
la naturaleza de la situación de búsqueda: los niños fueron más precisos cuando las localizaciones fueron dispuestas en una configuración grande (10x10m) frente a una configuración pequeña (5x5m). Esto sugiere que las claves distales necesitan ser integradas con las localizaciones proximales para ser utilizadas exitosamente. La integración es más probable cuando las localizaciones de búsqueda están más lejos del observador. Por lo tanto, cuando las localizaciones de búsqueda de este estudio estaban más lejos del observador, podían ser procesadas como claves distales, como las claves naturales del escenario, e integradas en una representación allocéntrica del ambiente (Burgess, 2006). También puede ser útil no considerar los elementos del ambiente como categorías discretas de “claves” o “geometría”, sino como un continuo donde un elemento pueda, por ejemplo ser más “como una clave” cuando está proximal al observador, y al mismo tiempo forme parte de una configuración geométrica cuando se encuentre lejos del observador. Este continuo también incluiría otros aspectos de los elementos, tales como su saliencia o la proximidad a otras configuraciones del ambiente. Esta cuestión es tal vez más pertinente en los ambientes de tres dimensiones que en los contextos de laboratorio.



**Figura 17.** Aprendizaje geométrico y no geométrico en niños. Habitación experimental de un experimento de aprendizaje espacial en niños. Los niños (de entre 17 y 24 meses) debían encontrar un juguete escondido en una de las cuatro esquinas. **A.** Resultado de los ensayos en los que sólo estaban disponibles las claves geométricas de la habitación rectangular. **B.** en esta situación los sujetos podían utilizar claves geométricas y una clave proximal (librería). El círculo marca la meta. Nótese que en la situación de guía, los sujetos respondían con más frecuencia en la esquina marcada con la clave de guía que en su equivalente rotacional (modificado de Learmonth y cols, 2001).

Aunque Cheng (1986) y Gallistel (1990) han descrito los sistemas de reorientación como un módulo geométrico, sus investigaciones sugieren que este sistema no es sensible a toda la información geométrica. Además, los niños se orientaban exitosamente en una habitación cuadrada cuando una protuberancia en una pared rompía la simetría de la estancia, pero fallaban cuando lo que servía para romper esta simetría era un objeto móvil de dimensiones similares a las de la protuberancia (Hermer, 1997; Wang y cols, 1999). A pesar de que estos dos ambientes podían recibir representaciones muy similares en una descripción basada puramente en la geometría de la superficie, el sistema de reorientación fue evidentemente más sensible a la información de uno de los ambientes y no a la del otro.

Una interpretación de estos hallazgos es que los niños, y quizá otros animales, se reorientan principalmente utilizando la forma permanente de las superficies del ambiente (paredes, acantilados, valles, el suelo), ignorando las propiedades no geométricas de esta configuración (como el color de los muros) y las propiedades geométricas de las marcas de la superficie, así como de los objetos móviles (formas y posiciones de los objetos). Para examinar estas posibilidades, Gouteux y Spelke (2001) estudiaron las habilidades de niños de entre 3 y 4 años para reorientarse y localizar objetos en un espacio abierto circular rodeado por tres o cuatro objetos que sirvieran como claves (Figura 18). La reorientación fue evaluada mediante la ocultación de un objeto dentro de una de las claves, la desorientación de los niños y la observación de la búsqueda de los sujetos. Se comparó la ejecución con la de otros ensayos en los que los niños permanecían orientados. En los ensayos orientados, los niños localizaban la meta con éxito. Por el contrario, en los ensayos con desorientación los niños fallaban en la localización del objeto cuando las claves eran indistinguibles unas de otras aunque formaran una configuración geométrica distintiva (un triángulo con lados de longitudes distintas o un rectángulo).



**Figura 18.** Aprendizaje espacial en un entorno abierto circular. **A.** Representación esquemática del aparato de prueba con las localizaciones de las diferentes cajas (**A-D**) en las diferentes situaciones experimentales. Se muestran los objetos de referencia y sus diferentes configuraciones. Los niños debían buscar un objeto oculto en uno de los objetos de referencia. La reorientación fue estudiada observando la búsqueda de la meta por los niños y comparando la ejecución con la de otros ensayos en los que el niño permanecía orientado. **B.** Proporción de respuestas correcta en los diferentes ensayos con desorientación (barras negras), en el primer ensayo con desorientación (barras grises) y en los ensayos con orientación (barras blancas) para las situaciones experimentales con niños evaluados en tres localizaciones de búsqueda). En los ensayos orientados los niños siempre localizan la meta. En los ensayos desorientados fallan en localizar el objeto cuando las claves son indistinguibles entre sí aunque formen una configuración geométrica distintiva. (Modificado de Gouteux y Spelke, 2001).

Este estudio demuestra que cuando los niños pequeños son desorientados, pueden reorientarse analizando la forma de la superficie que les rodea, pero no analizan las formas de la configuración de los objetos o los colores distintivos de las superficies. Los niños pequeños también fallaban cuando intentaban reorientarse utilizando las relaciones geométricas entre los objetos aunque se enfatizaran estas relaciones presentando configuraciones muy asimétricas y presentando líneas que conectaban los objetos en una figura unitaria. En contraste con estos errores, los niños pequeños realizaban las tareas con éxito cuando permanecían orientados, cuando eran desorientados pero podían formar una asociación directa entre el objeto y una propiedad del contenedor en el que se escondió, y también cuando estaban desorientados pero podían reorientarse de acuerdo con una configuración de paredes rectangulares. Por otra parte, los adultos, que fueron estudiados en otros dos experimentos, localizaban los objetos utilizando tanto información geométrica como no geométrica. Los autores concluyen que este sistema de reorientación de desarrollo muy temprano está relativamente encapsulado y favorece la información sobre la forma de la superficie, pero no es sensible a las propiedades geométricas o no geométricas de los objetos.

Estos hallazgos, al igual que los de otros investigadores (Hermer y Spelke, 1996; Stedron y cols, 2000; Wang y cols, 1999) contrastan con los de Learmonth y colaboradores (1998), que informaron que los niños confiaban para reorientarse en una clave única, indirecta y no geométrica cuando los evaluaban en una gran habitación durante una única sesión. Dado que los análisis del primer periodo de sesiones del experimento de Gouteux y Spelke (2001) no muestran una tendencia de los niños a reorientarse mediante información no geométrica, los hallazgos divergentes de estos experimentos probablemente se deben a las diferencias en el tamaño o la configuración de las habitaciones y claves que se presentaban a los niños.



Otras investigaciones han revelado una estrecha correspondencia entre el rendimiento en la navegación de los niños y los roedores en tareas de desorientación, cuando las habilidades de reorientación fueron estudiadas con medidas similares. Por ejemplo, las ratas que estaban desorientadas en una habitación simétrica con un único sector que contrastaba por su brillo, no empleaban las relaciones geométricas entre los objetos para reorientarse y localizar la comida escondida (Biegler y Morris, 1993). Las ratas también fallaban en localizar la comida cuando permanecían orientadas y la localización de la comida era especificada por sus relaciones con un conjunto de objetos movibles que mantenían una configuración geométrica constante (Biegler y Morris, 1993, 1996). Además el paralelismo entre los sistemas de navegación de los roedores y los niños humanos proviene de estudios de búsqueda de objetos por sujetos que no están desorientados. Los roedores que están orientados y que exploran un ambiente de claves estables son muy sensibles a las localizaciones de múltiples objetos, igual que los niños en los ensayos orientados de este experimento.

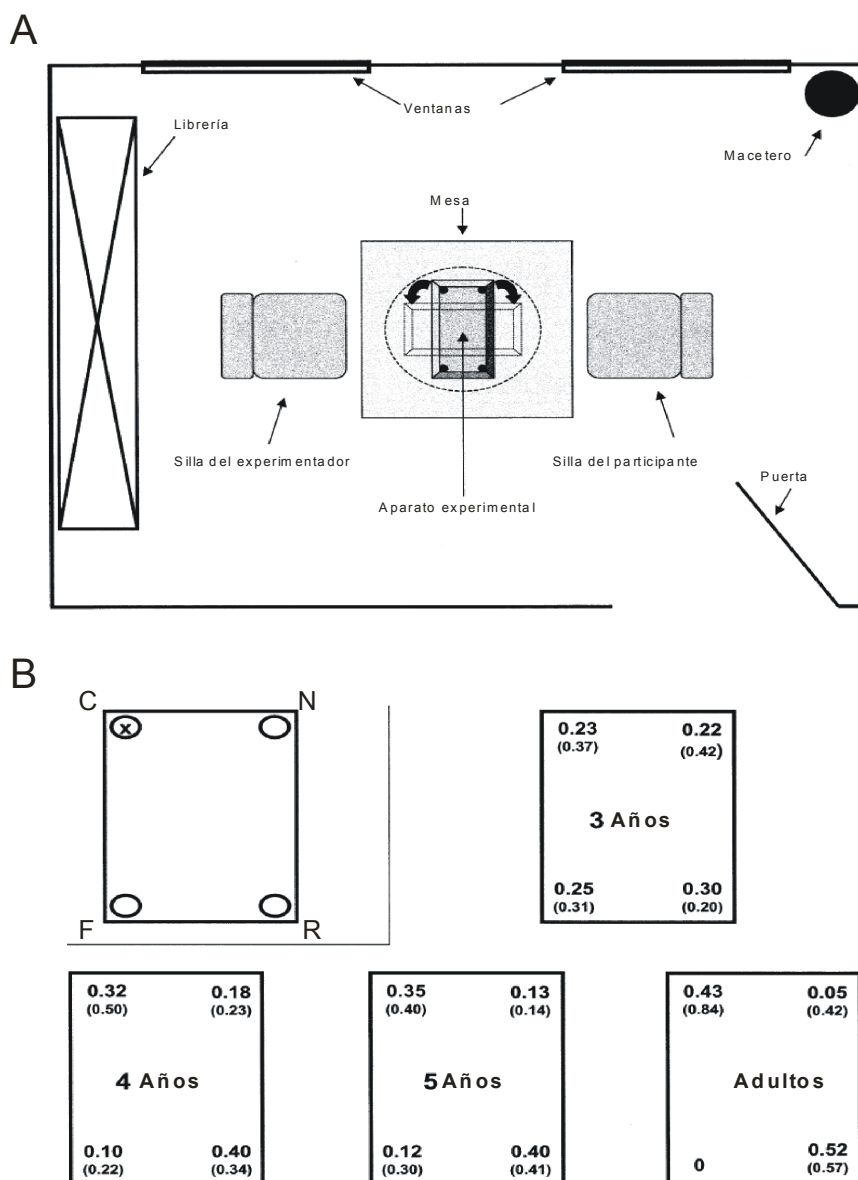
Muchos de estos estudios que emplearon la desorientación para examinar la codificación que los niños realizan de los espacios cerrados han utilizado el procedimiento de desorientación de Cheng (1986) en el que se gira al sujeto (por ejemplo, Hermer y Spelke, 1994, 1996; Huttenlocher y Vasilyeva, 2003; Learmonth y cols., 2001, 2002; Lourenco y cols., 2005; Wang, Hermer, y Spelke, 1999). Sin embargo, en el experimento de Gouteux y colaboradores (2001) se utilizó un procedimiento de desorientación espacial en el que rota el espacio, es decir los experimentadores rotan un tablero rectangular mientras los niños permanecen con los ojos cerrados.

El experimento de Gouteux y colaboradores (2001) abordó esta cuestión de una forma novedosa. En efecto, en lugar de realizar las pruebas en un espacio geométrico real, los niños debían buscar un reforzador que estaba oculto en una maqueta o modelo del espacio rectangular. En la

categorización de tareas espaciales propuesta por Weatherford (1985), esta tarea corresponde a un modelo a pequeña escala, es decir, un espacio que sólo puede ser observado o manipulado, mientras que la tarea utilizada por ejemplo por Hermer y Spelke (1994) puede ser categorizada como un espacio navegable a pequeña escala, que es un espacio lo suficientemente grande como para permitir desplazarse a través de él. En esta tarea, los niños observan como el experimentador oculta un objeto atractivo en una esquina y a continuación, este espacio rectangular se gira mientras el participante cierra los ojos (Figura 19). Posteriormente, el niño debía recuperar el objeto. Este diseño presenta algunas diferencias obvias con la tarea original de Cheng (1986) y Spelke (1994). En efecto, la caja rectangular usada es un modelo de un espacio real, además, lo que se rota es el aparato y no el participante, y finalmente como las claves visuales situadas fuera de la caja están siempre disponibles, es posible evaluar su papel en la localización de la esquina correcta. Los resultados de este experimento mostraron que la codificación geométrica no aparece hasta los 4 años de edad, es decir, más tarde que en el espacio locomotor. La utilización conjunta de la geometría y las claves locales emerge a los 5 años de edad. Estos datos muestran que aunque los tipos de procesamiento que se emplean en un espacio locomotor y manipulativo son los mismos, no aparecen al mismo tiempo. La diferencia entre las tareas locomotoras y las manipulativas sugiere que el estar inmerso en el ambiente hace que el procesamiento de la información sea más fácil que en las tareas en las que el objeto es exterior al participante. Este experimento también aporta evidencias de que las representaciones que guían la orientación de los niños capturan la información sobre la forma de la superficie del ambiente pero no sobre la forma de la configuración de los objetos. En este experimento los autores concluyen que esta tarea era más difícil porque los espacios pequeños (no navegables) invocan representaciones “secundarias” que son específicas y dependientes de la orientación, mientras que los espacios grandes (navegables) invocan

## Introducción

representaciones “primarias”, que son independientes de la orientación. Sin embargo, la dificultad puede ser debida a diferencias en los procedimientos de desorientación, ya que en la tarea de Gouteux y colaboradores se rotaba el espacio en lugar del observador.



**Figura 19.** Reorientación en un entorno a pequeña escala por niños de 3, 4, 5 años y adultos. **A.** Representación esquemática de la situación experimental. **B.** Frecuencia media de elección de cada esquina (y desviación típica entre paréntesis) por cada grupo de edad. La esquina correcta es la C, la esquina rotacional equivalente es la R, las respuestas geoméricamente inapropiadas son la N y la F. Para los autores, los resultados sugieren que la codificación geométrica aparece a partir de los 4 años y el uso conjunto de las claves geométricas y locales emerge a los 5 años. (Modificado de Gouteux y cols, 2001).

Los efectos de la desorientación en el aprendizaje espacial de los niños han sido estudiados también en varios trabajos recientes. Por ejemplo, Lourenco y Huttenlocher (2006) estudiaron la codificación espacial en niños de entre 18 y 25 meses en dos tareas de desorientación que implicaban la rotación del espacio o la del observador. Esta aproximación ha sido empleada para demostrar que, aunque ambos procedimientos tienen el mismo efecto (es decir, cambiar la relación entre el espectador y el diseño espacial), no invocan los mismos procesos para determinar la localización (Huttenlocher y Presson, 1973, 1979; Simons y Wang, 1998; Wraga, y cols, 2000).

Para comprobar esta posibilidad, Lourenco y Huttenlocher (2006) compararon la habilidad de los niños para localizar un objeto escondido en un espacio cerrado tras ser sometidos a uno de entre dos procedimientos de desorientación: rotar al observador o rotar el espacio. En ambas versiones, se vendaron los ojos a los niños para garantizar que no pudieran realizar un seguimiento del cambio de la relación con el objeto oculto. Así, en ambas tareas los niños tendrían que utilizar las características geométricas del espacio para determinar la ubicación del objeto. Excepto en el caso del procedimiento de desorientación, las tareas eran idénticas; ambas comenzaban con la fase de ocultación, seguidas por un procedimiento de desorientación y a continuación la fase de búsqueda. Los niños fueron sometidos a pruebas realizadas dentro y fuera del espacio cerrado. Los autores utilizaron un espacio en forma de triángulo isósceles con ángulos que variaban en sus características distintivas (Figura 20). Una de las esquinas era única en la medida en que se distingue de las otras dos esquinas con respecto a la longitud (los dos lados igual de largos frente a que un lado sea más corto que el otro) y el tamaño angular ( $40^\circ$  frente a  $70^\circ$ ). Los resultados mostraron que en la tarea con procedimiento de desorientación en la que el observador se movía, los niños obtenían un rendimiento superior al esperado por el azar independientemente de la esquina en que se ocultara el

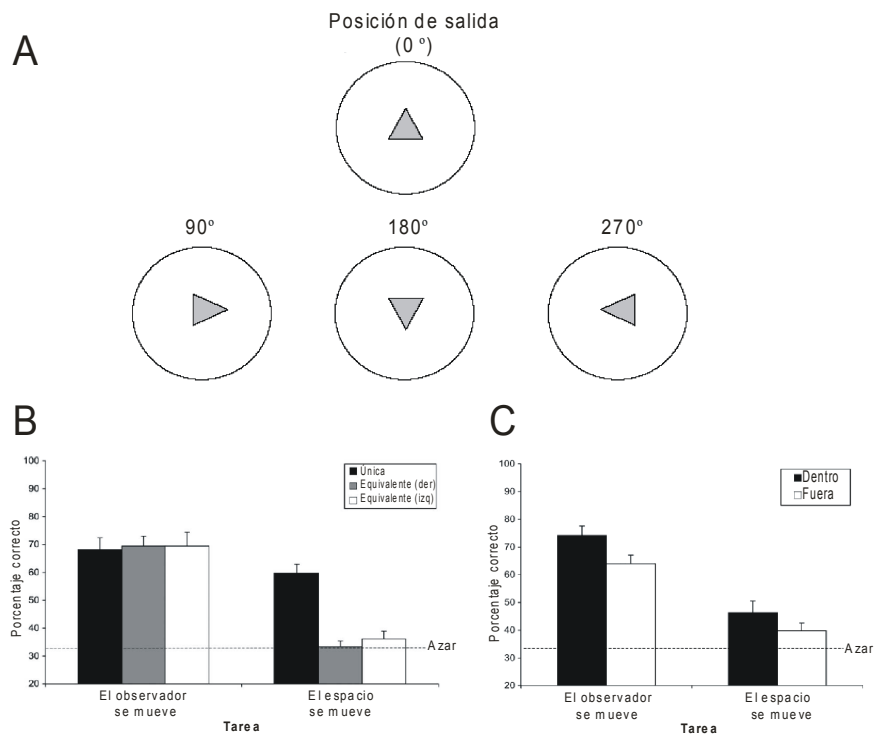
objeto. Es decir, tanto si se utilizaba para esconder el objeto la esquina única como si se empleaba una de las esquinas equivalentes, los niños podían encontrar el objeto. En cambio, en el procedimiento de desorientación en el que se mueve el espacio, el rendimiento dependía de cuál fuera la esquina en la que se ocultaba el objeto. Cuando el objeto era escondido en la esquina única, los niños realizan la tarea con la misma precisión que los que se sometían al procedimiento de desorientación mediante el movimiento del observador, localizando el objeto con más frecuencia de lo esperado por azar. Sin embargo, cuando el objeto se ocultaba en una de las dos esquinas equivalentes, la ejecución no difería del azar. Los hallazgos de este estudio sugieren que las tareas que utilizan procedimientos de desorientación mediante el movimiento del observador pueden ser tratadas de manera diferente por los niños que las tareas que emplean desorientación mediante el movimiento del espacio.

En las tareas que implican rotación del espacio, los niños se enfrentan con la insólita situación de ver el espacio en una posición diferente cuando ellos no han girado. Esta situación contrasta claramente con la que implica movimiento del observador, en la cual el cambio en su relación con el espacio es consistente con el hecho de haberse desplazado. De hecho, normalmente los sujetos tienen experiencia respecto a este tipo de cambios, ya que habitualmente se mueven a diferentes posiciones alterando sus relaciones con los objetos y lugares del ambiente (Lourenco y Huttenlocher, 2006). En la condición de movimiento del espacio, como el cambio en la relación del observador con el espacio es inconsistente, ya que él no se ha movido, los niños pueden haber tratado de transformar el espacio a fin de restablecer su relación original con éste (es decir, volver a la alineación anterior del espacio con ellos mismos). La transformación de la información espacial en este caso puede ser similar a visualizar un objeto en movimiento rotacional, lo cual puede ser difícil incluso para los adultos. En la tarea con desorientación mediante movimiento del observador, a

diferencia de aquella en que se rota el espacio, la situación no es inusual para el sujeto. De hecho, es totalmente coherente con la experiencia de los niños, que han sido girados varias veces. En consecuencia, los niños no necesitan transformar su representación del espacio triangular, lo cual explicaría la razón por la que pueden encontrar el objeto oculto independientemente de la esquina que se utilice para ocultar el objeto. Al igual que en estudios anteriores, los resultados de Lourenco y Huttenlocher muestran que cuando la tarea implica un procedimiento de desorientación mediante movimiento del observador los niños pueden usar con facilidad la información del espacio para localizar un objeto escondido. También muestran que cuando la información espacial es más distintiva con respecto al observador, como en la posición interior, los niños tienen más facilidad para localizar el objeto. De acuerdo con esto, en el experimento de Gouteux y colaboradores (2001), los niños podían haber tratado de restablecer su relación original con el espacio después de la desorientación transformando el espacio.

Sin embargo, a diferencia del estudio de Lourenco y Huttenlocher (2006), donde hubo dos casos (es decir, una única esquina y la posición interior) en que dichas transformaciones rotacionales podían ser más fáciles, ninguno de estos dos casos existía en el estudio de Gouteux y colaboradores, en el que los niños fueron puestos a prueba en un espacio rectangular y siempre eran situados en el exterior de este espacio. Lourenco y Huttenlocher (2006), concluyen que en la situación de desorientación mediante el movimiento del espacio, los niños pueden intentar transformar el espacio, mientras que en el procedimiento de desorientación en el que se mueve el observador, no necesitan realizar esta transformación

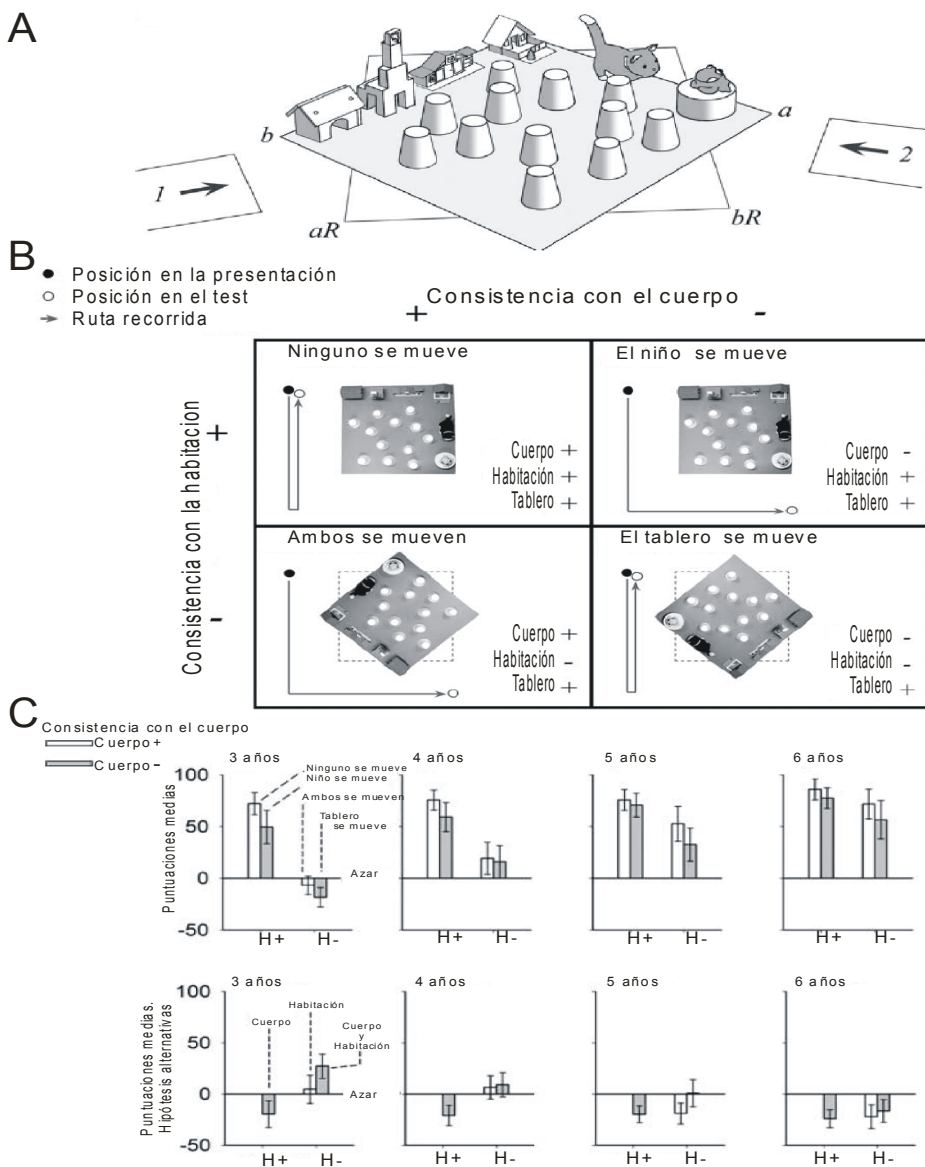
## Introducción



**Figura 20.** Experimento de desorientación utilizando un espacio en forma de triángulo isósceles. **A.** Visión superior de la estructura triangular y el ambiente circundante durante la tarea de desorientación por movimiento del espacio. **B.** Porcentaje medio de aciertos en función de la tarea y de la esquina. Las esquinas equivalentes derecha e izquierda corresponden a las posiciones derecha e izquierda de esas esquinas cuando la estructura triangular estaba situada en la orientación de 0 grados. **C.** Porcentajes medios de aciertos en función de la tarea y de la posición durante la prueba, es decir, dentro o fuera del aparato experimental (modificado de Lourenco y Huttenlocher, 2006).

Otro estudio reciente de memoria espacial en niños (Nardini y cols, 2006), ha proporcionado una elegante demostración de los efectos paralelos de los marcos de referencia definidos por el cuerpo y el ambiente circundante. El experimento de Nardini y colaboradores, basado en el paradigma de Simons y Wang (1998) y Wang y Simons (1999) en adultos, es innovador al permitir la comparación de los efectos de la consistencia con el cuerpo y la consistencia con la habitación en la misma tarea. Este trabajo estudia el desarrollo de los marcos de referencia en niños de entre 3 y 6 años, que debían buscar un juguete escondido en un tablero que contenía una configuración de contenedores idénticos rodeados por cuatro claves en cuatro condiciones diferentes: cuando se mueve el niño y el tablero, cuando

sólo se mueve el niño, cuando sólo se mueve el tablero, cuando ninguno se mueve (Figura 21). Al mover el niño variaba la relación de consistencia entre la posición del juguete oculto y el cuerpo. Al mover el tablero entre la presentación y el test se alteraba la consistencia de la localización de la meta con la habitación experimental. La posición del juguete siempre permanecía consistente con el tablero. Los autores encontraron un mayor rendimiento en las situaciones de coherencia con el cuerpo y con la habitación. Además, estos efectos ya estaban presentes a los 3 años de edad.





La consistencia con el cuerpo permitiría emplear representaciones egocéntricas que no se actualizarían con el movimiento, tales como las imágenes visuales almacenadas. Los niños fueron más precisos cuando veían la configuración desde el mismo ángulo en la presentación y la prueba. Esas representaciones que facilitan la ejecución cuando la relación con el cuerpo es constante, se desarrollan ya a los 3 años y no muestran cambios significativos hasta los 6 años de edad. La ventaja para recordar a partir de puntos de vista familiares se ha informado en un amplio rango de especies que va desde las hormigas hasta los humanos (Diwadkar y McNamara, 1997; Judd y Collett, 1998; Roskos-Ewoldsen y cols, 1998).

**Figura 21.** Marcos de referencia egocéntricos, ambientales e intrínsecos para la memoria espacial en niños en un ambiente a pequeña escala. **A.** Después de esconder un objeto, se cambian las relaciones entre el lugar oculto y el cuerpo (por ejemplo, cambiando la perspectiva del participante). Esto se conseguía en la condición “el niño se mueve” y en la condición “el tablero se mueve”. Cuando se cambia la posición del niño y del tablero (condición “ambos se mueven”) la relación del juguete con el cuerpo se mantiene (p.e. el sujeto camina de 1 a 2 mientras el tablero se rota de b a bR). En la condición de línea base (“ninguno se mueve”) el sujeto caminaba de la posición 1 a la 2 pero volvía a la misma posición (1) y el laberinto no era rotado. **B.** Estas cuatro condiciones variaban sistemáticamente la consistencia del lugar oculto con el cuerpo y la habitación. El marco de referencia proporcionado por el tablero fue siempre consistente entre la presentación y el test. Este marco de referencia provee las únicas bases para la respuesta correcta en la condición “el tablero se mueve”). **C.** Media de respuestas por edad y condición. Un valor de 100 corresponde con la búsqueda en la localización correcta, 0 corresponde a una distancia de búsqueda que no difiere del azar, y valores inferiores a 0 corresponde a una frecuencia de errores superiores al azar. Barras blancas: el marco de referencia del cuerpo es consistente entre la presentación y el test. Barras grises: el marco de referencia del cuerpo es inconsistente entre la presentación y el test. Columnas de la izquierda: el marco de referencia de la habitación es consistente entre la presentación y el test. Columnas de la derecha: el marco de referencia de la habitación es inconsistente. El orden de las condiciones de izquierda a derecha es por lo tanto: ninguno se mueve, niño se mueve, ambos se mueven, el tablero se mueve, como se muestra en la gráfica para la edad de 3 años. Para las últimas tres condiciones, se plantean las “hipótesis alternativas” las puntuaciones se basan en las distancias de búsqueda desde los lugares supuestos en el caso de que se utilizaran aquellos marcos de referencia que eran incorrectos en el contexto de cada condición. Estos lugares incorrectos son especificados por el cuerpo (condición “niño se mueve”), la habitación (condición “ambos se mueven”) y por los dos (condición “el tablero se mueve”), como se muestra en la gráfica para tres años. Ningún marco de referencia predice una localización incorrecta para la condición “ninguno se mueve”. H+ y H-: consistencia o no consistencia con la habitación. (modificado de Nardini y cols, 2006).

El efecto de la consistencia con la habitación ya está presente a los 3 años. Una conclusión sorprendente fue que el efecto de la habitación, que implica representaciones aloécnicas de la habitación y/o representaciones egocéntricas actualizadas por el propio movimiento, fue mucho más fuerte en los niños más pequeños que el efecto de la consistencia con el cuerpo, que sólo implica representaciones puramente egocéntricas. A una edad tan temprana como los 3 años, existían representaciones espaciales que no eran puramente egocéntricas. Un resultado consistente con esta precisa actualización espacial en los niños pequeños se encuentra en el estudio de Newcombe y otros (1998), en el que los niños de 16 a 36 meses buscan con exactitud después de caminar al lado opuesto de una caja, es decir, tras sufrir una manipulación que eliminó el marco de referencia egocéntrico.

Según el experimento de Nardini y colaboradores el recuerdo independiente del punto de vista basado sólo en el tablero y la relación entre las claves circundantes de la maqueta emerge a los 5 años. Este tipo de marco de referencia aloécnico también llamado marco de referencia intrínseco (Levinson, 2003), fue definido por la configuración y la forma de las claves de la maqueta. No hay evidencia de que el posterior desarrollo de esta habilidad, que implica representaciones referidas a objetos (intrínsecas), dependa de codificaciones verbales. La aparición a los 5 años de edad del recuerdo independiente del punto de vista, en este estudio, no coincide con los resultados del clásico estudio de toma de perspectiva de Piaget e Inhelder (1967) o el de Huttenlocher y Presson (1973), donde la edad de transición se producía alrededor de los 10 años. Estos resultados indican que los componentes básicos de las competencias espaciales de los adultos, incluyendo las representaciones paralelas del espacio egocéntricas y no egocéntricas están presentes ya a los 3 años. Estas habilidades se complementan con el desarrollo posterior de las representaciones referidas a objetos a los 5 años.

### **Estrategias de orientación espacial y maduración cerebral**

Los cambios en el uso de los diferentes sistemas espaciales durante el desarrollo podrían reflejar la maduración de sistemas cerebrales separados, que representan la información espacial usando diferentes marcos de referencia. El marco de referencia del cuerpo probablemente dependa de representaciones puramente egocéntricas dependientes de la vía dorsal y de la corteza parietal posterior (Milner y Goodale, 1995). El marco de referencia de la habitación puede depender de las representaciones parietales posteriores que se refieren a la posición del cuerpo, pero que se actualizan por el movimiento libre del sujeto (Bremmer y cols, 1997; Colby, 1999). El dominio inicial de estas representaciones, sobre representaciones egocéntricas como las escenas visuales, puede representar una temprana preferencia por las representaciones sensoriomotoras del espacio dependientes de las vías dorsales sobre las representaciones cognitivas que dependen de las vías ventrales (Rosetti, 1998). Curiosamente, el procesamiento perceptivo temprano en los niveles inferiores de las vías ventral y dorsal muestra que no hay ventaja de las vías dorsales; de hecho, las vías ventrales maduran más rápidamente (Braddick y cols, 2003).

Por lo tanto, si el dominio más temprano del marco de referencia de la habitación refleja una preferencia por las representaciones de las vías dorsales, éste puede depender de un posterior proceso de selección más que de la propia capacidad de procesamiento de las vías dorsales y ventrales en sí.

El marco de referencia de la habitación puede depender también de las representaciones alocéntricas de la localización relativa a las claves de la habitación. Diversos estudios han encontrado una brusca transición en el uso de claves externas entre los 18 y los 24 meses de edad, con sólo una mejora gradual en años posteriores (Newcombe y cols, 1998; Sluzenski, 2004).

Estos trabajos sugieren que esta transición depende de la maduración del hipocampo, debido a la evidencia de que estas tareas se basan en la actividad del hipocampo y el peso de las evidencias de que el aprendizaje de lugar es dependiente del hipocampo, así como de que la maduración del hipocampo humano continúa hasta aproximadamente esa edad (Kretschmann y cols, 1986; Seress, 1992). También se debería considerar si los cambios en el funcionamiento del hipocampo forman parte del desarrollo más general del lóbulo temporal medial. Por ejemplo, Bohbot y colaboradores (1998), encontraron que la corteza parahipocampal derecha también parece desempeñar un papel crítico en la memoria de localización. Otras posibilidades incluyen las áreas corticales entorrinal y perirrinal. De hecho, los hallazgos de Nemanic y colaboradores (2004), indican que el cortex perirrinal, y no el hipocampo en sí mismo, desempeña un papel crítico en la tarea de no igualdad demorada a la muestra, una tarea en la cual los niños muestran una importante mejora alrededor de los 20 a 22 meses de edad (Diamond, 1990; Diamond y cols, 1994; Overman, 1990).

Por otra parte, el uso de las características externas en la codificación espacial podría depender de la experiencia más que de la maduración cerebral, o tal vez de ambas conjuntamente. Una posibilidad es que este cambio en el desarrollo se deba a la acumulación de experiencia en la locomoción en posición vertical, sobretodo a medida que requiere menos esfuerzo. Resulta difícil ver claves distales y codificarlas en una localización simultáneamente, cuando los niños gatean. Si bien los bebés comienzan a caminar en torno al primer año de edad, en un primer momento se trata de una actividad que requiere gran esfuerzo, y los niños en las primeras etapas de la locomoción bípeda a menudo miran hacia sus pies o a los posibles apoyos cercanos más que a los objetos distales. La hipótesis de que la experiencia en caminar es necesaria para el aprendizaje podría ser estudiada mediante la comparación del aprendizaje de lugar entre niños que aprendieron a caminar temprana y tardíamente.

Sin embargo cuando se estudia la cognición especial en niños mediante pruebas con aparatos estandarizados en la experimentación animal que han mostrado unas relaciones concretas entre el cerebro y la conducta, se encuentra una aparición más tardía de las estrategias dependientes del hipocampo (por ejemplo, Diamond, 1990; Overman, 1990; Overman y cols, 1996; Overman y cols, 1996).

En lo que respecta a laberintos radiales, un gran número de estudios han mostrado que las ratas con lesión en el hipocampo y en estructuras relacionadas presentan déficits en el aprendizaje espacial relacional en una tarea de búsqueda de una plataforma escondida, pero las mismas ratas no tienen problemas si la plataforma es visible (Jarrard, 1993; Sutherland y Rudy, 1987). En cuanto a la tarea del laberinto acuático de Morris, los datos procedentes de estudios con roedores muestran que el aprendizaje relacional en este aparato depende de la integridad y maduración del hipocampo y estructuras relacionadas (Jarrard, 1993; Keith, 1990; Rudy y cols, 1987; Sutherland y Rudy, 1987; Sutherland y cols, 1982). La habilidad en el aprendizaje de lugar en la tarea de Morris se relaciona estrechamente con la maduración del hipocampo. Así, las ratas menores de 19 días de edad son incapaces de resolver la versión con la plataforma oculta mientras que resuelven fácilmente la versión con plataforma visible (Keith, 1990; Rudy y cols., 1987). Entre los 19 y los 25 días el número de células granulares del fascículo dentado del hipocampo se incrementa dramáticamente (Bayer, 1980). Paralelamente, las ratas de 21 días resuelven la tarea con plataforma oculta tan bien como las adultas, sin embargo, siguen mostrando dificultades en el recuerdo de la tarea a las 24 horas en comparación con los adultos (Keith, 1990).

Análogamente a los datos con roedores, los resultados de Overman y colaboradores (1996) con niños sugieren que la maduración funcional del sistema hipocampal, al menos en lo que respecta al aprendizaje relacional de lugar, puede no ser completa hasta aproximadamente los 7 años de edad.

Leplow (1994, 1998, 2003), mediante el laberinto locomotor de Kiel, una tarea que combina elementos del laberinto acuático de Morris y el laberinto radial, encontró que el aprendizaje de lugar se desarrolla a la edad de 10 años, mientras que los niños hasta los 7 años de edad se orientan mediante una clave única.

Estos resultados son consistentes con la idea de que algunas funciones del lóbulo temporal medial alcanzan su madurez en etapas bastante tardías de la infancia. Es muy posible que varios sistemas del lóbulo temporal medial maduren a diferentes ritmos y, por lo tanto, diferentes habilidades cognitivas dependientes del lóbulo temporal medial alcancen el estado adulto en diferentes momentos del desarrollo. Es interesante observar que en determinadas tareas dependientes del lóbulo temporal medial, los niños alcanzan el nivel de eficiencia adulto en un momento tardío de la infancia. Por ejemplo, la tarea de preferencia por la novedad es dependiente del hipocampo y estructuras relacionadas (Bachevalier y cols, 1993; Bachevalier y Mishkin, 1994; McKee y Squire, 1993) y no se observa el patrón adulto hasta los 9 años edad (Verman, Bachevalier, Sewell y Drew, (1993). En la tarea de no igualdad demorada a la muestra el nivel de ejecución equivalente al de los adultos no aparece hasta los 41-81 meses de edad (Overman y cols, 1992).

Asimismo, los resultados de Nardini y colaboradores (2006) muestran que la emergencia a los 5 años de la habilidad para el recuerdo independiente del punto de vista usando solo el marco de referencia de la maqueta podría estar asociada con el hipocampo, que parece ser capaz de realizar al mismo tiempo las representaciones separadas referidas a las claves locales y a las de la habitación (Zinyuk y cols, 2000). Un segundo componente de esta habilidad de utilizar sólo la maqueta como marco de referencia puede ser la inhibición del marco de referencia incorrecto proporcionado por el cuerpo y la habitación. En este sentido, se ha

propuesto que la competencia en tareas de inhibición depende del desarrollo de los lóbulos frontales (Diamond, 1990; Goldman-Rakic, 1987).

### **Diferencias sexuales en el procesamiento de la información espacial en niños**

Los estudios que se han centrado sobre este tema han obtenido con frecuencia resultados contradictorios tras emplear una gran variedad de procedimientos experimentales. Las diferencias más claras y que sugieren una superioridad masculina en sujetos adultos se obtienen en tareas que implican rotación mental (Linn y Petersen, 1985; Voyer y cols 1995; Halpern, 1992; Maccoby y Jacklin, 1974; Marmor, 1975). También se ha encontrado de forma consistente una mejor ejecución de los hombres en el aprendizaje de las propiedades métricas, geométricas y direccionales para la navegación espacial en entornos virtuales. Sin embargo, las mujeres recuerdan mejor las claves visuales del entorno (Galea y Kimura, 1992, 1993; Astur y cols, 1998; Dabas y cols, 1998; Moffatt y cols, 1998; Miller y Santoni, 1986; Sandstrom y cols, 1998). En este mismo sentido, Gron y colaboradores (2000) informaron que los hombres eran más rápidos que las mujeres en encontrar el camino de vuelta en un laberinto virtual. Curiosamente, este resultado estuvo acompañado de diferentes patrones de activación cerebral.

Cuando las habilidades de navegación espacial se estudian en entornos reales, no solo las claves visuales son importantes sino que como ya hemos visto también las claves del propio desplazamiento (Berthoz, 1999; Worsley et al., 2001). Lewin y colaboradores (2001) no encontraron diferencias significativas entre los hombres y las mujeres en el recuerdo de una ruta en una habitación llena de objetos. De forma similar, Lawton y Charleston (1996) no observaron diferencias entre hombres y mujeres en

tareas en un entorno cerrado. Aunque los hombres son más precisos en localizar la dirección hacia el punto de partida al final del trayecto. Recientemente, Silverman y colaboradores (2000) han demostrado que los hombres obtienen mejores puntuaciones que las mujeres en varias medidas en tareas en las que los sujetos tenían que encontrar la ruta más corta al punto de partida. Por tanto, parece haber una clara ventaja de los hombres en la actualización mental de la posición de uno con respecto al punto de salida. Curiosamente las puntuaciones en estas tareas correlacionan con las puntuaciones obtenidas en tareas de rotación mental.

También se han encontrado diferencias debidas al sexo en tareas espaciales en animales. Por ejemplo, hay algunos datos sobre la superioridad masculina en ciertas especies de roedores en tareas de aprendizaje de lugar (Gaulin y cols, 1990; Jacobs y cols, 1990; Sherry y cols, 1992). Se ha planteado que como resultado de la selección sexual, los machos de especies mamíferas poligínicas tienen territorios más grandes (Gaulin y Fitzgerald, 1989) y mayores hipocampos que las hembras y por lo tanto realizan mejor que las hembras las tareas de navegación espacial (Jacobs y cols, 1990). Sin embargo, esta hipótesis no se ha corroborado en otro estudio con tres especies de roedores (Sawrey y cols, 1994). Por lo tanto, el estudio de la literatura sobre aprendizaje espacial en humanos adultos y roedores no permite concluir la existencia de una diferencia clara debida al sexo en tareas de navegación espacial.

En lo que respecta a los trabajos sobre diferencias sexuales en las capacidades espaciales de niños, En la inmensa mayoría de ellos se ha puesto de manifiesto una total ausencia de diferencias debidas al sexo en el aprendizaje de las distintas tareas espaciales empleadas así como en el empleo de la geometría o de las claves del entorno para orientarse (Overman y cols, 1996; Leplow y cols, 2003; Lehnung, 1998; Cheng y Newcombe, 2005). Una de las pocas excepciones fue encontrada en el trabajo de Nardini y colaboradores (2006) que curiosamente encontró que las niñas de entre 3 y



6 años eran mejores en la utilización de una estrategia allocéntrica centrada en una maqueta pero mostraban pocas mejoras adicionales resultantes de la coherencia del marco de referencia con el propio cuerpo. La ventaja de las niñas es coherente con los resultados en adultos sobre la detección del cambio sin cambio de la perspectiva (McBurney y cols, 1997).

Sin embargo, existen determinadas tareas espaciales sobretodo aquellas que evalúan la capacidad de rotación espacial, que revelan diferencias debidas al sexo en niños (Sandstrom, 1998). En cuanto a la edad a la que aparecen estas diferencias, varios trabajos han encontrado que ya se dan en niños de 4 a 5 años (Cronin, 1967) (Rosser y cols 1984; Uttal y cols, 1999). Sin embargo, las diferencias más consistentes debidas al sexo en tareas de rotación mental aparecen alrededor de los 8 años y se mantienen sin cambios en la edad adulta (Guay y McDaniel, 1977; Johnson y Meade, 1987; Kerns y Berenbaum, 1991; Richmond, 1980). Se han planteado varias hipótesis que tratan de explicar las diferencias sexuales encontradas en tareas espaciales en niños. Así, las diferencias sexuales en la cognición espacial se han relacionado con variables biológicas como las hormonas gonadales y la maduración de determinadas regiones cerebrales (Bachevalier y Hagger, 1991; Goy y McEwen, 1980; Levy y Heller, 1992; Williams y Meek, 1991). En cuanto al efecto de las hormonas gonadales determinados trabajos sugieren que la administración de hormonas femeninas especialmente estradiol (Hampson, 90c) disminuye la ejecución en tareas espaciales que ejecutan mejor los hombres (Hampson y Kimura, 1988). También, estudios anatómicos y funcionales sugieren que el hemisferio derecho madura antes en hombres que en mujeres (de Lacoste y cols 1991; Diamond y cols 1981; Gratton y cols 1992; Shucard y cols 1981; 1984). Otras variables que también se han relacionado con las diferencias sexuales en la cognición espacial en niños son la edad de maduración sexual (más temprana en las niñas que en los niños; Sanders, 1986) y el efecto de la

experiencia (los niños tendrían más experiencia con este tipo de tareas durante la infancia; Etaugh, 1983; Baenninger y Newcombe, 1989).

#### **1.4. PLANTEAMIENTOS Y OBJETIVOS**

En los últimos años se ha producido un gran interés en conocer cuáles son las estrategias de cognición espacial empleadas por los niños para navegar a través de su entorno y el momento evolutivo en el que éstas aparecen (para una revisión véase Cheng y Newcombe, 2005; Newcombe 2003).

Diferentes trabajos sugieren que el uso de estrategias aloécnicas emerge en un momento tardío del desarrollo, sin embargo hay poco acuerdo sobre cuándo es el momento en el que aparecen estas estrategias. Así, distintos estudios realizados en aparatos ampliamente utilizados en la investigación animal han encontrado que existe una transición a los 7 años de edad en la capacidad para usar estrategias relacionales (Overman y col, 1996, Lehnung, Leplow, 2003; Foreman, 1984). Sin embargo, otros trabajos que estudian el momento en el que emerge esta capacidad aloécnic sugieren que niños entre 18 y 24 meses son ya capaces de emplear claves externas para definir una localización en el espacio (Newcombe, 1998, Sluzenski, 2004, Acredeolo, 1978, Acredolo y Evans, 1980, Bushnell y otros, 1995, DeLoache y Brown, 1983, Manan y cols, 1994).

En cuanto a las capacidades de reorientación que presentan los niños cuando están desorientados, numerosos autores plantean que los niños desde edades muy tempranas pueden usar la geometría de un entorno para reorientarse, aunque la edad en que empiezan a emplearse las claves geométricas fluctúa entre los distintos estudios (Hermer y Spelke, 1994, 1996; Gouteux y Spelke, 2001; Learmonth, 2001; 2002; Gouteux y cols,

2001). Además, no existe acuerdo en si los niños pueden integrar esta información con la proporcionada por claves no geométricas. Así, Hermer y Spelke (1994, 1996) proponen que los niños pequeños de 2 años de edad utilizan la geometría del entorno para orientarse y que este sistema es impenetrable a cualquier otro tipo de información y que sólo a partir de los 6 ó 7 años de edad se conseguiría la integración de información geométrica y no geométrica gracias a la aparición del lenguaje (Hermer-Vazquez 1997; Hermer-Vazquez, Moffet, y Munkholm, 2001). Sin embargo, otros autores como Learmonth y colaboradores (2002) sugieren que niños de tan solo 2 años son capaces de usar las claves y la geometría para localizar una meta en entornos de mayor tamaño. Sin embargo, en entornos pequeños no se hace evidente esta capacidad hasta los 6 años de edad. Por otra parte, en entornos pequeños no navegables se ha observado una aparición aún más tardía en el uso combinado de las claves y la geometría. Así, Gouteaux y colaboradores (2001) sugieren que la codificación de la geometría aparece a los 4 años de edad y el uso combinado de las claves y la geometría a los 5 años. Todos estos resultados sugieren una importante relación entre la escala del aparato experimental y el rendimiento en el empleo de cualquier tipo de estrategia de orientación (Cohen y Cohen, 1985; Gouteux y cols, 2001; Peruch y cols, 1995; Tong y cols, 1995).

El objetivo central de este trabajo es analizar los sistemas de navegación espacial que utilizan los niños de entre dos y diez años de edad para localizar un objeto escondido en entornos de diferente tamaño navegables y no navegables. Para ello hemos realizado cuatro experimentos en los que se emplean un amplio conjunto de procedimientos de entrenamiento y de ensayos de prueba que permiten analizar las estrategias empleadas en cada circunstancia. En el primer experimento analizamos las estrategias de navegación espacial empleadas por niños de 2 y 3 años en un laberinto radial de cuatro brazos emplazado en un entorno locomotor natural, estable y de gran tamaño. En un segundo experimento nos

planteamos comprobar las capacidades de orientación y reorientación que muestran los niños de 3 y 6 años de edad en una versión seca del laberinto circular de Morris situado en un entorno locomotor artificial. El objetivo de los experimentos tercero y cuarto fue estudiar las capacidades de aprendizaje espacial en un contexto a pequeña escala que no permitía la inmersión de los sujetos en el laberinto sino sólo su manipulación, pero que posibilitaba analizar en una situación muy controlada el uso de diferentes estrategias y marcos de referencia para la orientación. En concreto, se analizarán las estrategias de orientación espacial empleadas por niños de 6 a 10 años en un laberinto radial de cuatro brazos ubicado en una maqueta de pequeño tamaño. Asimismo, en estos experimentos estudiamos la ejecución de los niños tanto en una situación en la que existía una relación de consistencia entre la maqueta, la habitación experimental y la posición del sujeto como en una situación en la que estos marcos de referencia entraban en conflicto. Otros objetivos más concretos serán expuestos en las introducciones particulares de los experimentos del presente trabajo.

## **2. EXPERIMENTOS**

### **2.1. EXPERIMENTO 1. Estrategias de navegación espacial en niños de 2 y 3 años en un laberinto radial de cuatro brazos**

En el presente experimento se emplea un aparato ampliamente utilizado en la investigación animal, el laberinto radial de cuatro brazos, para estudiar los sistemas de navegación espacial que utilizan los niños de 2 y 3 años para encontrar una meta en un entorno natural, estable y familiar de gran tamaño. Para ello los niños fueron entrenados en un procedimiento mixto lugar-guía a encontrar un juguete escondido utilizando tanto información espacial suministrada por la configuración de un conjunto de claves extralaberinto, como mediante una clave guía que marcaba directamente la localización de la meta. El experimento permite analizar si los niños de dos y tres años utilizan estrategias de lugar y de guía para orientarse. Con objeto de examinar las estrategias de orientación que empleaban los niños para resolver la tarea se realizaron distintos ensayos de prueba en los que se eliminó la clave guía, se pusieron en conflicto las estrategias de lugar y de guía, o se manipuló la posición del laberinto dentro de la habitación de forma que los niños tuvieran que localizar la meta desde posiciones de salida novedosas.

### 2.1.1. Métodos

#### **Sujetos**

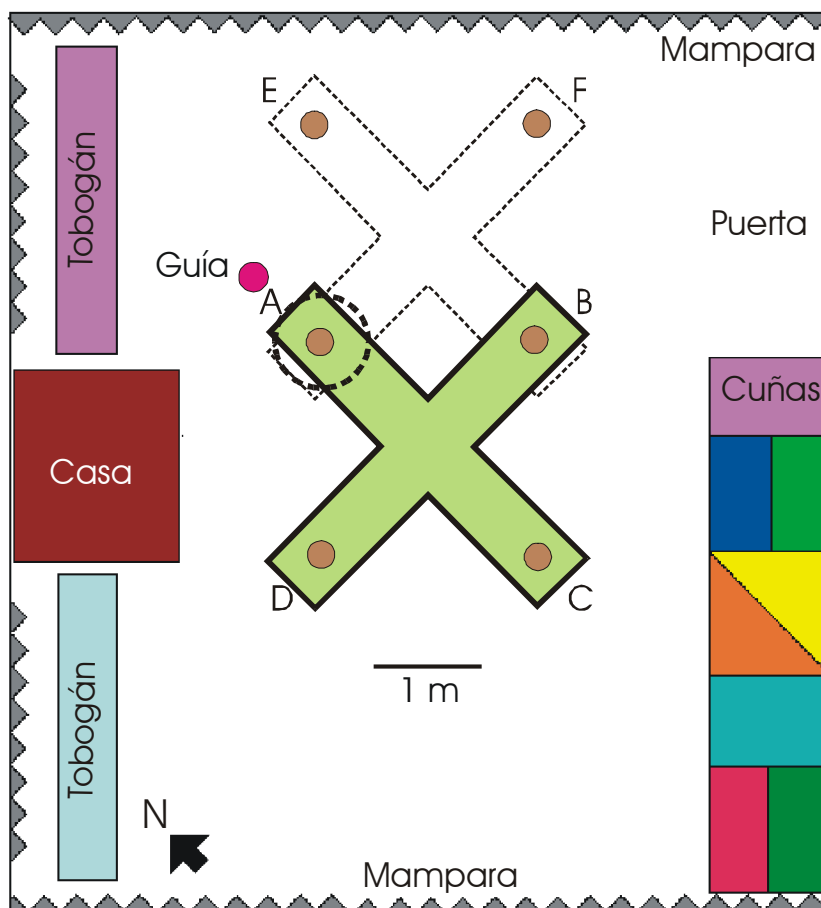
En este experimento participaron un total de 34 niños. Los niños se dividieron en dos grupos: niños de 2 años (entre 25 y 35 meses de edad) y niños de 3 años (entre 39 y 47 meses de edad). El grupo de 2 años estaba formado por 19 niños (9 niños y 10 niñas) de la guardería Las Marismas de Huelva. La media de edad era de 31,7 ( $\pm$  2,86) meses. El grupo de 3 años constaba de 15 niños (8 niños y 7 niñas) que procedían del colegio Moliere de Huelva. La media de edad era de 44,4 ( $\pm$  2,72) meses. Ninguno de los niños de ambos grupos tenía antecedentes de problemas médicos prenatales o postnatales.

#### **Aparatos**

Se utilizó un laberinto de cuatro brazos fabricado con moqueta de color verde. Cada brazo medía 200 cm de largo y 50 cm de ancho y estaba colocado directamente sobre el suelo de la habitación. Al final de cada brazo (excepto del brazo usado como salida) se colocaba un cubo marrón de 18 cm de diámetro y 21 cm de altura situado boca abajo, de forma que en su interior se podía ocultar el reforzador. Los tres cubos eran idénticos. Como guía intralaberinto que marcaba directamente la meta se utilizó una banqueta de plástico rosa de 25x33x25 cm situada 15 cm detrás del cubo marrón que ocultaba la meta. Para excluir el posible uso de marcas intralaberinto no controladas el laberinto era rotado aleatoriamente entre las sesiones experimentales.

El experimento se realizó en una habitación de 789x735x300 cm con abundantes claves visuales distales (toboganes, casas de juguete, cuñas,

persianas, puerta, paneles correderas, etc). El experimentador se situaba tras el sujeto en la posición de salida registrando la conducta de los niños. La Figura 22 muestra una representación esquemática de la habitación experimental.



**Figura 22.** Representación esquemática de la habitación experimental mostrando la posición del laberinto, las claves visuales extralaberinto, la clave guía (círculo rosa) y los cubos en los que se escondía el reforzador (círculos marrones). Se representa el laberinto en la posición que ocupaba durante los ensayos de entrenamiento (verde) y durante los ensayos de prueba P3 (línea punteada) para el grupo entrenado con el brazo meta orientado al norte (brazo A). El círculo con líneas punteadas señala el lugar meta.

## **Procedimiento conductual**

### **Preentrenamiento**

Antes del entrenamiento se realizó una sesión de preentrenamiento (10 ensayos) fuera de la habitación experimental para que los sujetos se habituaran al aparato experimental y aprendiesen las reglas de la tarea.

Durante esta sesión los niños fueron entrenados a buscar un juguete situado en una posición constante de la habitación y escondido bajo uno de los tres cubos, cada uno de los cuales se situaba al final de los brazos del laberinto salvo el usado como salida.

Los niños recibían instrucciones de buscar el juguete escondido bajo uno de los cubos, se les informaba que en ocasiones el juguete tenía un globo que se podían quedar si lo encontraban. Se les pedía que siguieran el camino verde (los brazos del laberinto) sin pisar fuera de la moqueta. Los niños eran introducidos individualmente en la habitación con los ojos vendados. Una vez dentro se les desorientaba haciéndolos girar cuatro vueltas completas y luego se les conducía al brazo de salida donde permanecían durante 15 segundos hasta que se les retiraba la venda y se les permitía comenzar. En cada ensayo los niños debían elegir entre los tres brazos. Se utilizó un procedimiento de corrección libre en el que los niños podían seguir buscando hasta que encontraban el juguete. Los niños fueron reforzados con un globo cada cinco ensayos correctos.

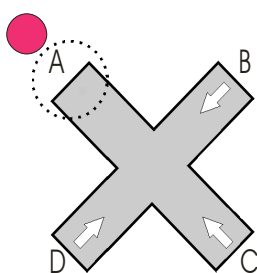
El preentrenamiento finalizaba cuando los niños eran capaces de caminar sin salirse del laberinto y buscar el juguete debajo de los cubos.

### **Entrenamiento**

El entrenamiento se realizó en la habitación experimental. Todos los niños fueron entrenados en un procedimiento mixto de lugar y guía en el que la meta estaba en una posición constante en la habitación y directamente



marcada por una guía proximal intralaberinto. Los niños podían resolver la tarea utilizando tanto estrategias de lugar, como una estrategia de guía usando una clave intralaberinto. Se emplearon tres posiciones de salida en un orden pseudoaleatorio de forma que ninguna estrategia egocéntrica de giros era relevante para resolver la tarea (Figura 23). La localización de meta fue contrabalanceada de modo que la mitad de los niños de cada grupo tenía la meta en el brazo situado al norte (brazo A) mientras que la otra mitad la tenía en el brazo oeste (brazo D). Se utilizó un procedimiento de corrección libre en el que los niños podían seguir buscando hasta que encontraban el juguete o hasta que transcurrían un máximo de tres minutos.



**Figura 23.** Representación esquemática del procedimiento de entrenamiento. Se muestra el laberinto, la posición relativa de la guía intralaberinto (círculo rosa) y el lugar meta (círculo con línea discontinua). Las flechas indican las tres posiciones de partida empleadas (B, C y D). En este esquema y en el de las demás figuras se muestra la meta para los sujetos entrenados con el brazo meta orientado al norte.

Los niños fueron entrenados individualmente en sesiones diarias de 15 ensayos. En cada ensayo el niño era introducido en la habitación con los ojos vendados, una vez dentro se le hacía girar (procedimiento de desorientación) y se le conducía al brazo de salida donde permanecía durante 15 segundos hasta que se le retiraba la venda y se les permitía comenzar. A continuación el niño podía desplazarse libremente por los brazos del laberinto. Se registraba una respuesta cuando el niño levantaba un cubo. El ensayo finalizaba cuando el niño encontraba la recompensa o cuando transcurrían 3 minutos. Un ensayo era considerado correcto cuando se encontraba el reforzador en la primera respuesta. Cada 5 ensayos

correctos (consecutivos o no) los niños recibían un globo. Se utilizó como criterio de adquisición 12 ensayos correctos de 15 consecutivos (80% de respuestas correctas). Cuando los niños alcanzaban el criterio de adquisición comenzaban las sesiones postcriterio en las cuales se realizaban los ensayos de prueba.

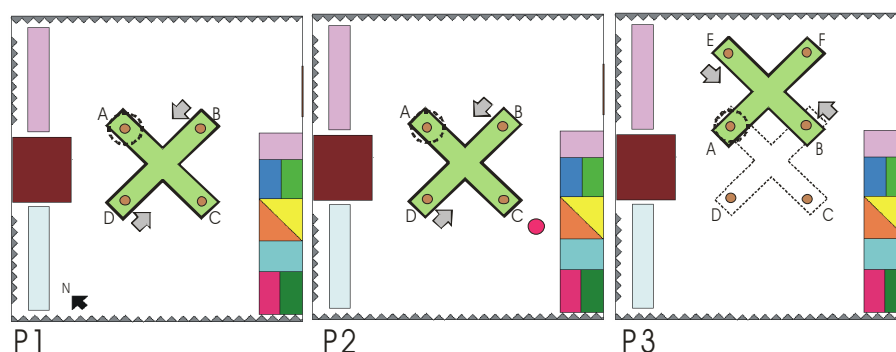
### **Ensayos de prueba**

Para conocer las estrategias empleadas por los niños para resolver la tarea se usaron tres tipos de ensayos de prueba en los que se manipulaba la posición de las claves o del laberinto. Los ensayos de prueba se intercalaron con ensayos de entrenamiento. La frecuencia media de aparición de los ensayos de prueba era de uno por cada 5 ensayos de entrenamiento. En estos ensayos los niños no eran reforzados, pero todos los demás procedimientos, incluido el de desorientación, fueron idénticos a los realizados durante los ensayos de entrenamiento. Los ensayos de prueba concluían tras la primera respuesta.

Ensayos de prueba tipo 1 (P1): *Supresión de la guía intralaberinto.* En estos ensayos la clave intralaberinto era retirada. El laberinto permanecía en la misma posición que ocupaba durante el entrenamiento. Se realizaban dos ensayos de prueba P1 en los que los niños salían de dos posiciones de salida diferentes (Figura 24). En estos ensayos, los niños únicamente podían resolver la tarea usando la información proporcionada por las claves extralaberinto.

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): *Disociación lugar-guía.* En estos ensayos la posición de la guía intralaberinto fue invertida en relación a las claves extralaberinto. El laberinto permanecía en la misma posición en la habitación que ocupaba durante los ensayos de entrenamiento. Se realizaron

dos ensayos de prueba P2 en los que los sujetos partían de dos posiciones de salida diferentes (Figura 24). En estos ensayos de prueba las respuestas de lugar y de guía eran incompatibles.



**Figura 24.** Representación esquemática de los ensayos de prueba. En los ensayos P1 la guía intralaberinto era eliminada. En los ensayos P2 se invierte la posición de la guía (círculo rosa) en relación a las claves extralaberinto con respecto al entrenamiento. En los ensayos P3 el laberinto era desplazado en la habitación de tal forma que el extremo de un brazo coincide con el lugar reforzado durante los ensayos de entrenamiento y en cada ensayo se usaba una nueva posición de salida (B, E y F). En estos ensayos la guía intralaberinto era retirada. El laberinto con línea de puntos indica su posición durante los ensayos de entrenamiento. El círculo con líneas discontinuas señala el lugar meta durante el entrenamiento. Las flechas indican las posiciones de salida.

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): Nuevas posiciones de salida. Se realizaron diferentes ensayos de prueba en los que los niños partían desde posiciones nuevas. Estos ensayos fueron diseñados para estudiar si los niños resolvían la tarea usando estrategias de lugar y, por tanto si eran capaces de encontrar la meta saliendo desde una posición distinta a las que habían utilizado durante el entrenamiento, empleando para ello nuevas rutas hacia la meta. En estos ensayos la guía intralaberinto era retirada. El laberinto era desplazado en la habitación de modo que el final de uno de los brazos ocupaba la misma posición en la habitación en la que los niños habían obtenido la recompensa durante los ensayos de entrenamiento (lugar meta). Los niños partían de posiciones de salida novedosas (salidas B y E). Se realizaron 6 ensayos de este tipo, tres desde cada brazo de salida (Figura 24).

## 2.1.2. Resultados

### **Adquisición**

Todos los niños aprendieron rápidamente a resolver la tarea durante la fase de entrenamiento, alcanzando el criterio de aprendizaje en tan sólo dieciocho ensayos como máximo para el grupo de 2 años y diecisiete ensayos en el grupo de 3 años, no encontrándose diferencias significativas en función de la edad (Mann-Whitney,  $U=99,000$ :  $p > 0,130$ ) y el sexo (Mann-Whitney,  $U=117,000$ :  $p > 0,342$ ).

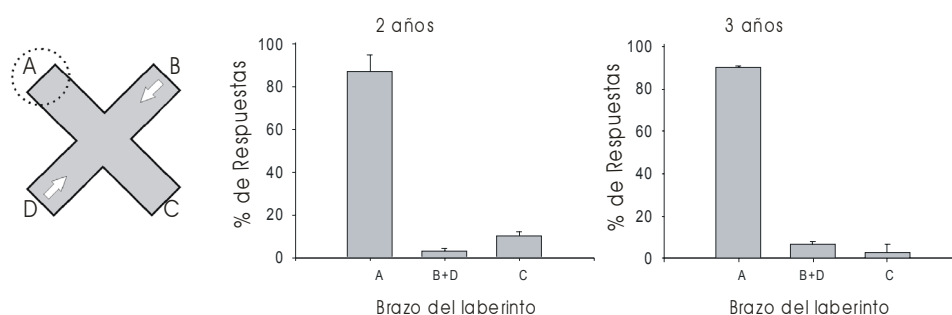
Una vez alcanzado el criterio de adquisición, el porcentaje de ensayos de entrenamiento correctos se mantuvo por encima del 99% hasta el final del experimento, no encontrándose diferencias significativas ni en función del sexo (Mann-Whitney, todas las  $U > 112,000$ : todas las  $ps > 0,564$ ) ni de la edad (Mann-Whitney, todas las  $U > 112,000$ : todas las  $ps > 0,568$ ).

### **Ensayos de prueba**

No se encontraron diferencias significativas entre los ensayos en los que los sujetos partían de diferentes posiciones de salida en ninguno de los grupos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=5,466$ : todas las  $ps > 0,076$ ), por lo que se presentan conjuntamente los datos de las diferentes posiciones de salida. No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función del sexo en ninguno de los ensayos de prueba (Mann-Whitney,  $U < 178,500$ ; todas las  $ps > 0,090$ ) por lo tanto los resultados de ambos grupos se promediaron.

Ensayos de prueba tipo 1 (P1): Supresión de la guía intralaberinto.  
En estos ensayos los niños eligieron preferentemente el brazo que era

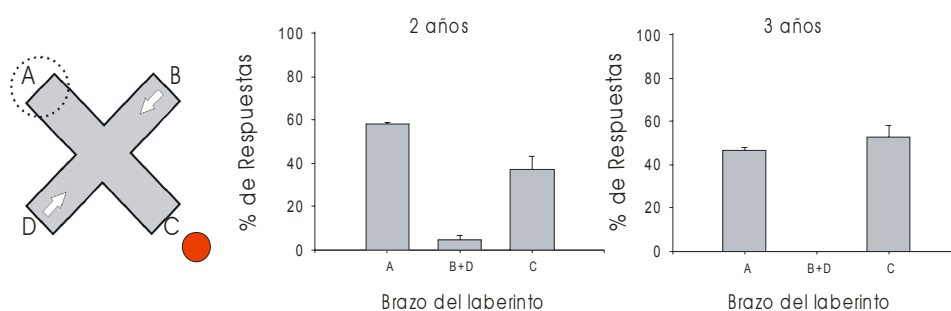
reforzado durante los ensayos de entrenamiento frente a los otros dos brazos (Friedman: niños de 2 años,  $\chi^2_{(2)}=43,946$ :  $p<0,0001$ ; niños de 3 años,  $\chi^2_{(2)}=46,500$ :  $p<0,00001$ ) (Figura 25), no encontrándose diferencias significativas entre los dos grupos de edad en cada brazo (Mann-Whitney, brazo A,  $U<552,000$ :  $p> 0,690$ ; Mann-Whitney, brazo C,  $U<514,000$ :  $P> 0,159$ ; Mann-Whitney, brazos B+ D,  $U<548,000$ :  $p> 0,580$ ).



**Figura 25.** Ensayos de prueba P1, supresión de la guía intralaberinto. Porcentaje de respuestas en cada uno de los brazos del laberinto. A la izquierda se muestra un esquema del ensayo de prueba. El círculo con líneas discontinuas señala el lugar meta durante el entrenamiento.

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): Disociación entre respuestas de lugar y de guía. En los ensayos de prueba en los que la guía intralaberinto se colocó en el brazo opuesto a aquel en el que se encontraba durante el entrenamiento no se encontraron diferencias significativas entre las respuestas al brazo que ocupaba el lugar reforzado durante los ensayos de entrenamiento y las dirigidas al brazo actualmente señalado por la guía en ninguno de los dos grupos de edad (Wilcoxon, niños de dos años,  $Z=-1,732$ ,  $p = 0,083$ ; niños de tres años,  $Z=-1,414$ ,  $p=0,157$ ; Figura 26). No se encontraron diferencias significativas entre los niños de 2 y 3 años en el porcentaje de respuestas al brazo que ocupaba el lugar reforzado (Mann-Whitney,  $U=551,000$ :  $p>0,786$ ). No obstante, los niños de 2 años realizaron un menor porcentaje de respuestas de guía que los de 3 años (Mann-Whitney,  $U=9,000$ :  $p< 0,0003$ ).

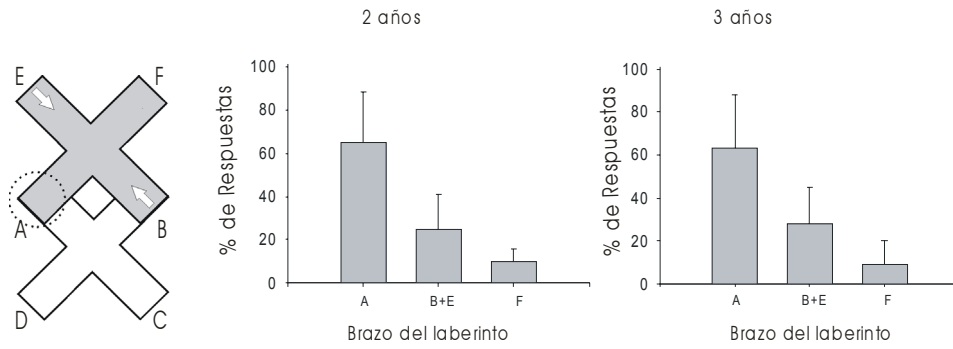
En cambio, el tercer brazo (no compatible con respuestas de lugar ni de guía) fue elegido significativamente menos veces que los otros dos por los niños de ambos grupos de edad (Wilcoxon, A vs B+D niños de dos años,  $Z=-3,710$ ,  $p = 0,0002$ ; niños de tres años,  $Z= -3,742$ ,  $p=0,0001$ ; C vs B+D niños de dos años,  $Z=-3,300$ ,  $p = 0,001$ ; niños de tres años,  $Z= -4,000$ ,  $p<0,0003$ ).



**Figura 26.** Ensayos de prueba P2, disociación lugar-guía. Porcentaje de elecciones de cada uno de los brazos del laberinto. A la izquierda se muestra un esquema del ensayo de prueba. El círculo con líneas discontinuas señala el lugar meta durante el entrenamiento.

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): En estos ensayos los sujetos parten de una posición novedosa, el laberinto se desplaza y la guía intralaberinto se retira. En estos ensayos los sujetos de ambos grupos de edad realizaron un mayor porcentaje de respuestas de lugar, es decir, eligieron preferentemente el brazo que era reforzado durante los ensayos de entrenamiento frente a los otros dos brazos (Friedman: niños de 2 años,  $\chi^2_{(2)}=38,583$ :  $p<0,001$ ; niños de 3 años,  $\chi^2_{(2)}=20,167$ :  $p<0,001$ ; Figura 27), no encontrándose diferencias significativas entre los dos grupos de edad (Mann-Whitney,  $U<124,000$ :  $p>0,876$ ) ni en función del sexo (grupo de 2 años, Mann-Whitney,  $U<32,000$ :  $p>1,000$ ; grupo de 3 años, Mann-Whitney,  $U<30,000$ :  $p>0,827$ ).

## Experimentos



**Figura 27.** Ensayos de Prueba P3, nuevas posiciones de salida. Porcentaje de respuestas en cada uno de los brazos del laberinto. Arriba se muestra un esquema del ensayo de prueba P3. El círculo con líneas discontinuas señala el lugar meta durante el entrenamiento.

## **2.2. EXPERIMENTO 2. Estrategias de navegación espacial en niños de 3 y 6 años en un laberinto circular**

En el experimento anterior comprobamos que los niños de 2 y 3 años pueden utilizar diferentes sistemas de navegación espacial en un entorno locomotor familiar y de gran tamaño. Los niños fueron capaces de resolver la tarea empleando estrategias egocéntricas (de guía) y estrategias aloécnicas centradas en las claves de la habitación experimental. Con el fin de poder analizar el peso de las diferentes claves en un entorno más controlado realizamos un segundo experimento utilizando una versión del laberinto circular de Morris. A diferencia del experimento anterior, este laberinto se situaba en el centro de un recinto experimental cerrado formado por una estructura metálica y con forma rectangular. Este entorno permitía desorientar a los niños respecto al marco de referencia exterior de una manera mucho más efectiva que en el experimento anterior (realizado en un entorno familiar). El objetivo de este experimento era comprobar si los niños de 3 y 6 años pueden emplear las capacidades demostradas en el experimento anterior en un entorno más complejo. Para ello, los niños de 3 y 6 años fueron entrenados en una tarea mixta de lugar y guía en la que la meta estaba situada en un lugar constante en relación a cuatro claves situadas en las esquinas del recinto experimental y además, una clave guía señalaba el cuadrante del laberinto que contenía la meta, por lo que los niños podrían resolver la tarea utilizando estrategias aloécnicas y egocéntricas. En este experimento se comparó la ejecución de los niños en dos condiciones de entrenamiento, una en la que a los niños se les desorientaba antes de cada ensayo y otra en la que no se les desorientaba. Para conocer las estrategias empleadas por los niños para resolver la tarea se emplearon diferentes tipos de ensayos de prueba que incluían eliminar la



clave guía, suprimir las claves periféricas y la geometría del entorno, así como desorientar a los sujetos que habían sido entrenados sin desorientar.

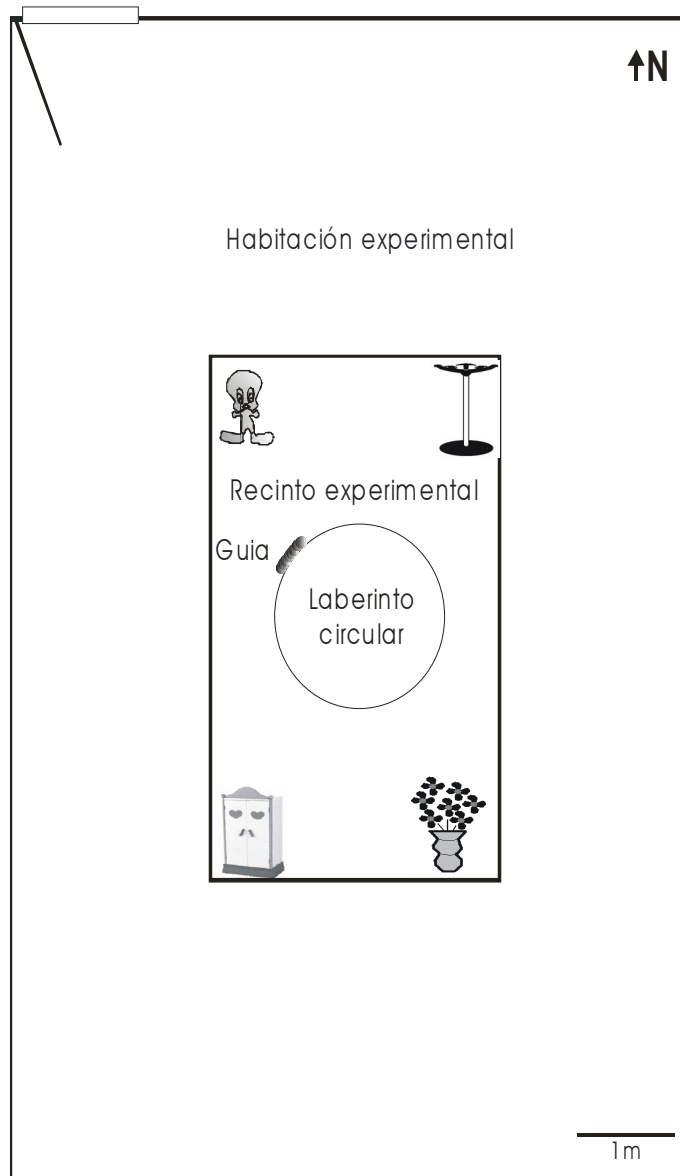
### 2.2.1. Métodos

#### **Sujetos**

Treinta y dos niños (16 niños y 16 niñas) del colegio Juan Nepomuceno Rojas de Sevilla participaron en el experimento. Los niños se dividieron en dos grupos: *desorientados* y *no desorientados*. El grupo desorientados se subdividió a su vez en dos subgrupos de edad, uno de 3 años (n=12) y otro de 6 años (n=8). El grupo de no desorientados se subdividió en dos subgrupos de edad uno de 3 años (n=8) y otro de 6 años (n=8). En cada subgrupo la mitad de los sujetos pertenecía a cada uno de los dos sexos. Ningún sujeto tenía antecedentes de problemas médicos prenatales o postnatales.

#### **Aparatos**

El experimento se realizó en un aula de la escuela con forma rectangular y las siguientes medidas 11x7x3 m (Figura 28). El aparato experimental consistió en una piscina circular de plástico azul de 168 cm de diámetro y 43 cm de altura, rellena de corcho granulado de 3 mm hasta una altura de 20 cm. La piscina se encontraba situada en el interior de una estructura metálica de 3x5x2 metros, rodeada de cortinas opacas de color marfil. Tanto el techo como el suelo de la estructura se cubrieron para mantener un entorno controlado. Se colocaron cuatro focos de luz, uno en cada una de las esquinas para homogenizar la iluminación y un altavoz situado sobre el techo del recinto experimental emitía un ruido blanco.



**Figura 28.** Diagrama explicativo de la situación experimental. Se muestra la habitación experimental, el recinto cerrado que contenía el laberinto circular, las claves extralaberinto y la guía.

Se dispusieron cuatro claves de gran volumen alrededor de la piscina, formando un rectángulo y equidistantes al centro de ésta. Estas claves consistían en un perchero de pie, una caja forrada con un póster de un dibujo animado, un mueble de plástico naranja y un jarrón de flores de colores (Figura 28). Todas eran perfectamente visibles desde el interior de la

piscina. Por otra parte, se utilizó una guía que consistía en un espumillón de color plateado situado sobre la pared de la piscina marcando la localización de la caja meta.

Bajo el corcho, y sujeta a la base de la piscina, se ocultó una caja circular de plástico blanco de 15 cm de diámetro (caja meta), en cuyo interior se encontraban fichas canjeables por distintos reforzadores (globos, pelotas, diversos juegos).

Las sesiones experimentales fueron registradas en vídeo para su posterior análisis mediante una cámara oculta en el techo de la estructura justamente sobre el centro de la piscina.

## **Procedimiento conductual**

### **Preentrenamiento**

Antes del entrenamiento se realizó una sesión de preentrenamiento fuera de la habitación experimental para que los niños se familiarizaran con la situación experimental y aprendiesen las reglas de la tarea. Durante esta sesión los niños fueron entrenados a buscar la caja meta situada en una posición constante de la piscina. En el interior de la caja había una ficha que podían canjear por distintos reforzadores.

### **Entrenamiento**

El entrenamiento se realizó en la habitación experimental. Todos los niños fueron entrenados en un procedimiento mixto en el que la meta se encontraba en una posición constante respecto a las claves extralaberinto y además se encontraba directamente marcada por la guía proximal. La piscina se dividió en cuatro sectores.

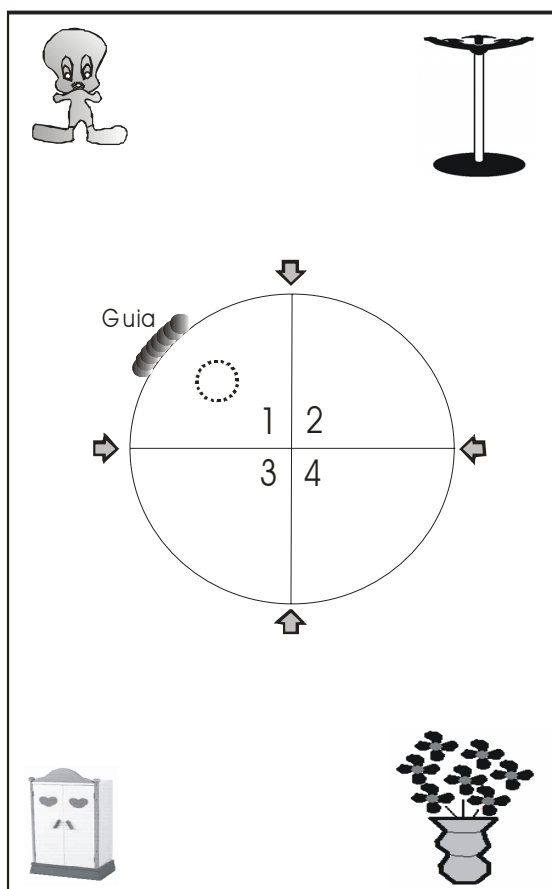
Los puntos de partida de los diferentes ensayos fueron los puntos de intersección de las cuatro líneas imaginarias que delimitaban cada sector. Se

utilizaron las diferentes posiciones de salida en un orden pseudoaleatorio por lo que ninguna estrategia de giro era relevante para la solución de la tarea, ya que dependiendo de la posición de salida, los niños necesitaban girar a la derecha, a la izquierda o desplazarse en línea recta para localizar la meta. El experimentador se situaba tras el sujeto en la posición de salida.

El procedimiento de entrenamiento para los sujetos de los dos grupos era idéntico con la única salvedad de que a los niños del grupo *desorientado*, antes de introducirlos en la habitación experimental, se les vendaban los ojos y, a continuación, antes de introducirlos en el recinto experimental, se les desorientaba dándoles varias vueltas en una silla de ruedas rotatoria. Una vez desorientados se les trasladaba al interior del recinto experimental y se les situaba en el punto de salida de espaldas a la piscina.

Al comenzar el entrenamiento se le impartía a los sujetos la instrucción de que buscara el objeto escondido, indicándole que podía conseguir un globo si lo encontraba tres veces y una pelota si lo encontraba seis veces.

Se realizó una sesión diaria que constaba de ocho ensayos. Se consideraba que el ensayo era correcto cuando el niño encontraba la caja antes de que transcurrieran diez segundos y erróneo si pasado ese tiempo no había conseguido localizarlo. Si pasados 30 segundos no había encontrado la meta se daba por concluido el ensayo y se le mostraba dónde se encontraba. Se permitía que el niño estuviese en contacto con la caja meta por un periodo de 15 segundos. El intervalo entre ensayos fue de 3 minutos. Durante este tiempo el niño permanecía fuera de la habitación experimental con el resto de niños que participaban en el experimento.



**Figura 29.** Dibujo explicativo del recinto experimental durante los ensayos de entrenamiento. En el esquema se muestra la clave proximal (guía), las claves extralaberinto, la localización de la meta (círculo con línea discontinua) y las diferentes posiciones de salida (flechas). Los números señalan los diferentes cuadrantes en los que se dividió el laberinto para el análisis de los resultados.

En el entrenamiento se analizaron las siguientes variables: porcentaje de ensayos correctos en bloques de 3 ensayos, porcentaje de primeras respuestas en cada sector y número de ensayos hasta conseguir el criterio de aprendizaje.

El criterio de aprendizaje consistía en realizar 7 ensayos correctos de 8 consecutivos (80% de ensayos correctos). Cuando los niños alcanzaban el criterio de aprendizaje comenzaban las sesiones poscriterio, en las cuales se realizaban ensayos de prueba.

### **Ensayos de prueba**

Los ensayos de prueba fueron realizados para conocer las estrategias empleadas para resolver la tarea. Se utilizaron cuatro tipos de ensayos de prueba intercalados con ensayos de entrenamiento. Las sesiones postcriterio consistían en cinco ensayos de los cuales cuatro eran de entrenamiento y uno, intercalado al azar, era de prueba. Se realizaron dos ensayos de prueba de cada tipo. También se intercalaron aleatoriamente sesiones en las que sólo se realizaron ensayos de entrenamiento. Los niños no eran reforzados en estos ensayos. Los ensayos de prueba concluían tras 30 segundos. En estos ensayos se analizó el porcentaje de primeras respuestas en cada sector.

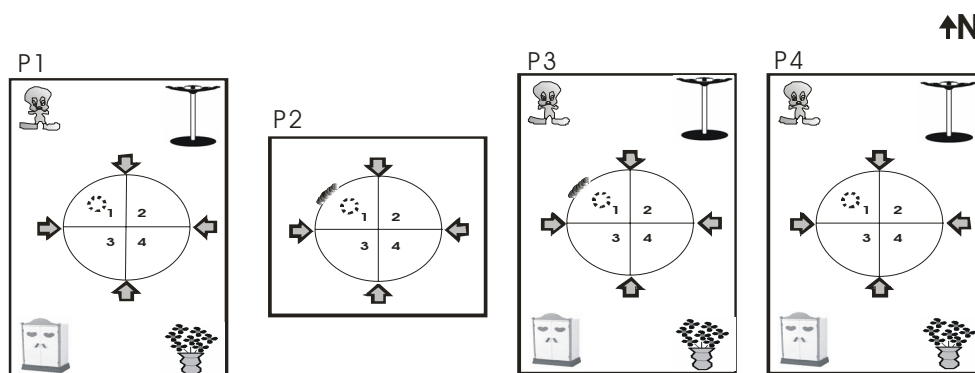
Ensayos de prueba tipo 1 (P1): *Supresión de la guía.* El objetivo era comprobar la relevancia de la clave proximal en la resolución de la tarea. En estos ensayos la guía intralaberinto (espumillón) fue retirada (Figura 30).

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): *Cambio de proporciones del recinto experimental y supresión de las claves extralaberinto.* El objetivo era comprobar si los niños podían localizar la meta sin disponer de la información geométrica del recinto ni de la proporcionada por las claves distales periféricas. Para eliminar la información proporcionada por la geometría del recinto experimental se cambiaron las proporciones de la estructura metálica rectangular que conformaba el recinto experimental, transformándola en un recinto cuadrado de 3x3 metros y se retiraban las cuatro claves situadas alrededor de la piscina (Figura 30).

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): *Desorientación.* En estos ensayos los niños del grupo no desorientados eran desorientados antes de entrar en el recinto experimental. Todas las demás características de la situación experimental permanecían igual que durante el entrenamiento. El objetivo

de este ensayo de prueba era comprobar si los niños eran capaces de reorientarse utilizando la información proporcionada por el recinto experimental (Figura 30).

Ensayos de prueba tipo 4 (P4): Desorientación y supresión de la guía. Los niños del grupo no desorientados eran desorientados antes de entrar en el recinto experimental y además, en estos ensayos la guía intralaberinto fue retirada. El objetivo era comprobar si los niños eran capaces de reorientarse con la información proporcionada por el recinto experimental en ausencia de la guía proximal (Figura 30).



**Figura 30.** Diagramas explicativos de los ensayos de prueba. Para cada tipo de ensayo se muestra la localización de las claves periféricas y la guía, así como las proporciones del recinto experimental. Los ensayos P3 y P4 sólo se realizaron en el grupo no desorientado. Las flechas señalan las diferentes posiciones de salida. El círculo con línea discontinua señala el lugar que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

En los ensayos de prueba se analizó el porcentaje de primeras respuestas en cada sector.

## 2.2.2. Resultados

No se encontraron diferencias significativas debidas al sexo en el porcentaje de primeras respuestas por sector en la fase de entrenamiento (Mann-Whitney,  $U < 114,000$ : todas las  $ps > 0,126$ ) y en la fase de prueba

(Mann-Whitney,  $U < 47,000$ : todas las  $ps > 0,159$ ). Por lo tanto los datos de los sujetos de ambos sexos se presentan promediados en cada grupo de edad.

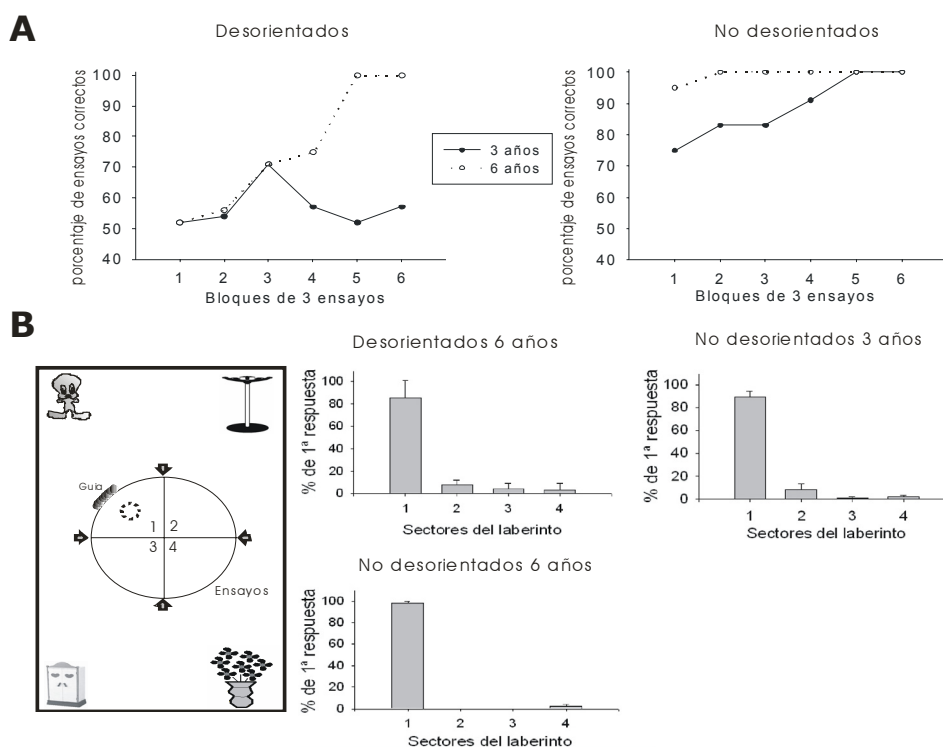
### **Entrenamiento**

En el grupo de niños no desorientados, no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de ensayos correctos entre los niños de 3 y 6 años en ninguno de los bloques de 3 ensayos (Mann-Whitney  $U > 1,500$ : todas las  $ps > 0,114$ ; Figura 31.A). Tanto los niños de 3 años como los de 6 años del grupo no desorientado dirigieron sus respuestas preferentemente hacia el sector que contenía el reforzador (Friedman, niños de 3 años,  $\chi^2_{(3)} = 10,750$ :  $p < 0,015$ ; Friedman, niños de 6 años,  $\chi^2_{(3)} = 12,500$ :  $p < 0,001$ ); Figura 31.B) De hecho todos los sujetos no desorientados consiguieron superar el criterio de aprendizaje y no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes grupos de edad en cuanto al número de ensayos hasta alcanzarlo, ya que los niños de tres años lo consiguen en una media de dieciocho ensayos ( $18 \pm 2,295$ ) y los de seis en una media de dieciséis ( $16 \pm 1,309$ ) (Mann-Whitney,  $U = 62$ :  $p > 0,514$ ).

En el grupo desorientado, los niños de 6 años alcanzaron un porcentaje de ensayos correctos significativamente superior al obtenido por los niños de 3 años desde el bloque 3 (ensayos 7 a 9) al bloque 6 (ensayos 16 a 19) (Mann-Whitney,  $U = 0,000$ :  $p < 0,046$ ) (Figura 31A). De hecho, ningún niño de 3 años consiguió superar el criterio de aprendizaje mientras que un 75% de los niños de 6 años lo alcanzaron en el ensayo dieciocho. Por ello, los ensayos de prueba no se realizaron para el grupo de niños desorientados de 3 años. La figura 31B muestra que los niños desorientados de 6 años que alcanzaron el criterio buscaron preferentemente en el sector del laberinto que contenía el reforzador en los ensayos de entrenamiento. (Friedman,  $\chi^2_{(3)} = 10,500$ :  $p < 0,018$ ).



## Experimentos

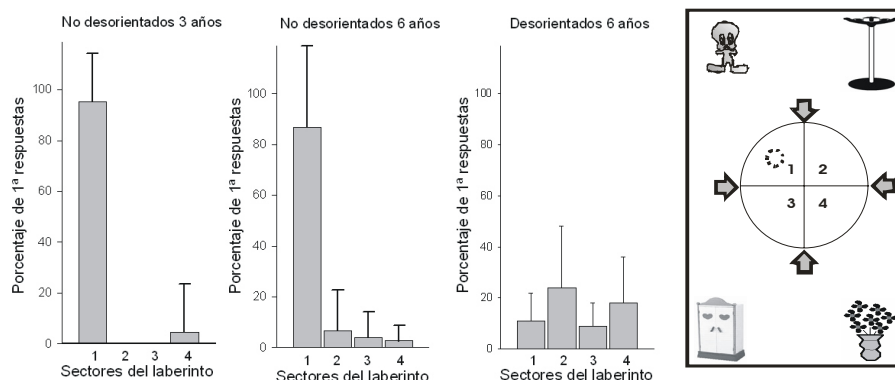


**Figura 31.** *A. Porcentaje de ensayos correctos durante la fase de entrenamiento de los diferentes grupos. B. Porcentaje de primeras respuestas en cada cuadrante durante los ensayos de entrenamiento. Se representan las puntuaciones de los sujetos que alcanzaron el criterio de aprendizaje*

## Ensayos de Prueba

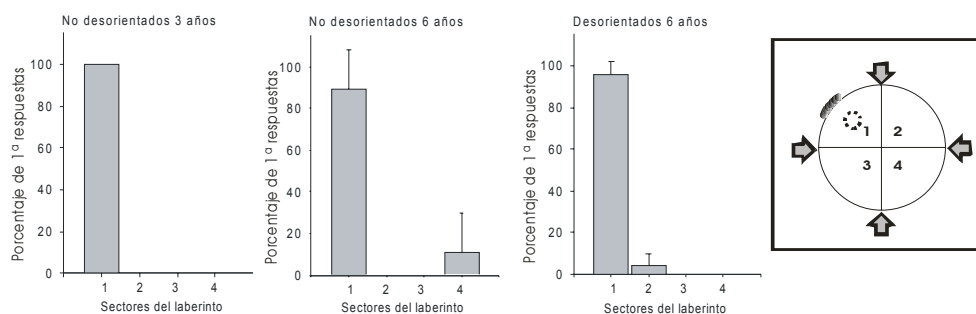
Ensayos de prueba tipo 1 (P1) Supresión de la guía. En el grupo de niños no desorientados los sujetos respondieron preferentemente en el sector en el que encontraban la meta durante los ensayos de entrenamiento (Friedman, niños de 3 años  $\chi^2_{(3)}=8,143$ :  $p<0,043$ , niños de 6 años  $\chi^2_{(3)}=10,500$ :  $p<0,015$ ). No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de edad en el porcentaje de elección del sector correcto (Mann-Whitney,  $Z=-0,354$ :  $p=0,905$ ).

En el grupo de sujetos desorientados, los niños de 6 años no mostraron una preferencia significativa por ninguno de los sectores (Friedman,  $\chi^2_{(3)}=3,889$ :  $p=0,274$ ; Figura 31).



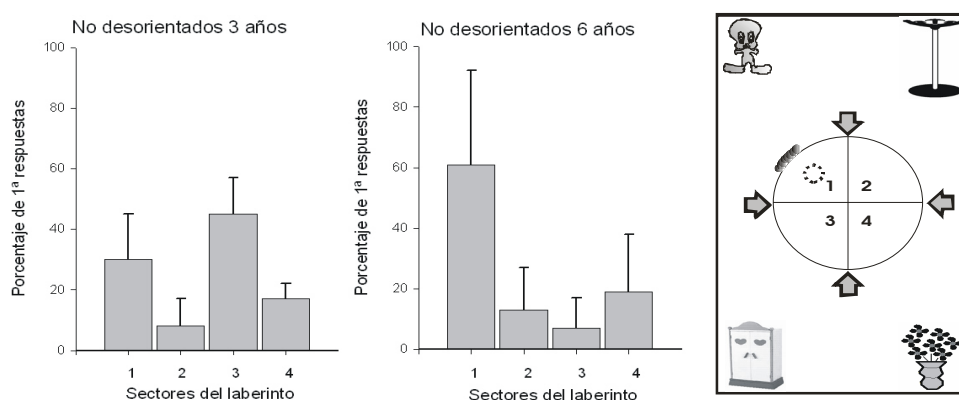
**Figura 32.** Porcentaje medio de elecciones de cada cuadrante en los ensayos de prueba tipo P1 para los distintos grupos. A la derecha se muestra un esquema del ensayo de prueba.

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): Cambio de proporciones del recinto experimental y supresión de las claves extralaberinto. En estos ensayos se encontró una preferencia significativa por el sector directamente marcado por la guía intralaberinto tanto para los sujetos no desorientados de 3 años como para los de 6 años de los grupos desorientado y no desorientado (Friedman,  $\chi^2_{(3)}>12,750$ : todas las  $ps<0,005$ ; Figura 33).



**Figura 33.** Porcentaje medio de elecciones de cada cuadrante en los ensayos de prueba tipo P2 para los distintos grupos. A la derecha se muestra un esquema del ensayo de prueba.

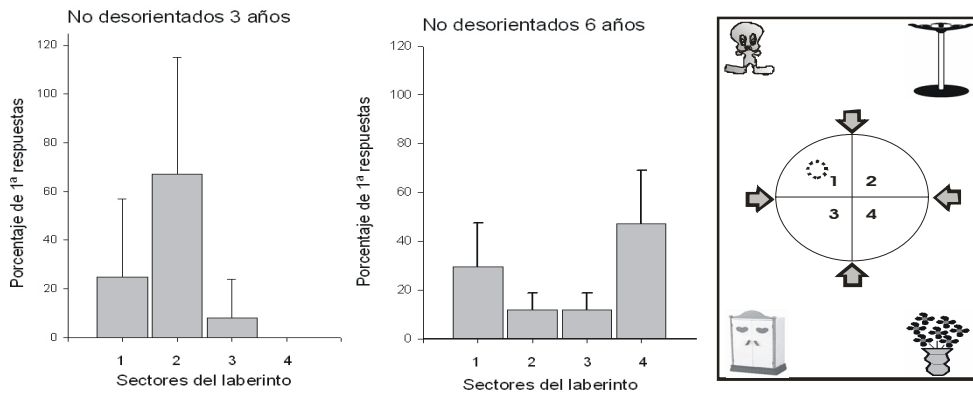
Ensayos de prueba tipo 3 (P3): Desorientación. Este ensayo sólo se aplicó a los sujetos del grupo no desorientado. En estos ensayos los niños de 6 años buscaron en el sector en el que se encontraba la meta durante los ensayos del entrenamiento respecto a los otros tres (Friedman,  $\chi^2_{(3)}=11,357$ :  $p<0,01$ ). En el grupo de niños de 3 años no se encontró ninguna preferencia por ninguno de los cuadrantes (Friedman,  $\chi^2_{(3)}=2,500$ :  $p>0,475$ ; Figura 34).



**Figura 34.** Porcentaje medio de elecciones de cada cuadrante en los ensayos de prueba tipo P3 para los distintos grupos. A la derecha se muestra un esquema del ensayo de prueba.

Ensayos de prueba tipo 4 (P4): Desorientación y supresión de la guía. Este ensayo de prueba sólo se realizó en el grupo de niños no desorientados. No se encontró preferencia por ninguno de los sectores ni en los niños de 3 años (Friedman,  $\chi^2_{(3)}=3,750$ :  $p<0,290$ ) ni en los de 6 años (Friedman,  $\chi^2_{(3)}=6,000$ :  $p<0,112$ ; Figura 35). Sin embargo, los niños de 6 años concentraron la mayoría de sus respuestas en los sectores 1 y 4 (76%) del laberinto, es decir en el sector correcto y en el geoméricamente equivalente (sectores 1+4 vs. 2+3, Wilcoxon,  $Z: -2.236$ ,  $p<0,025$ ).

*Estrategias de orientación espacial en niños*



**Figura 35.** Porcentaje medio de elecciones de cada cuadrante en los ensayos de prueba tipo P4 para los distintos grupos. A la derecha se muestra un esquema del ensayo de prueba.

### **2.3. EXPERIMENTO 3. Estrategias de orientación en niños de 6 y 10 años en un entorno espacial a pequeña escala**

En el experimento anterior comprobamos las estrategias que utilizan los niños de 3 y 6 años en un entorno artificial navegable. Los resultados mostraron que los niños de 3 años, ignoraban todas las claves del recinto experimental: la guía proximal, la configuración de claves que rodeaba el laberinto y la geometría del entorno. Sin embargo, los niños de 6 años utilizaban la guía proximal y la geometría del recinto para localizar la meta. En su conjunto los resultados de los experimentos 1 y 2 sugieren que la capacidad para utilizar las diferentes claves de espacios artificiales y más pequeños como marco de referencia para la orientación aparece en un momento más tardío del desarrollo. Por ello, el objetivo del presente experimento es estudiar las estrategias de orientación espacial que despliegan niños mayores, de 6 y 10 años, en un entorno a pequeña escala que no permite la inmersión directa de los sujetos para desplazarse por él, sino simplemente su observación y manipulación. Estos entornos manipulativos permiten un mayor control de los distintos marcos de referencia que usan los niños para orientarse y por tanto posibilitan analizar en un contexto más controlado el uso de diferentes estrategias de navegación. En este experimento, se estudió la ejecución de niños de 6 y 10 años para localizar un lugar meta en un laberinto radial de cuatro brazos ubicado en una maqueta que reproducía a pequeña escala una habitación rectangular con diferentes claves situadas en los bordes. Durante el entrenamiento la maqueta con el laberinto mantenía una relación constante con la habitación experimental y con el sujeto y además, el brazo meta estaba señalado con una clave guía. Con objeto de examinar las estrategias de orientación que empleaban los niños para resolver la tarea se realizaron

un amplio conjunto de ensayos de prueba en los que se manipulaban las claves de la maqueta, por ejemplo eliminando la clave guía, disociando el brazo guía del de lugar, suprimiendo todas o algunas de las claves que rodean la laberinto, desorganizando la configuración formada por este conjunto de claves, o desplazando el laberinto dentro de la maqueta de forma que tuvieran que emplear una nueva ruta hacia la meta. También se realizaron otros ensayos de prueba que implicaban manipular las relaciones espaciales entre el sujeto, la maqueta y la habitación experimental. Estos ensayos incluían la rotación de la maqueta, el cambio de posición del sujeto respecto a la maqueta y la habitación, o el cambio de habitación.

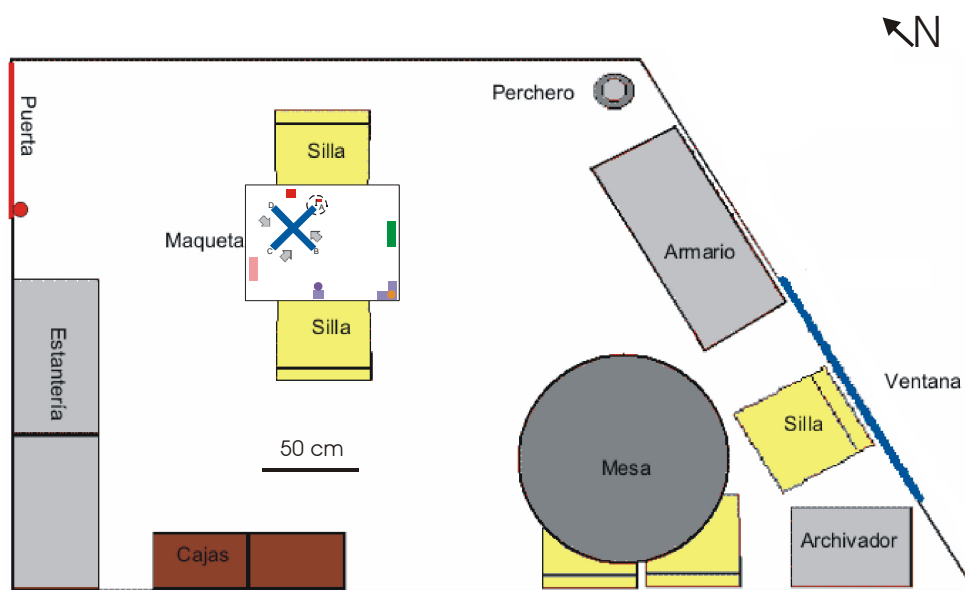
### 2.3.1. Métodos

#### **Sujetos**

Cuarenta y ocho niños (veinticuatro niños y veinticuatro niñas) del colegio La Hispanidad de Huelva participaron en este experimento. Los niños se dividieron en dos grupos de edad, uno de 6 años de edad (media 6 años y 8 meses) y otro de 10 años (media 10 años y 8 meses). Cada grupo estaba formado por 12 niños y 12 niñas. Ningún sujeto tenía antecedentes de problemas médicos prenatales o postnatales.

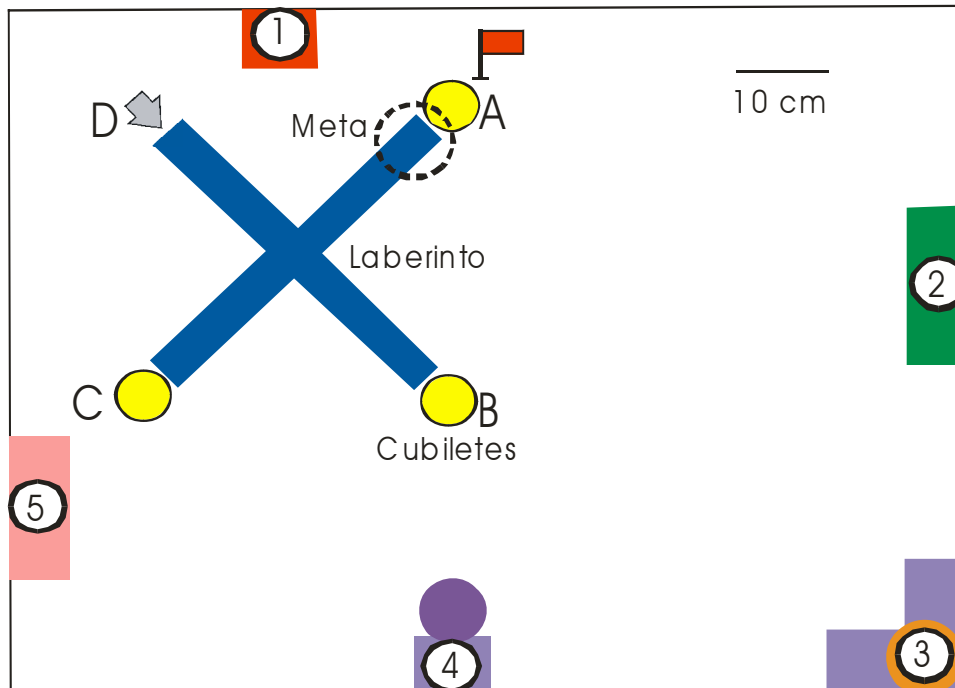
#### **Aparatos**

El experimento se realizó en un despacho de la escuela. La habitación tenía forma irregular cuyas paredes medían 490x345x320x306 cm y una altura de 250 cm (Figura 36). La habitación contenía abundantes claves visuales distales (estanterías, archivador, sillas, tablón de anuncios, puerta, cajas de madera y una mesa redonda).



**Figura 36.** Esquema representativo de la habitación experimental que contenía el aparato experimental (maqueta).

El aparato experimental consistió en una maqueta que reproducía a pequeña escala una habitación rectangular que contenía diversos muebles en miniatura y un laberinto de cuatro brazos. El tablero que servía de soporte para la maqueta era de color blanco y medía 79x59 cm. El laberinto estaba fabricado con plástico blanco y cada brazo medía 30 cm de largo y 3 cm de ancho y 2 cm de alto. Al final de cada brazo del laberinto (excepto del brazo utilizado como salida en cada ensayo) había un cubilete blanco boca abajo de 3.5 cm de diámetro y 2 cm de altura donde se podía ocultar el reforzador, que consistía en una pequeña bola de plastilina. Los tres cubiletes eran idénticos. En los laterales del tablero se situaba un conjunto de muebles en miniatura de colores llamativos que sirvieron como claves periféricas (Figura 37). Se utilizó una clave guía, consistente en un banderín de 2.5 cm de diámetro por 4 de altura colocada 1 cm detrás del cubilete reforzado.



**Figura 37.** Diagrama explicativo del aparato experimental (maqueta) mostrando el laberinto, las claves periféricas (los números indican las diferentes claves: 1, mesa roja con televisión; 2, estantería verde; 3, tresillo y mesa con lámpara; 4, mesa y silla azules; 5, cocina rosa), la guía y los 3 cubiletes que podían esconder el reforzador. El cubilete del brazo utilizado como salida (flecha) en cada ensayo era retirado. El círculo de línea discontinua señala el lugar meta.

## Procedimiento conductual

### Preentrenamiento.

Antes del entrenamiento se realizó una sesión de preentrenamiento de 10 ensayos. Estos ensayos se efectuaron fuera de la habitación experimental con el objeto de habituar a los niños al procedimiento experimental. Durante esta sesión los niños fueron entrenados individualmente a buscar una bola de plastilina (reforzador) situada en una posición constante de la maqueta y escondida bajo uno de los tres cubiletes situados al final de cada uno de los brazos del laberinto. Se usaron tres posiciones de salida. El niño permanecía sentado frente al examinador en el



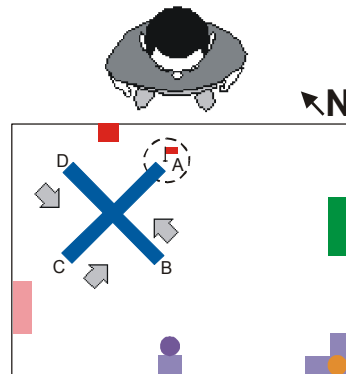
lado opuesto de la maqueta. Se utilizó un procedimiento de corrección libre, es decir, los niños podían levantar tantos cubiletes como fuese necesario hasta encontrar el reforzador. Los niños fueron reforzados verbalmente en los ensayos correctos.

Los niños recibían instrucciones de buscar la bola escondida bajo uno de los cubiletes. Se les pedía que recorrieran los brazos del laberinto utilizando una ficha que debían desplazar con el dedo índice desde el punto de salida hasta el cubilete situado en el extremo de uno de los brazos. Antes de cada ensayo los niños se giraban hacia atrás y se tapaban los ojos con las manos durante 15 segundos, pasados los cuales se giraban hacia la maqueta. El preentrenamiento finalizaba cuando los niños eran capaces de conducir la ficha sin salirse del laberinto y buscar la bola debajo de los cubiletes.

### **Entrenamiento**

El entrenamiento se realizó en la habitación experimental (Figura 36). Todos los niños fueron entrenados en un procedimiento mixto de lugar y guía en el que la meta se encontraba en una posición constante (brazo A) respecto a las claves de la habitación y de la maqueta y además se encontraba directamente marcada por una guía.

El experimentador permanecía sentado frente al niño, en el lado opuesto de la maqueta. La maqueta permanecía en una posición constante en relación a la habitación experimental y en relación al sujeto. Se usaron tres posiciones de salida (brazos B, C y D) en un orden pseudoaleatorio por lo que ninguna estrategia de giro era relevante para la solución de la tarea (Figura 38). Para excluir el posible uso de marcas intralaberinto éste era rotado aleatoriamente entre los ensayos de entrenamiento.



**Figura 38.** Dibujo explicativo de los ensayos de entrenamiento. Las flechas indican las tres posiciones de salida empleadas. Se muestra la posición del sujeto experimental, las claves periféricas de la maqueta y la guía. El círculo de líneas discontinuas señala la posición de la meta. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto.

Los niños fueron entrenados individualmente en una sesión de 60 ensayos. Antes de cada ensayo los niños se giraban hacia atrás y se tapaban los ojos con las manos durante 15 segundos, pasados los cuales se giraban hacia la maqueta. Se registraba una elección cuando el niño recorría con la ficha un brazo y levantaba el cubilete situado al final de éste. Se utilizó un procedimiento de corrección en el que los niños podían buscar el reforzador en el laberinto hasta que lo encontraban o hasta que transcurría un máximo de tres minutos. Un ensayo era considerado correcto sólo cuando la primera elección era la del brazo reforzado. Se utilizó un criterio de adquisición de un 80% de respuestas correctas (12 ensayos correctos de 15 consecutivos). Durante el entrenamiento se analizaron las siguientes variables: número de ensayos hasta conseguir el criterio de aprendizaje, porcentaje de ensayos correctos y porcentaje de elecciones en cada brazo.

Cuando los niños alcanzaban el criterio de aprendizaje comenzaba el entrenamiento postcriterio, en el cual se realizaban ensayos de prueba.

## Ensayos de prueba

Los ensayos de prueba fueron realizados para poner de manifiesto las estrategias empleadas para resolver la tarea. Se realizaron 13 tipos de ensayos de prueba intercalados pseudoaleatoriamente con ensayos de entrenamiento. La frecuencia media de aparición de los ensayos de prueba era de uno cada 5 ensayos de entrenamiento. Estos ensayos no eran reforzados por lo que no se permitía a los niños levantar el cubilete cuando alcanzaban el final del brazo del laberinto elegido. Los ensayos de prueba concluían tras la primera elección. En los ensayos de prueba se registraba el porcentaje de elecciones en cada brazo.

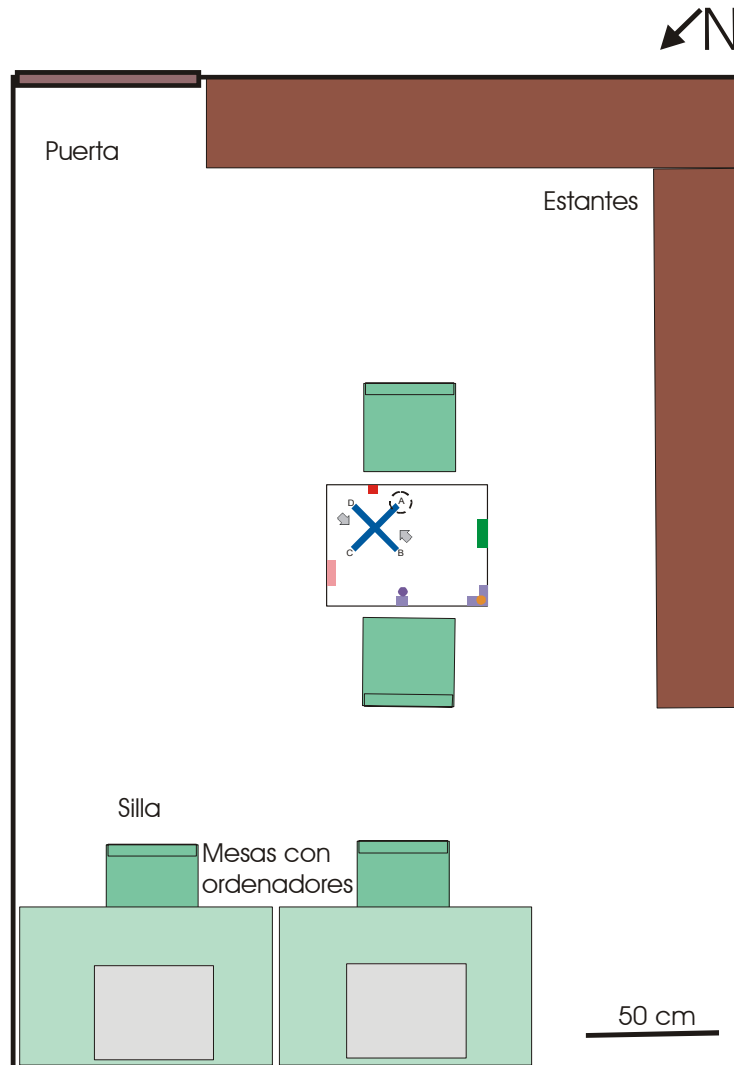
Los ensayos de prueba P11, P12 y P13, se realizaron en una habitación adyacente a la del entrenamiento. Esta nueva habitación experimental tenía forma rectangular con unas dimensiones de 3x4m y contenía abundantes claves visuales distales (estanterías, mesas y sillas, ordenadores; Figura 39).

Ensayos de prueba tipo 1 (P1): *Supresión de la guía.* En estos ensayos la guía fue retirada (Figura 40). Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D.

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): *Disociación lugar-guía.* En estos ensayos la posición de la guía fue invertida (se situaba tras el brazo C) respecto a las claves distales de la maqueta. En esta prueba las respuestas de lugar y de guía eran incompatibles por lo que se producía una disociación entre una elección en base a las claves distales y otra basada en la guía. Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 40).

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): *Supresión de las claves de la maqueta.* En estos ensayos fueron retiradas las claves distales de la maqueta

y la guía (Figura 40). Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D.



**Figura 39.** Diagrama explicativo de la habitación experimental en la que se realizaron los ensayos de prueba P11, P12 y P13.

Ensayos de prueba tipo 4 (P4): Eliminación parcial de claves de la maqueta. En estos ensayos fueron retiradas dos claves de la maqueta (claves 1 y 3) y la clave guía (Figura 40). Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D.

Ensayos de prueba tipo 5 (P5): Desorganización de las claves de la maqueta. En estos ensayos las claves de la maqueta fueron cambiadas de posición de modo que se modificó la configuración formada por las claves respecto a la que formaban durante los ensayos de entrenamiento, además, la clave guía fue retirada (Figura 40). Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D.

Ensayos de prueba tipo 6 (P6): Nuevas posiciones de salida. Se realizaron varios ensayos en los que el sujeto partía desde nuevas posiciones de salida. Estos ensayos fueron diseñados para estudiar si los niños resolvían la tarea usando estrategias de lugar y si eran capaces de encontrar la meta saliendo desde una posición distinta a las que habían utilizado durante el entrenamiento, empleando por tanto nuevas rutas hacia la meta. En estos ensayos la guía era retirada. El laberinto era desplazado en la maqueta de modo que el final de uno de los brazos ocupara la misma posición en la maqueta en la que los niños habían obtenido la recompensa durante los ensayos de entrenamiento (lugar meta) y se emplearon tres posiciones de salida (B, E y F; Figura 40). Se realizaron dos ensayos desde cada posición de salida.

Ensayos de prueba tipo 7 (P7): Rotación de 180° de la maqueta. En estos ensayos la maqueta con el laberinto y las claves periféricas se rotaba 180° en relación a la habitación y el sujeto permanecía en la misma posición que durante el entrenamiento. Por tanto en estos ensayos la maqueta aparecía en una posición invertida respecto al sujeto. La clave guía era retirada. Se realizaron 2 ensayos de prueba de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 40).

Ensayos de prueba tipo 8 (P8): Cambio de posición del sujeto. En estos ensayos se utilizaba un procedimiento de desorientación en el cual se

le hacía girar con los ojos tapados y se le conducía hasta una silla situada enfrente de la maqueta pero en el lado opuesto al que había ocupado durante los ensayos de entrenamiento (Figura 40). La maqueta con el laberinto y las claves periféricas permanecía en la misma posición en relación a la habitación que durante los ensayos de entrenamiento. La clave guía era retirada. Se realizaron 2 ensayos de prueba de este tipo desde las posiciones de salida B y D.

Ensayos de prueba tipo 9 (P9): Cambio de posición del sujeto y supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos se utilizaba un procedimiento de desorientación en el cual se le hacía girar con los ojos tapados y se le conducía hasta una silla situada enfrente de la maqueta pero en el lado opuesto al que había ocupado durante los ensayos de entrenamiento. La maqueta con el laberinto permanecía en la misma posición en relación a la habitación que había ocupado durante los ensayos de entrenamiento. Las claves periféricas y la guía fueron retiradas (Figura 40). Se realizaron 2 ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D.

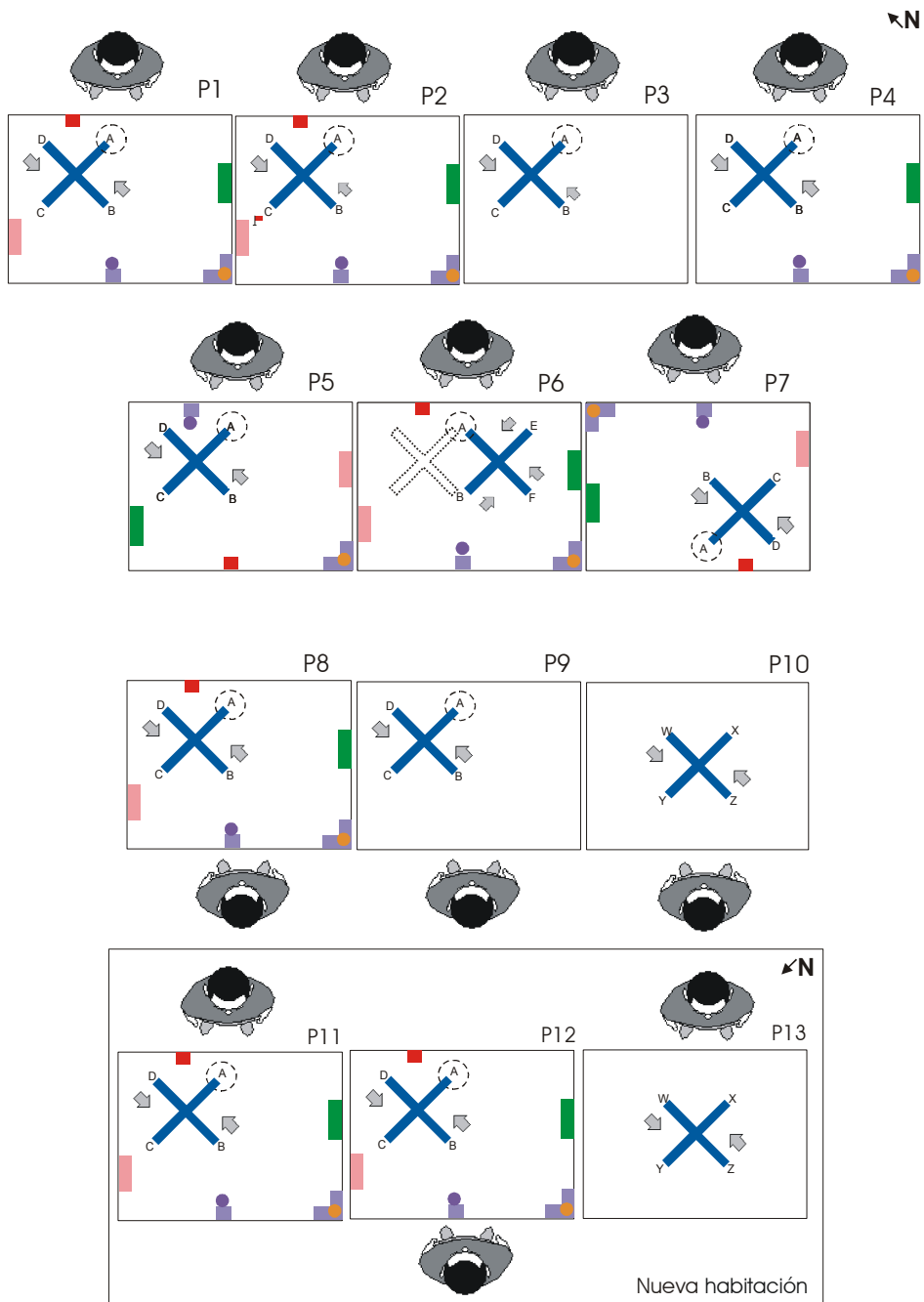
Ensayos de Prueba tipo 10 (P10): Cambio de posición del sujeto, desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos se utilizaba un procedimiento de desorientación en el cual se le hacía girar con los ojos tapados y se le conducía hasta una silla situada enfrente de la maqueta pero en el lado opuesto al que había ocupado durante los ensayos de entrenamiento. Las claves periféricas de la maqueta y la guía fueron retiradas y el laberinto se desplazaba al centro del tablero (Figura 40). Se realizaron 2 ensayos de este tipo desde las posiciones de salida W y Z.

Ensayos de prueba tipo 11 (P11): *Cambio de habitación experimental.* Estos ensayos fueron diseñados para estudiar si los niños eran capaces de resolver la tarea sin la información proporcionada por las claves de la habitación del entrenamiento. La maqueta con el laberinto permanecía en la misma posición en relación al sujeto que durante el entrenamiento. Se realizaron 2 ensayos de prueba de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 40).

Ensayos de prueba tipo 12 (P12): *Cambio de habitación experimental y cambio de posición del sujeto respecto a la maqueta.* Estos ensayos fueron diseñados para estudiar si los niños resolvían la tarea desde una nueva posición en relación a la maqueta y en ausencia de las claves de la habitación del entrenamiento. La maqueta con el laberinto aparecía rotada 180° en relación al sujeto respecto a la orientación durante el entrenamiento. Se realizaron 2 ensayos de prueba de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 40).

Ensayos de prueba tipo 13 (P13): *Cambio de habitación experimental, desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves de la maqueta.* En estos ensayos no estaba disponible la información procedente de la habitación del entrenamiento, tampoco las de las claves periféricas de la maqueta, y además, al situar el laberinto en el centro exacto de la maqueta la geometría de ésta tampoco era relevante para localizar la meta. Se realizaron 2 ensayos de prueba de este tipo desde las posiciones de salida W y Z. (Figura 40).

Estrategias de orientación espacial en niños



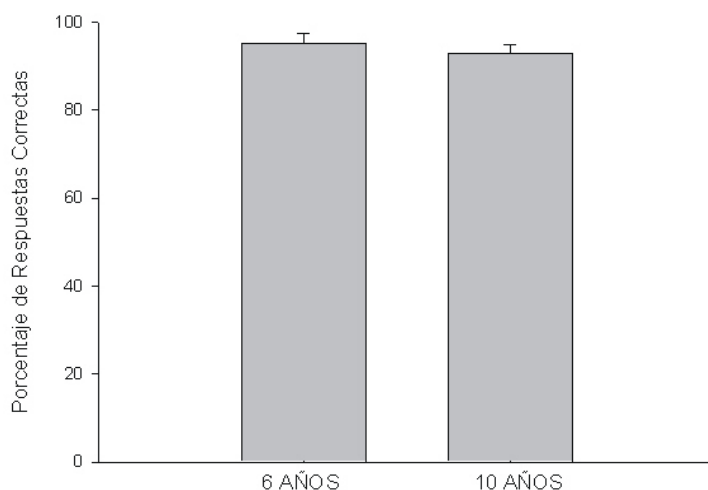
**Figura 40.** Diagramas explicativos de los ensayos de prueba. Para cada tipo de ensayo se muestra la posición del sujeto, la localización de las claves periféricas y la guía. También se muestran las distintas posiciones de salida utilizadas (flechas). El círculo de línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta durante los ensayos de entrenamiento. En el ensayo P6 el laberinto con línea de puntos indica su posición en los ensayos de entrenamiento. Nótese que en los ensayos P8, P9 y P10 se cambia la posición del sujeto respecto a la de los ensayos de entrenamiento. Los ensayos P11, P12 y P13, se realizaron en una habitación diferente a la utilizada durante el entrenamiento y los demás ensayos de prueba.



### 2.3.2. Resultados

#### Adquisición

No se encontraron diferencias significativas entre los ensayos en los que los sujetos partían de diferentes posiciones de salida, en ninguno de los grupos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=9,667$ :  $p>0,077$ ), por lo que se presentan colapsados los datos de las diferentes posiciones de salida.



**Figura 41.** Porcentaje de respuestas correctas durante los ensayos de entrenamiento.

Todos los niños aprendieron rápidamente a resolver la tarea durante la fase de entrenamiento, alcanzando el criterio de aprendizaje en una media de tan sólo 18 ensayos en el grupo de niños y niñas de 6 años, 22 ensayos en los niños de 10 años, y 19 ensayos en las niñas de 10 años. Los sujetos alcanzaron un alto porcentaje de respuestas correctas en los primeros 25 ensayos (niños de 6 años 88%, niñas de 6 años, 87,9%, niños de 20 años 83,36%, niñas de 10 años 84,8%), no encontrándose diferencias significativas en función de la edad (niñas Mann-Whitney,  $U=39,500$ :  $p>$

0,53; niños Mann-Whitney,  $U=40,500$ :  $p > 0,58$ ) y el sexo (6 años Mann-Whitney,  $U=67,500$ :  $p > 0,782$ ; 10 años, Mann-Whitney,  $U=62,500$ :  $p > 0,567$ ). Una vez superado el criterio de aprendizaje todos los grupos mantuvieron una preferencia significativa por el brazo que les llevaba al cubilete que contenía el refuerzo respecto a los otros tres brazos (Friedman:  $\chi^2_{(3)} < 21,800$ : todas las  $p < 0,001$ ).

### **Ensayos de Prueba**

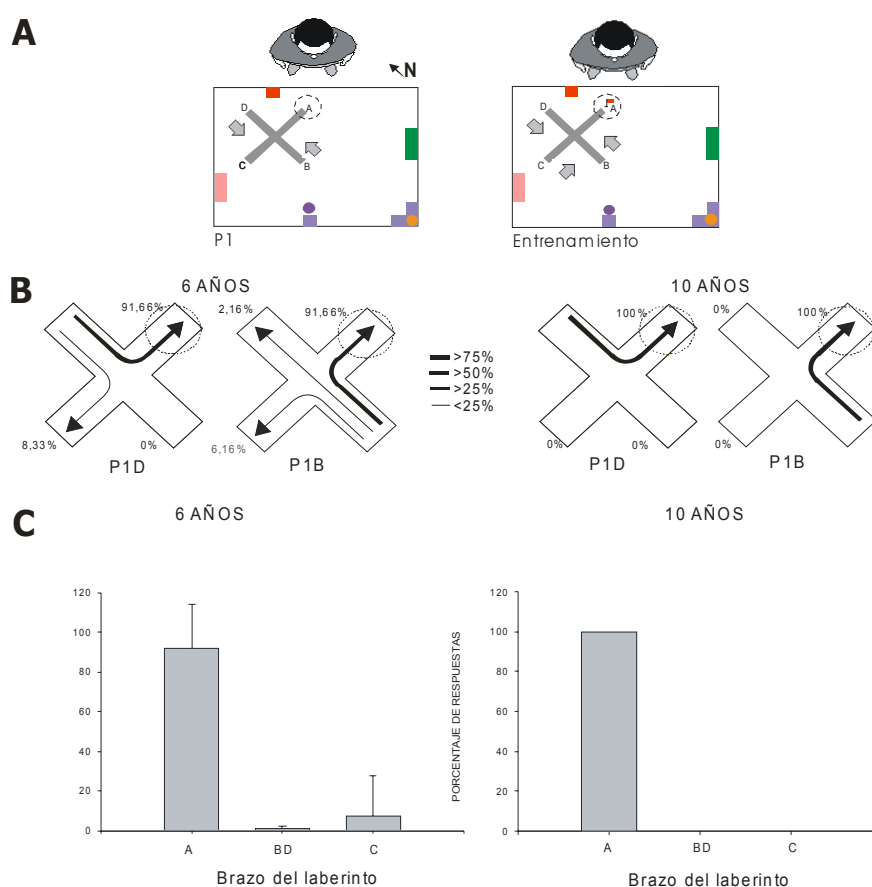
En la mayoría de los ensayos de prueba (menos los ensayos P6) no se encontraron diferencias significativas entre las dos posiciones de salida (Wilcoxon,  $Z=-1,732$ : todas las  $ps > 0,083$ ) por tanto los datos procedentes de ambos ensayos se promediaron. Tampoco se encontraron diferencias debidas al sexo en ninguno de los ensayos (Mann-Whitney,  $U < 1152,000$ : todas las  $ps > 0,060$ ) por lo que se promediaron los datos de ambos sexos.

Ensayos de prueba tipo 1 (P1): *Supresión de la clave guía*. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo que les llevaba al cubilete reforzado (lugar meta) en los ensayos de entrenamiento frente a los restantes brazos (Friedman: niños de 6 años,  $\chi^2_{(2)}=82,186$ :  $p < 0,00$ ; niños de 10 años,  $\chi^2_{(2)}=90,125$ :  $p < 0,001$ ). No se observaron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo entre los dos grupos de edad (Mann-Whitney  $U < 1080,00$ : todas las  $ps > 0,170$ ; Figura 42).

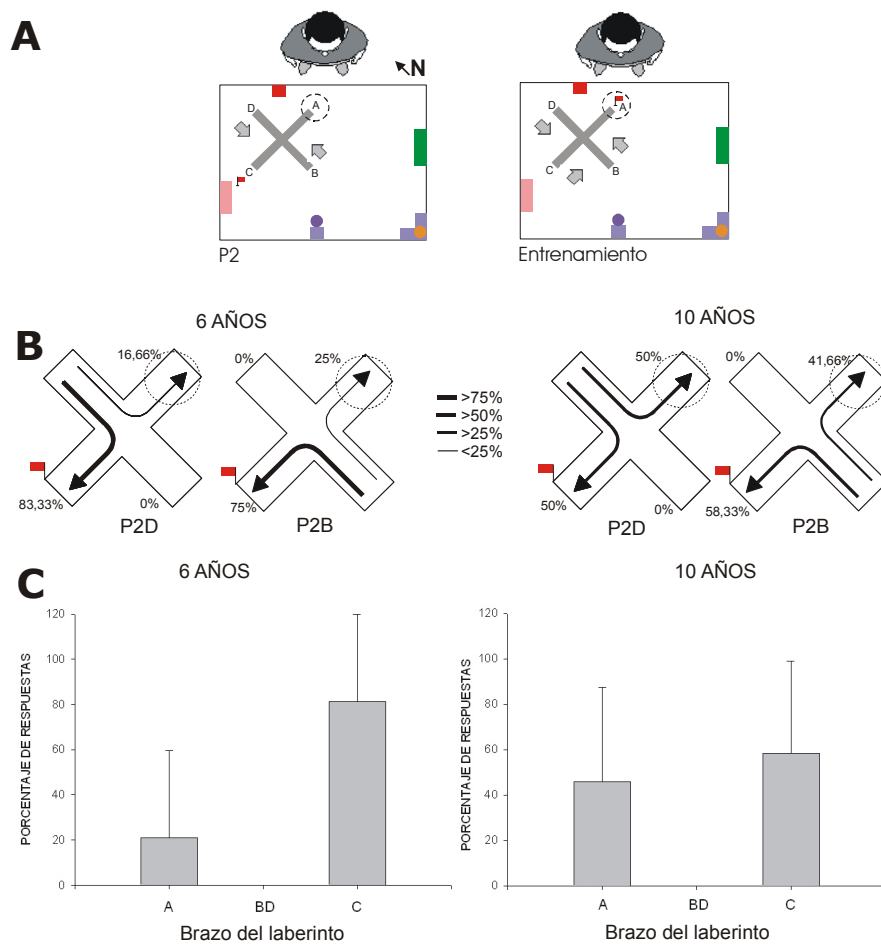
Ensayos de prueba tipo 2 (P2): *Disociación lugar-guía*. En estos ensayos se encontraron diferencias significativas entre los distintos grupos de edad en cuanto al porcentaje de respuestas al brazo que llevaba al lugar que ocupaba la meta durante el entrenamiento (Mann-Whitney,  $U=912,000$ :  $p < 0,036$ ). Así, mientras los sujetos de 6 años eligieron significativamente el brazo que contenía la guía frente a los otros brazos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=50,242$ :

## Experimentos

$p < 0,001$ ), en los sujetos de 10 años no se encontraron diferencias significativas entre el porcentaje de elecciones en el brazo que le llevaba al lugar meta del entrenamiento y el brazo que contenía la guía (Wilcoxon,  $Z = -0,784$ ;  $p > 0,063$ ). Además se encontró una preferencia significativa por el brazo que llevaba la lugar reforzado durante el entrenamiento y al brazo marcado por la guía frente al otro brazo (lugar, Wilcoxon,  $Z = -4,690$ ;  $p < 0,001$ ; guía, Wilcoxon,  $Z = -5,099$ ;  $p < 0,001$ ); Figura 43).



**Figura 42.** Ensayo de prueba P1. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas de los dos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo del brazo B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos de edad (las elecciones a los brazos B y D se promediadas).

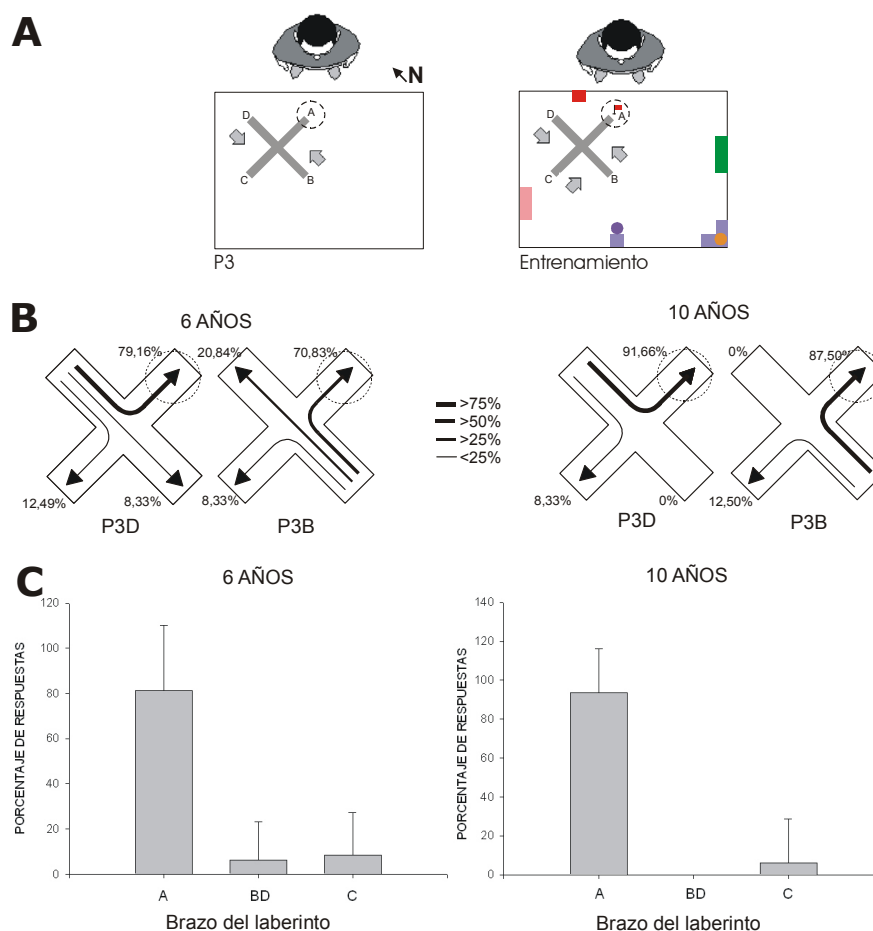


**Figura 43.** Ensayo de prueba P2. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas de los dos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo del brazo B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento, también se muestra la localización de la guía. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos de edad (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): Supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo que llevaba al lugar previamente reforzado frente a los otros brazos (Friedman 6 años,  $\chi^2_{(2)}=60,000$ :  $p<0,001$ ; 10 años,  $\chi^2_{(2)}=80,049$ :  $p<0,001$ ).

## Experimentos

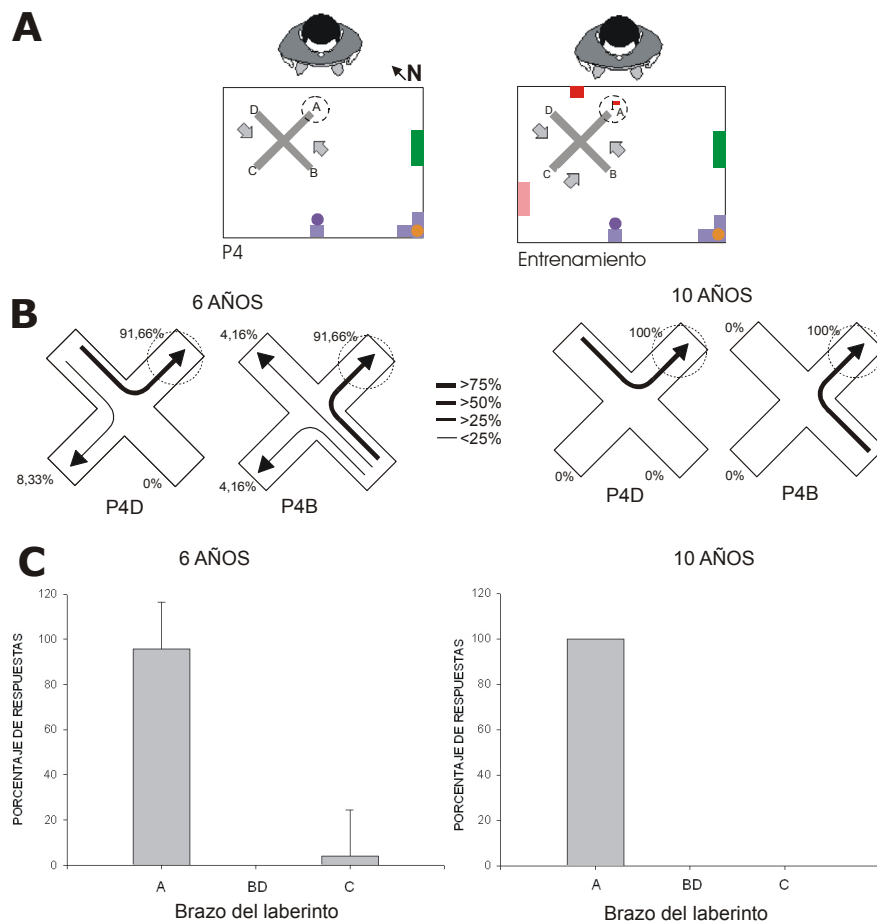
No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función la edad (Mann-Whitney,  $U < 984,000$ : todas las  $ps > 0,063$ ; Figura 44).



**Figura 44.** Ensayo de prueba P3. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas de los dos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo del brazo B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Ensayos de prueba tipo 4 (P4): Eliminación parcial de claves de la maqueta. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el

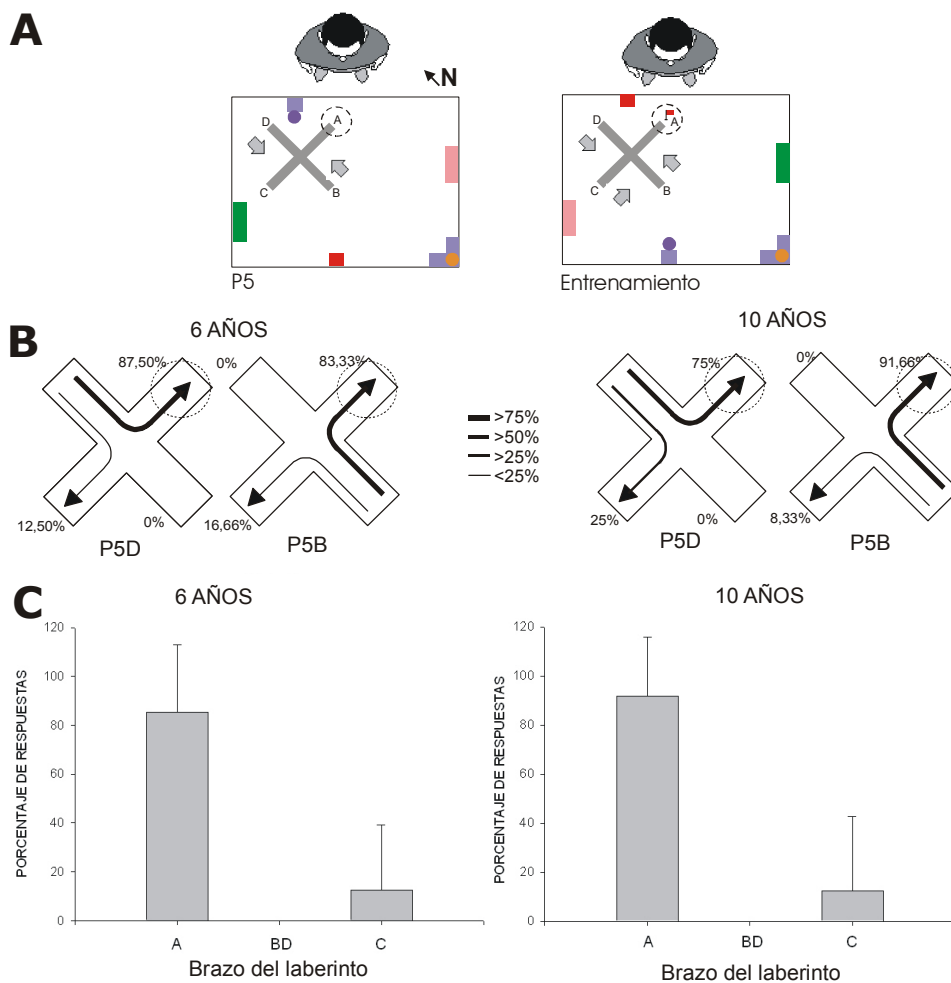
brazo que llevaba al lugar meta del entrenamiento frente a los demás brazos (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=38,138$ :  $p<0,001$ ; 10 años,  $\chi^2_{(2)}=88,174$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U<1128,000$ : todas las  $ps > 0,648$ ; Figura 45).



**Figura 45.** Ensayo de prueba P4. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo del brazo B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo por los dos grupos de edad (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Experimentos

Ensayos de prueba tipo 5 (P5): Desorganización de las claves de la maqueta En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo que llevaba al lugar reforzado durante el entrenamiento frente a los demás brazos (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=70,390000$ :  $p<0,001$ ; 10 años,  $\chi^2_{(2)}=80,727$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U<2256,000$ : todas las  $ps> 0,339$ ; Figura 46).



**Figura 46.** Ensayo de prueba P5. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo del brazo B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos de edad (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

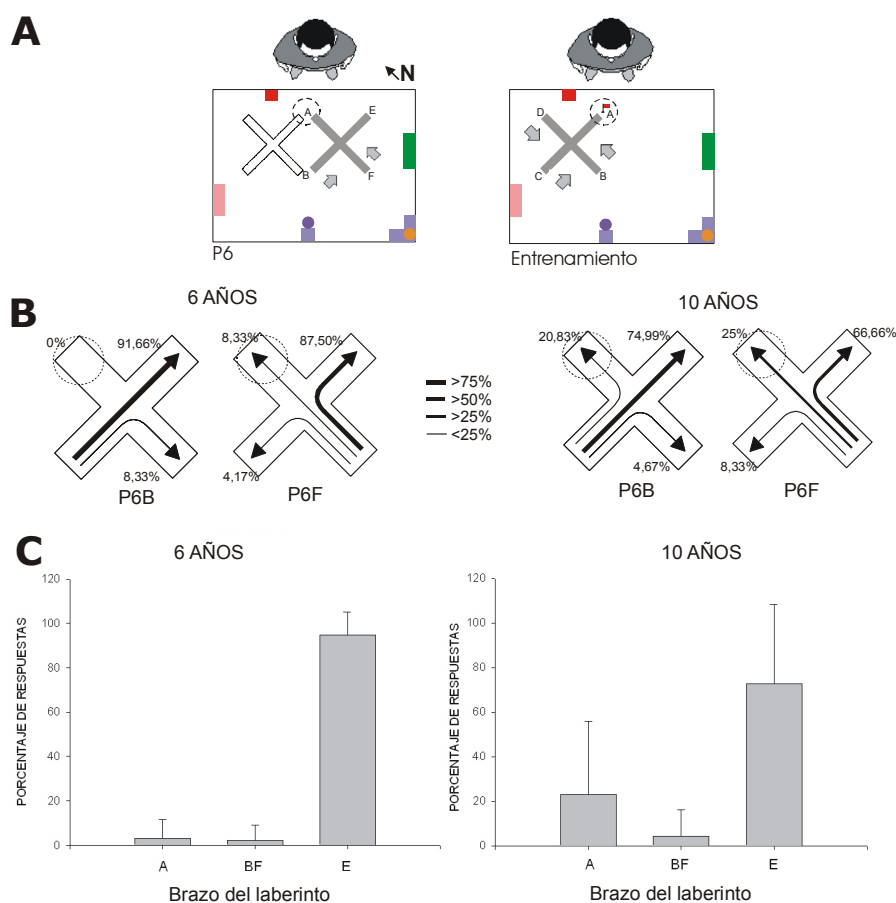
Ensayos de prueba tipo 6 (P6): Nuevas posiciones de salida.

Se observaron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas entre los ensayos en que los sujetos partían del brazo E y los ensayos en que partían de los brazos B y F, (niños de 6 años: brazo E vs B Wilcoxon,  $Z > -2,889$ , todas las  $ps < 0,04$ ; brazo E vs F Wilcoxon,  $Z > -2,495$ , todas las  $ps < 0,13$ ; niños de 10 años, brazo E vs B Wilcoxon,  $Z > -7,30$ , todas las  $ps < 0,465$ ; brazo E vs F Wilcoxon,  $Z > -1,100$ , todas las  $ps < 0,271$ ). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas al brazo que ocupaba el lugar meta entre los ensayos con salida desde B y desde F (Wilcoxon,  $Z < -1,732$ , todas las  $ps > 0,83$ ). Por ello se analizan por separado los ensayos con salida en E y se promedian los ensayos en los que el niño parten de los brazos B y F.

En los ensayos de prueba con la salida desde las posiciones B y F los niños de 6 y 10 años mostraron una preferencia por las respuestas hacia el brazo situado al este (brazo E) frente a los otros brazos (Friedman: niños de 6 años,  $\chi^2_{(2)} = 19,500$ :  $p < 0,001$  niños de 10 años,  $\chi^2_{(2)} = 8,000$ :  $p < 0,018$ ). Sin embargo, a pesar de esta preferencia en ambos grupos de edad por el brazo situado al este, los niños de 10 años obtienen un mayor porcentaje de respuestas al brazo que ocupa el lugar previamente reforzado en relación a los niños de 6 años (Mann-Whitney  $U = 672,000$ :  $p < 0,001$ ; Figura 47).

Sin embargo en los ensayos en los ensayos de prueba P6 con salida en el brazo E no se observó ninguna preferencia significativa por ninguno de los brazos en ningún grupo de edad (niños de 6 años Friedman,  $\chi^2_{(2)} = 5,466$ :  $p = 0,066$  y niños de 10 años Friedman,  $\chi^2_{(2)} = 1,083$ :  $p = 0,582$ ). Además no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U < 253,000$ : todas las  $ps > 0,168$ ; Figura 48).

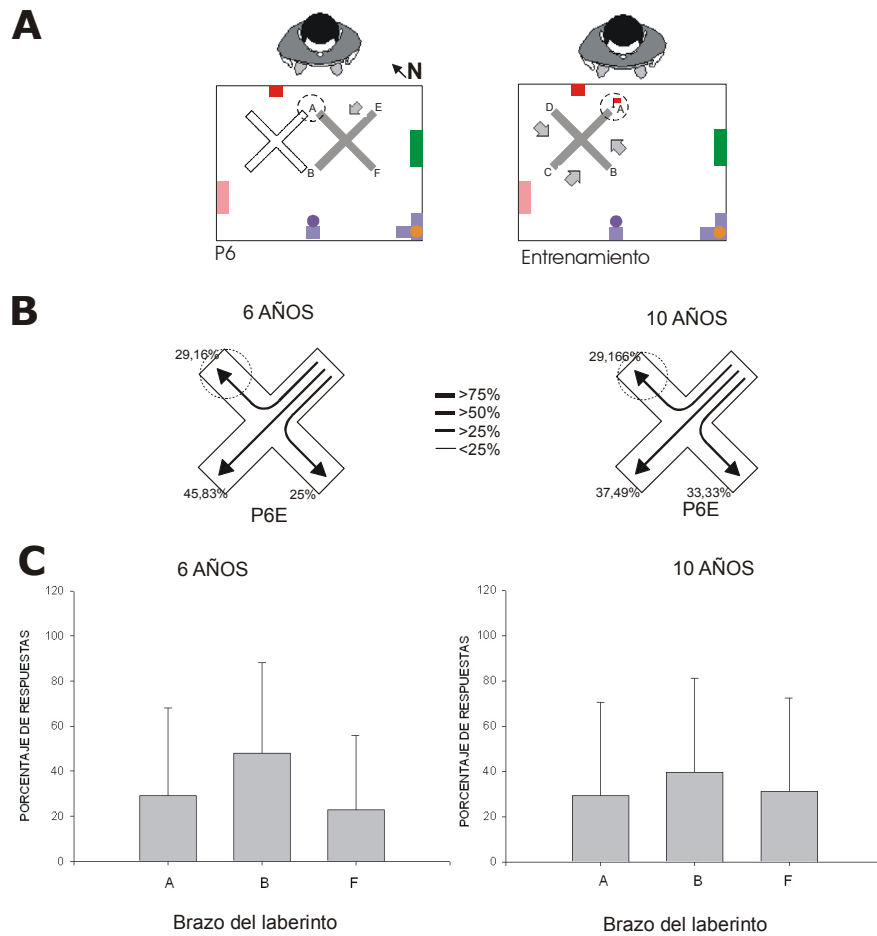




**Figura 47** Ensayo de prueba P6 desde las posiciones de salida B y F. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo de los brazos B y F. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los distintos grupos de edad (las elecciones a los brazos B y F se presentan promediadas).

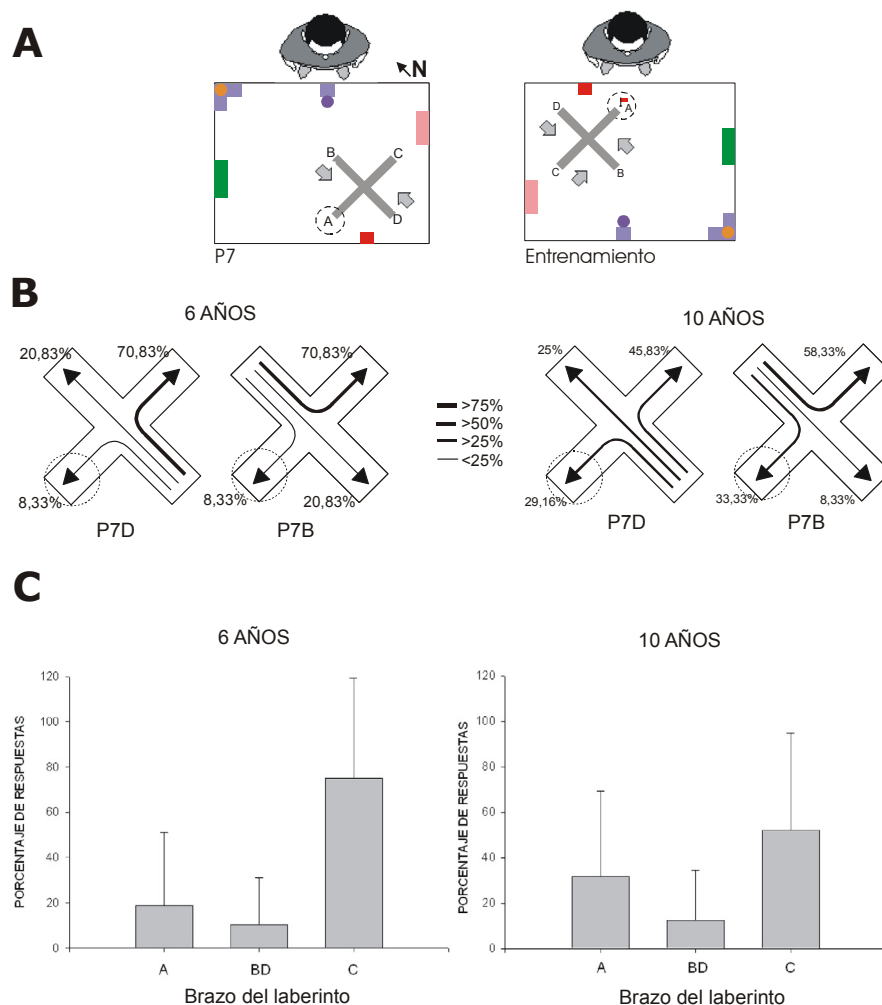
Ensayos de prueba P7 (P7): Rotación de 180° de la maqueta. En estos ensayos todos los niños mostraron una preferencia por el brazo situado al este (brazo C) respecto a los otros (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=50,400$ :  $p<0,001$ ; 10 años,  $\chi^2_{(2)}=22,533$ :  $p<0,001$ ; Figura 2.3.14). No obstante, se encontraron diferencias en función de la edad. Así, los niños de seis años eligieron el brazo situado al este con una frecuencia significativamente

mayor que los niños de diez años (Mann-Whitney,  $U=864,000$ :  $p= 0,003$ ). Los niños de 10 años eligieron el brazo reforzado durante los ensayos de entrenamiento con una frecuencia significativamente mayor que los de 6 (Mann-Whitney,  $U=630,000$ :  $p= 0,001$ ; figura 49).



**Figura 48.** Ensayo de prueba P6 desde la posición de salida E. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos.

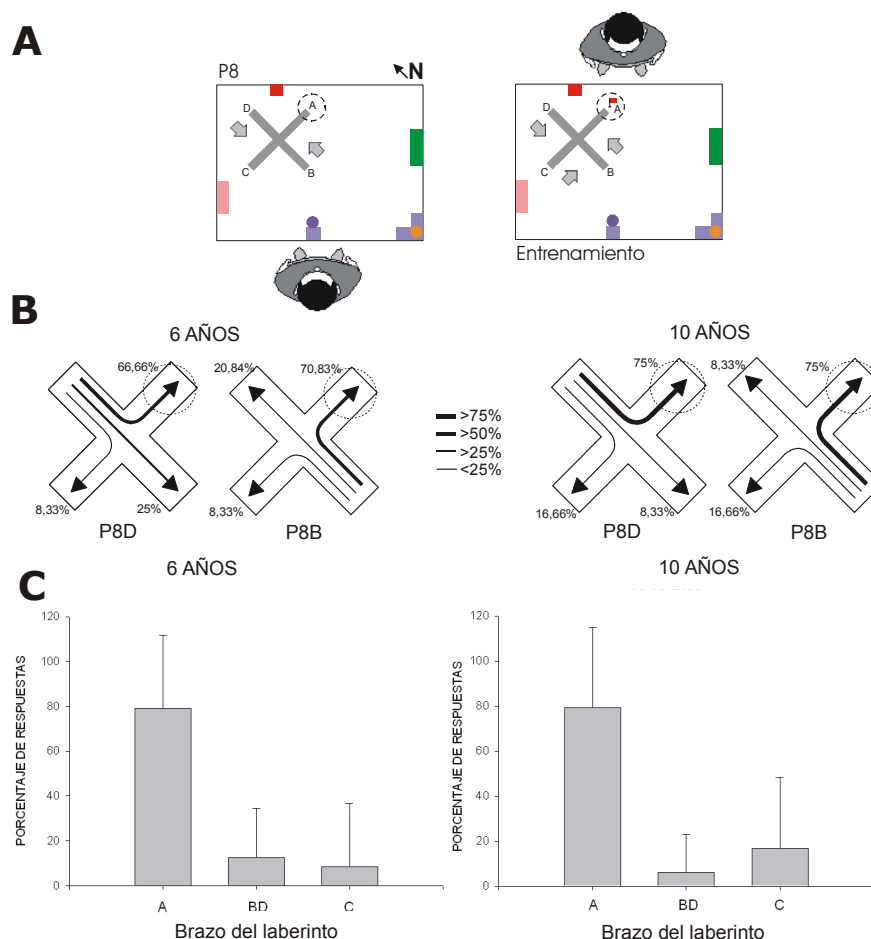
## Experimentos



**Figura 49.** *Ensayo de prueba P7. A. Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. B. Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo de los brazos B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. C. Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).*

Ensayos de prueba P8 (P8): Cambio de posición del sujeto. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo que lleva al lugar meta del entrenamiento frente a los otros (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=51,161$ :  $p<0,001$ ; 10 años,  $\chi^2_{(2)}=57,000$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias

significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U < 1152,000$ : todas las  $ps > 0,100$ ; Figura 50).

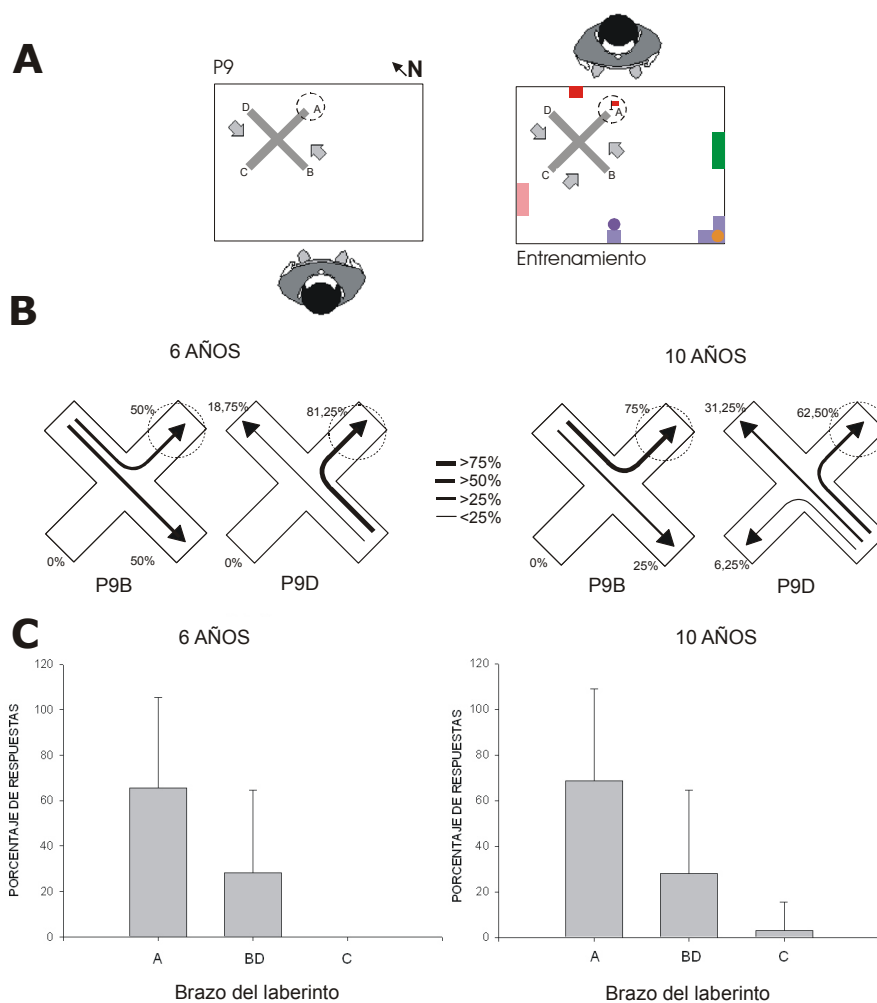


**Figura 50.** Ensayo de prueba P8. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo de los brazos B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Ensayos de prueba tipo 9 (P9): Cambio de posición del sujeto y supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo que llevaba al lugar meta del entrenamiento frente a los otros (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=30,100$ :  $p < 0,001$ ;

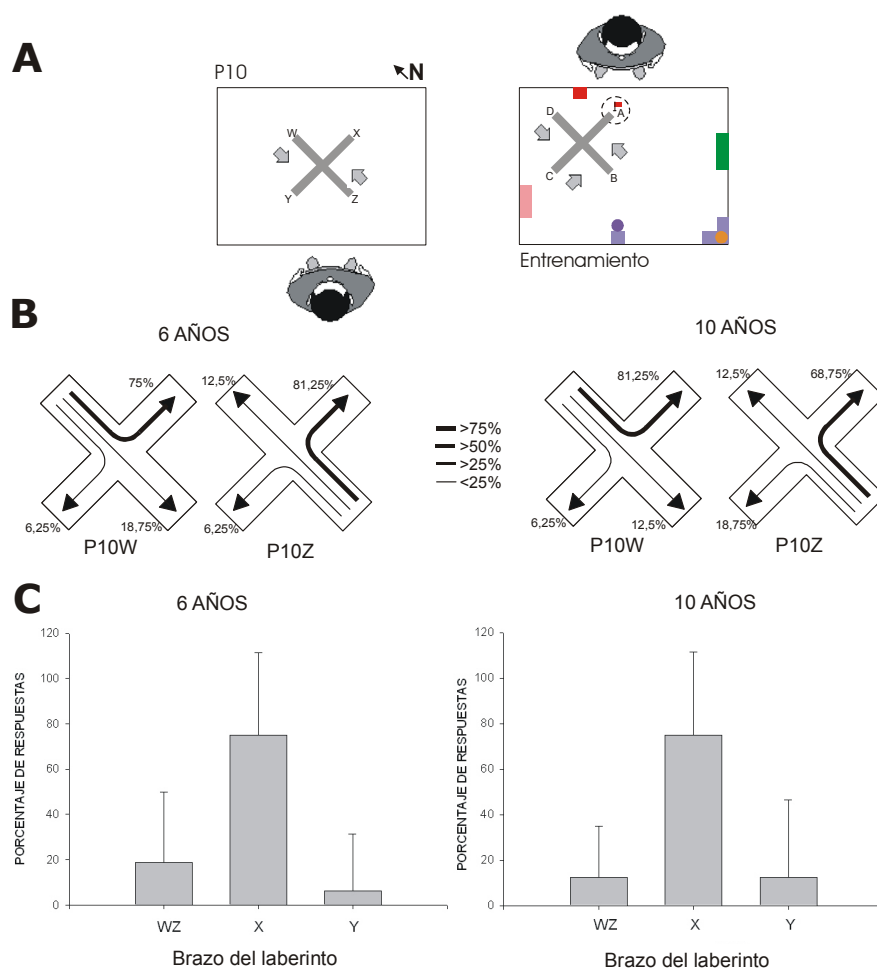
## Experimentos

10 años  $\chi^2_{(2)}=30,100$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U<1080,000$ : todas las  $ps> 0,170$ ; Figura 51).



**Figura 51.** Ensayo de prueba P9. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo de los brazos B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

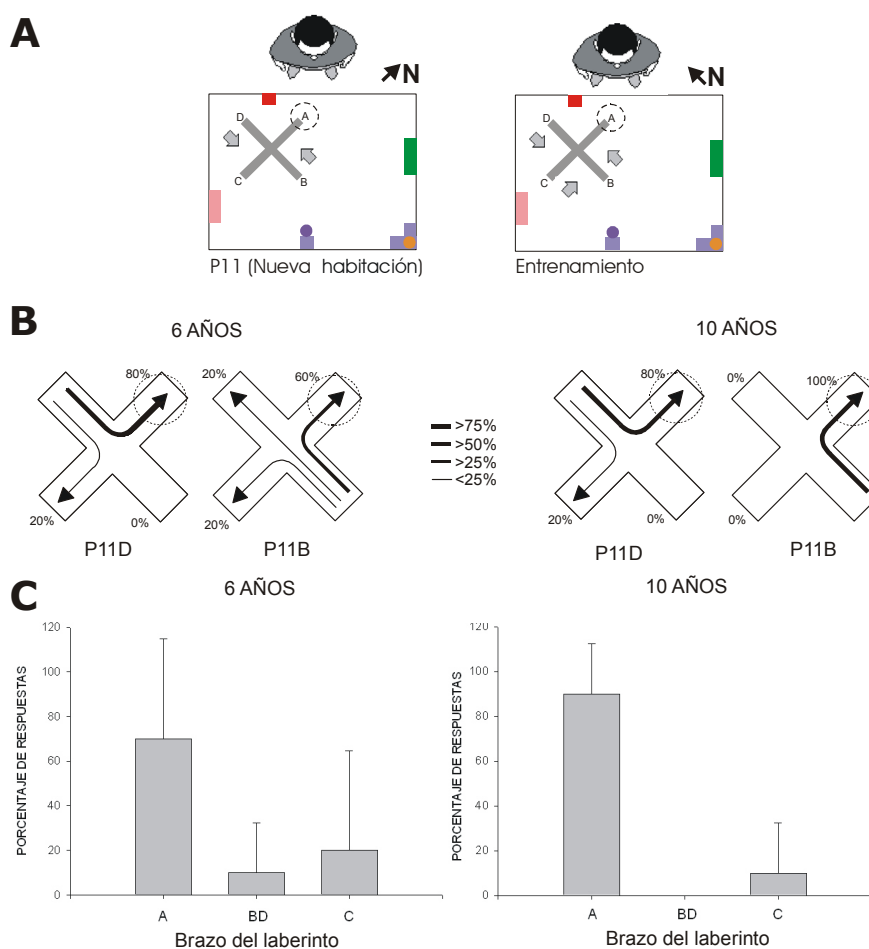
Ensayos de prueba tipo 10 (P10): Cambio de posición del sujeto, desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos todos los sujetos eligieron preferentemente el brazo situado al este frente a los otros (Friedman: 6 años,  $\chi^2_{(2)}=36,400$ :  $p < 0,001$ ; 10 años  $\chi^2_{(2)}=38,100$ :  $p < 0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo en función de la edad (Mann-Whitney,  $U=984,000$ :  $p > 0,144$ ; Figura 52).



**Figura 52.** Ensayo de prueba P10. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos partiendo de las posiciones W y Z. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos W y Z se presentan promediadas).

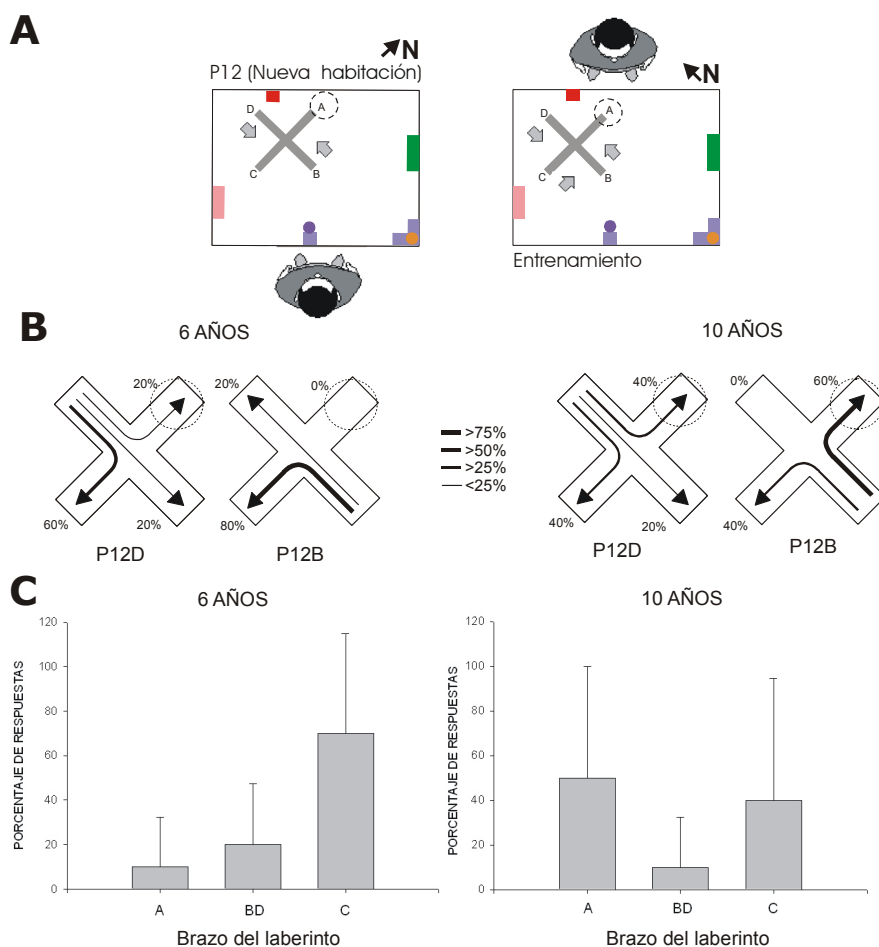
## Experimentos

Ensayos de prueba tipo 11 (P11): Cambio de habitación experimental. En estos ensayos todos los niños eligieron preferiblemente el brazo más cercano al sujeto situado a su izquierda frente a los otros tres (Friedman: niños de 6 años  $\chi^2_{(2)}=10,333$ :  $p<0,006$ ; niños de 10 años  $\chi^2_{(2)}=16,000$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos de edad en ninguno de los brazos (Mann-Whitney,  $U<40,000$ : todas las  $ps> 0,276$ , Figura 53).



**Figura 53.** Ensayo de prueba P11. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo de los brazos B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los dos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas). Nótese que se ha realizado un cambio de habitación experimental

Ensayos de prueba tipo 12 (P12): Cambio de habitación experimental y cambio de posición del sujeto respecto a la maqueta. En estos ensayos se encontraron diferencias significativas en función de la edad en cuanto al porcentaje de elecciones de cada brazo (Mann-Whitney,  $U < 30,000$ : todas las  $p > 0,047$ ).



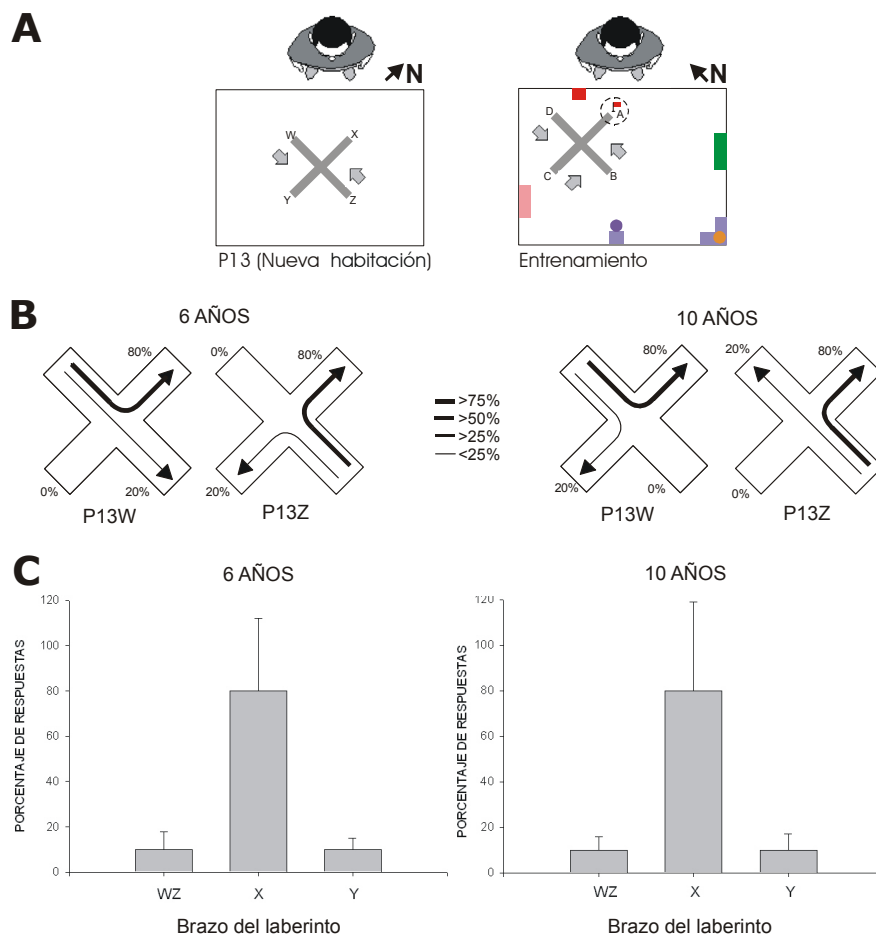
**Figura 54.** Ensayo de prueba P12. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo de los brazos B y D. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los distintos grupos (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Los niños de 6 años eligieron preferentemente el brazo más cercano situado a su izquierda (Friedman:  $\chi^2_{(2)} = 10,333$ :  $p < 0,006$ ). Sin embargo, los



## Experimentos

niños de 10 años mostraron preferencia por el brazo de lugar y el brazo más cercano situado a su izquierda frente al tercer brazo (Wilcoxon; lugar,  $Z=-0,694$ :  $p>0,036$ ; brazo más cercano,  $Z=-0,723$ :  $p>0,045$ ). No se encontraron diferencias significativas entre el brazo de lugar y el brazo situado a su izquierda en los niños de 10 años Wilcoxon; lugar,  $Z=-0,667$ :  $p>0,065$ ) (Figura 54).



**Figura 55.** Ensayo de prueba P13. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba y de los de entrenamiento. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas por los distintos grupos de edad durante los ensayos de prueba partiendo de las posiciones W y Z. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. **C.** Porcentaje medio de elecciones de cada brazo para los distintos grupos (las elecciones a los brazos W y Z se presentan promediadas).

Ensayos de Prueba tipo 13 (P13): Cambio de habitación experimental, desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos todos los niños eligieron preferentemente el brazo más cercano situado a su izquierda (Friedman: niños de 6 años,  $\chi^2_{(2)}=14,000$ :  $p<0,001$ ; niños de 10 años,  $\chi^2_{(2)}=14,000$ :  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas en función de la edad en ninguno de los brazos (Mann-Whitney,  $U<50,000$ : todas las  $ps> 1,000$ ; Figura 55).

#### **2.4. EXPERIMENTO 4. Estrategias de orientación en niños de 6 a 10 años en un entorno espacial a pequeña escala en una situación de inconsistencia entre los diferentes marcos de referencia.**

En el experimento anterior observamos que los niños de 6 y 10 años son capaces de encontrar un objeto escondido en un entorno de pequeña escala cuando existe una relación de consistencia entre la maqueta, la habitación experimental y la posición del sujeto. Las estrategias empleadas por los niños en esta situación experimental son el empleo de una guía directa y estrategias centradas en la habitación experimental, bien sea la geometría de sus paredes o las claves dispuestas en ella. Cuando los niños no disponen de esta información emplean estrategias egocéntricas centradas en el sujeto y los niños de 10 años, a diferencia de los de 6 años, parecen emplear también la información procedente de la propia maqueta para resolver la tarea. Aunque los resultados del experimento 3 sugieren que los niños de 10 años comienzan a utilizar la información de la maqueta cuando no disponen de otro tipo de claves para localizar la meta, dicho experimento no permite determinar a qué edad los niños adquieren dicha capacidad ya que existen otras posibles estrategias para resolver la tarea que pueden interferir en este aprendizaje. En el presente experimento se modificó el procedimiento de entrenamiento de manera que sólo fuese posible resolver la tarea mediante la información proporcionada por la propia maqueta, con el fin de estudiar a qué edad aparece dicha capacidad. Para ello, en este experimento entrenamos a niños de 6, 8 y 10 años con la misma maqueta que en el experimento anterior pero en una situación en el que los marcos de referencia proporcionados por la habitación experimental y la posición del sujeto entraban en conflicto con el entorno de pequeña escala. Se emplearon diferentes tipos de ensayos de prueba para poner de manifiesto qué

información espacial de la proporcionada por la maqueta utilizaban los sujetos para resolver la tarea. En concreto se realizaron ensayos de prueba en los que se utilizaban posiciones de salida novedosas, se retiraban o desorganizaban las claves periféricas de la maqueta, o se eliminaba la información geométrica proporcionada por el tablero de la maqueta.

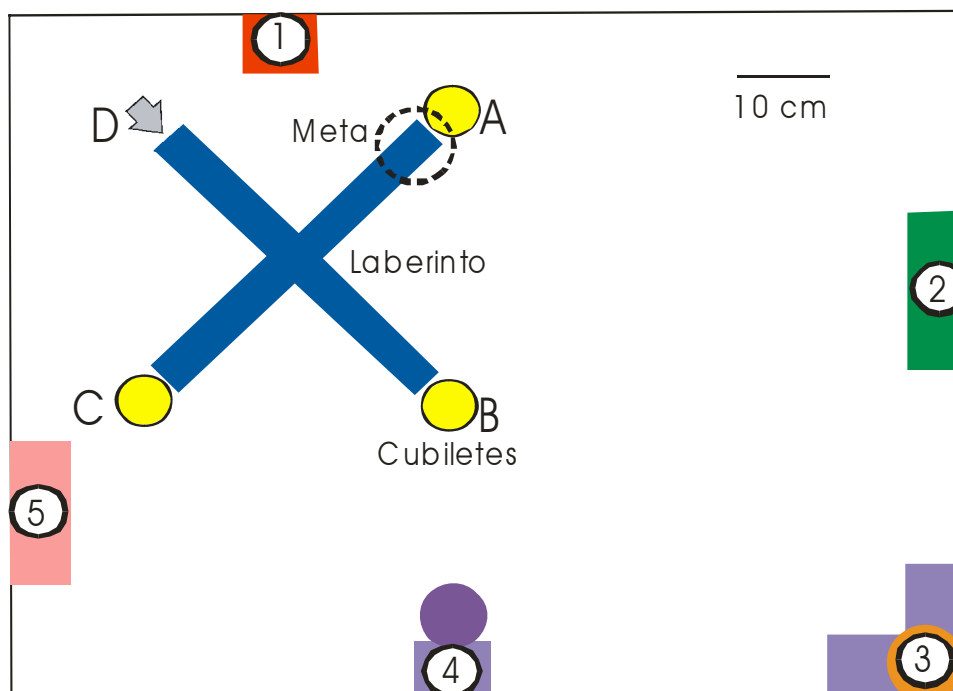
### **2.4.1. Métodos**

#### **Sujetos**

En este experimento participaron 64 niños del colegio La Hispanidad de Huelva. Los niños se distribuyeron en tres grupos de edad; uno de 6 años (media 6,66, n=16), otro de 8 años (media 8, 73, n=16) y otro de 10 años (media 10,58, n=32). En todos los grupos la mitad de los sujetos eran niños y la otra mitad niñas. Ninguno de los sujetos presentaba antecedentes de problemas médicos prenatales o postnatales.

#### **Aparatos**

En este experimento se utilizó la misma habitación experimental, la misma maqueta y las mismas claves que en el experimento anterior (véase Métodos Experimento 3). A diferencia del experimento 3 no se utilizó ninguna clave guía que marcara directamente el brazo meta (Figura 56). Para los ensayos de prueba P4 y P5 se utilizó un tablero circular de 110 cm de diámetro.



**Figura 56.** Diagrama explicativo del aparato experimental (maqueta) mostrando el laberinto, las claves periféricas (los números indican las diferentes claves: 1, mesa roja con televisión; 2, estantería verde; 3, tresillo y mesa con lámpara; 4, mesa y silla azules; 5, cocina rosa) y los 3 cubiletes que podían esconder el reforzador. El cubilete del brazo utilizado como salida (flecha) era retirado. El círculo de línea discontinua señala el lugar meta.

## Procedimiento conductual

### Preentrenamiento.

El procedimiento de preentrenamiento fue idéntico al del experimento 3 (véase Experimento 3) excepto en que en este experimento la maqueta se giraba en cada ensayo para evitar el uso de estrategias egocéntricas y de claves externas a la maqueta para la resolución de la tarea.

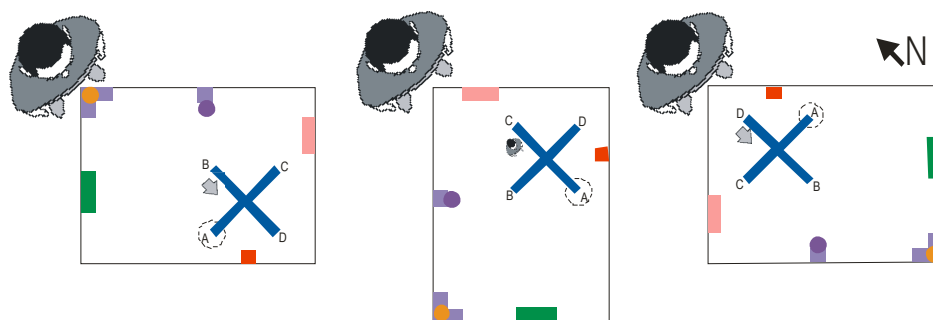
### Entrenamiento

El entrenamiento se realizó en la misma habitación experimental que en el experimento 3. Todos los niños fueron entrenados en un procedimiento en el que la meta estaba en una posición constante (brazo A) en relación a

las claves de la maqueta. Se usaron tres posiciones de salida (brazos B, C y D) en un orden pseudoaleatorio (Figura 57). El experimentador permanecía sentado frente al niño, en el lado opuesto de la maqueta. Antes de cada ensayo, y mientras el sujeto tenía los ojos cerrados, el conjunto formado por la maqueta, el laberinto y las claves de la maqueta era rotado de manera que el brazo situado en frente del sujeto fuera el brazo de salida (véase Figura 57). De esta forma, ninguna estrategia egocéntrica ni el uso de claves externas a la maqueta (las claves de la habitación) era relevante para la resolución de la tarea. Además, para excluir el posible uso de marcas intralaberinto el laberinto era rotado aleatoriamente entre los ensayos de entrenamiento.

Los niños fueron entrenados individualmente en una sesión de 60 ensayos. Antes de cada ensayo los niños se giraban hacia atrás y se tapaban los ojos con las manos durante 15 segundos, pasados los cuales se giraban hacia la maqueta. Se registraba una elección cuando el niño recorría con la ficha un brazo del laberinto y levantaba el cubilete situado al final de éste. Se utilizó un procedimiento de corrección en el que los niños podían buscar el reforzador en el laberinto hasta que lo encontraban o hasta que transcurría un máximo de tres minutos. Un ensayo era considerado correcto sólo cuando la primera elección era la del brazo reforzado. Se utilizó un criterio de adquisición de un 80% de respuestas correctas (12 ensayos correctos de 15 consecutivos). Durante el entrenamiento se analizaron las siguientes variables: número de ensayos hasta conseguir el criterio de aprendizaje y porcentaje de ensayos correctos en bloques de 6 ensayos.

Cuando los niños alcanzaban el criterio de aprendizaje comenzaban las sesiones postcriterio, en las cuales se realizaban ensayos de prueba.



**Figura 57.** Dibujo explicativo de los ensayos de entrenamiento. Se muestran las tres rotaciones de la maqueta que se emplearon en los ensayos de entrenamiento en función de las posiciones de salida (B, C y D). Se muestran la posición del sujeto experimental, del laberinto y las claves periféricas de la maqueta. Las flechas indican las tres posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. La línea de círculos discontinua señala la posición de la meta.

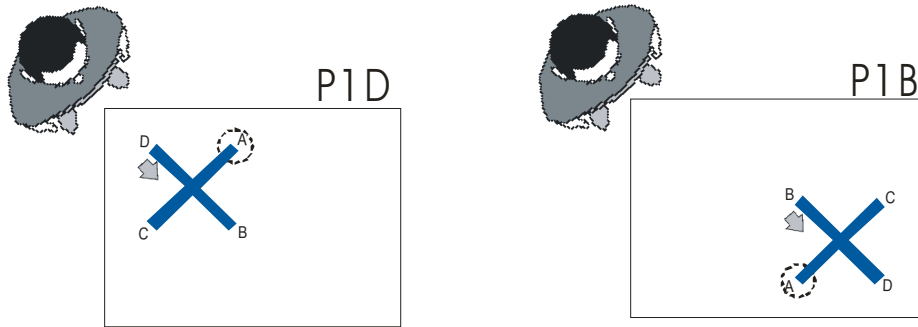
### Ensayos de prueba

Los ensayos de prueba fueron realizados para conocer las estrategias empleadas por los sujetos para resolver la tarea. Se realizaron 6 tipos de ensayos de prueba. En los ensayos de prueba el sujeto ocupaba la misma posición en la habitación que durante los ensayos de entrenamiento y la maqueta era rotada de tal forma que el sujeto viera la maqueta desde la posición de salida. Estos ensayos no eran reforzados por lo que no se permitía a los niños levantar el cubilete cuando alcanzaban el final del brazo elegido. Los ensayos de prueba concluían tras la primera elección. En los ensayos de prueba se registraba el porcentaje de elecciones en cada brazo.

Durante las sesiones postcriterio, se intercalaron pseudoaleatoriamente los ensayos de prueba entre los de entrenamiento. La frecuencia media de aparición de los ensayos de prueba era de un ensayo de prueba cada 5 ensayos de entrenamiento.

Ensayos de prueba tipo 1 (P1): Supresión de las claves de la maqueta. En estos ensayos se retiraron las claves de la maqueta. El laberinto

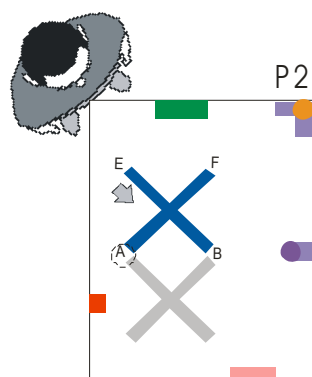
permanecía en la misma posición en la maqueta. Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 58).



**Figura 58.** Diagramas explicativos de los ensayos de prueba tipo 1. Se muestra la posición del sujeto y del laberinto. Las flechas indican las diferentes posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

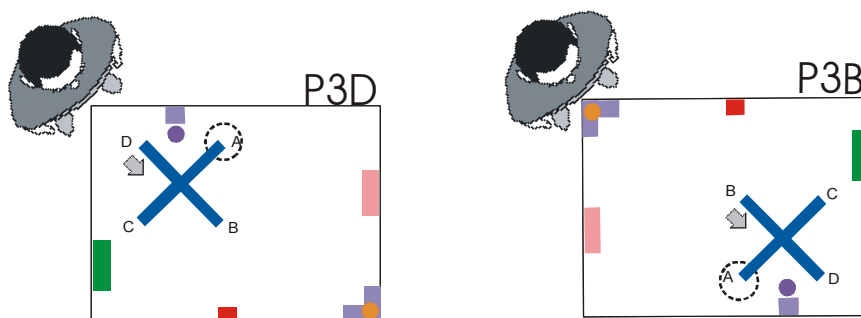
Ensayos de prueba tipo 2 (P2): Nueva posición de salida. En este ensayo de prueba el sujeto partía desde una posición de salida nueva (brazo E). Además esta nueva salida ofrecía al sujeto una nueva perspectiva de la maqueta en relación a los ensayos de entrenamiento. Este ensayo fue diseñado para estudiar si los niños resolvían la tarea usando estrategias de lugar y si eran capaces de encontrar la meta partiendo desde una posición distinta a las que habían utilizado durante el entrenamiento, empleando por tanto nuevas rutas hacia la meta. En este ensayo el laberinto era desplazado dentro de la maqueta de modo que el extremo final de uno de los brazos ocupara la misma posición en la que los niños habían obtenido la recompensa durante los ensayos de entrenamiento (lugar meta). Se realizaron 2 ensayos de prueba tipo 2 desde la salida E (Figura 59).





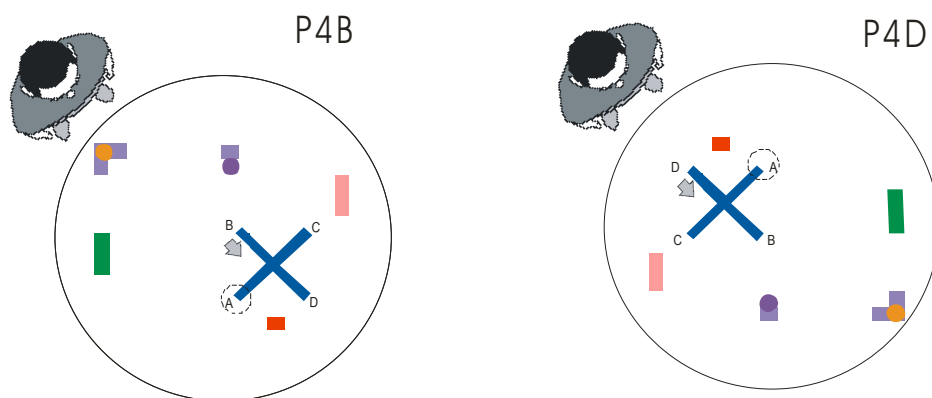
**Figura 59.** Diagrama explicativo del ensayo de prueba tipo 2. Se muestra la posición del sujeto, del laberinto y la distribución de las claves periféricas. La flecha indica la posición de salida. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento. El laberinto en color gris señala la posición que ocupaba durante el entrenamiento. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

Ensayos de prueba tipo 3 (P3): Desorganización de las claves de la maqueta. En estos ensayos las claves de la maqueta fueron cambiadas de posición de forma que se alteraba la configuración que formaban durante el entrenamiento. Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 60).



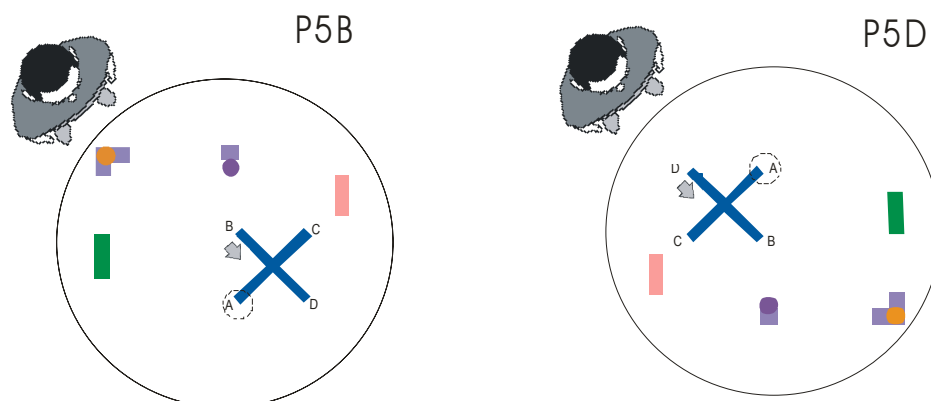
**Figura 60.** Diagrama explicativo de los ensayos de prueba tipo 3. Se muestra la posición del sujeto, del laberinto y la distribución de las claves periféricas. Las flechas indican las diferentes posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

Ensayos de prueba tipo 4 (P4): Sustitución del tablero rectangular por uno circular. En estos ensayos se eliminaba la información geométrica proporcionada por el tablero rectangular al reemplazar el tablero empleado en los ensayos de entrenamiento por otro circular. El laberinto radial y las claves mantenían las mismas relaciones espaciales sobre este nuevo tablero. Se realizaron dos ensayos de este tipo desde las posiciones de salida B y D (Figura 61).



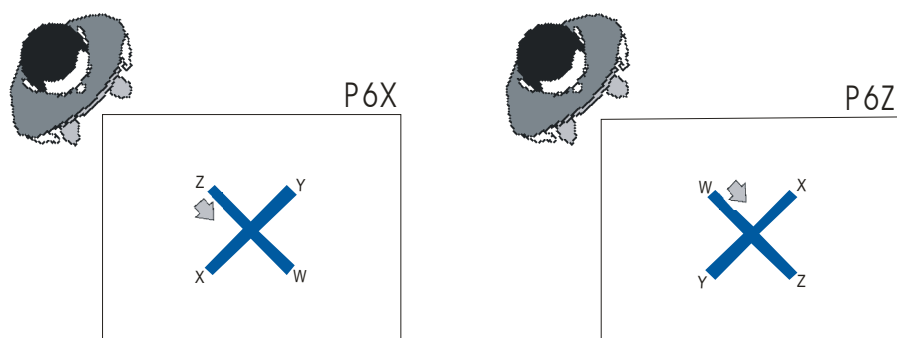
**Figura 61.** Diagrama explicativo de los ensayos de prueba tipo 4 en el que el tablero rectangular ha sido sustituido por uno circular.. Se muestra la posición del sujeto, del laberinto y la distribución de las claves periféricas. Las flechas indican las diferentes posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

Ensayo de prueba tipo 5 (P5): Sustitución del tablero rectangular por uno circular y supresión individual de cada una de las claves periféricas. En estos ensayos se sustituyó el tablero rectangular empleado en los ensayos de entrenamiento por otro circular y se retiraba una sola de las claves periféricas de la maqueta. Por tanto se realizaron 5 ensayos de prueba diferentes según la clave que era retirada (claves 1 a 5) utilizándose las posiciones de salida B y D para cada tipo de ensayo (Figura 62). El laberinto radial y el resto de claves mantenían la misma relación espacial en el nuevo tablero.



**Figura 62.** Diagrama explicativo de los ensayos de prueba tipo 5. Nótese que se muestra sólo el ensayo de prueba en el que se retira la clave 1. Se muestra la posición del sujeto, del laberinto y la distribución de las claves periféricas sobre la maqueta circular. Las flechas indican las diferentes posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto. El círculo con línea discontinua señala la posición que ocupaba la meta en los ensayos de entrenamiento.

Ensayo de prueba tipo 6 (P6): Desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves periféricas de la maqueta. En estos ensayos las claves periféricas de la maqueta fueron retiradas y el laberinto se desplazaba al centro del tablero (Figura 63). Se realizaron 2 ensayos de este tipo desde las posiciones de salida X y Z.



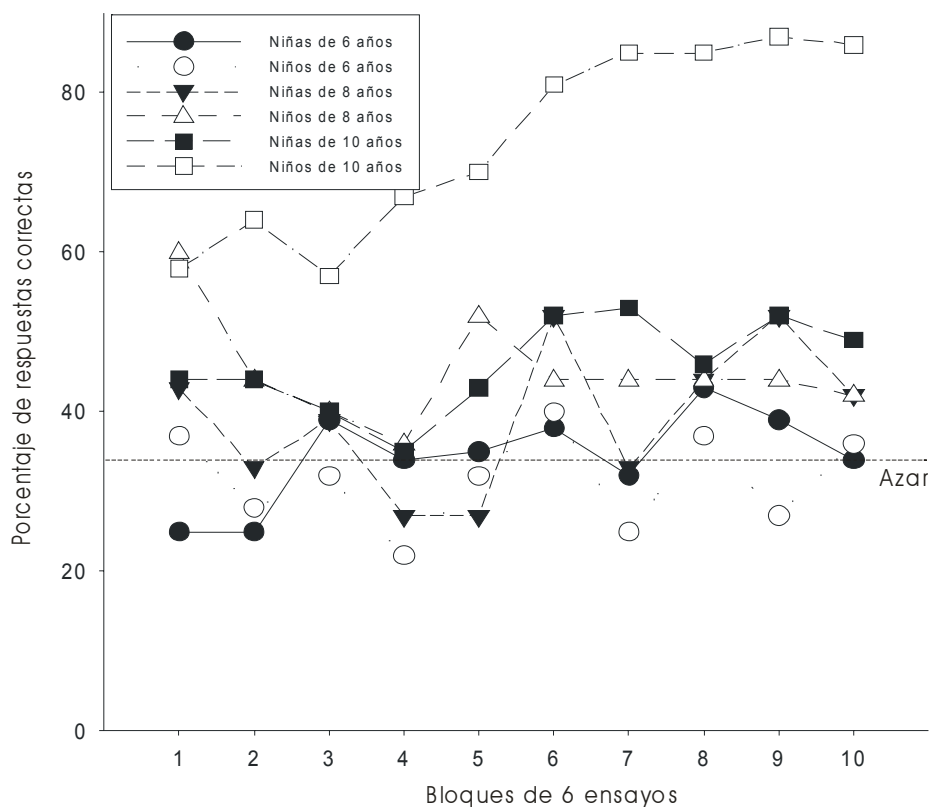
**Figura 63.** Diagrama explicativo de los ensayos de prueba tipo 6. Se muestra la posición del sujeto y del laberinto. Las flechas indican las diferentes posiciones de salida empleadas. Las letras identifican los diferentes brazos del laberinto.

## 2.4.2. Resultados

### **Entrenamiento**

No se encontraron diferencias significativas entre los ensayos en los que los sujetos partían de diferentes posiciones de salida, en ninguno de los grupos (todas las Wilcoxon,  $Z < -1.857$  todas las  $p > 0,063$ ), por lo que se presentan colapsados los datos de las diferentes posiciones de salida.

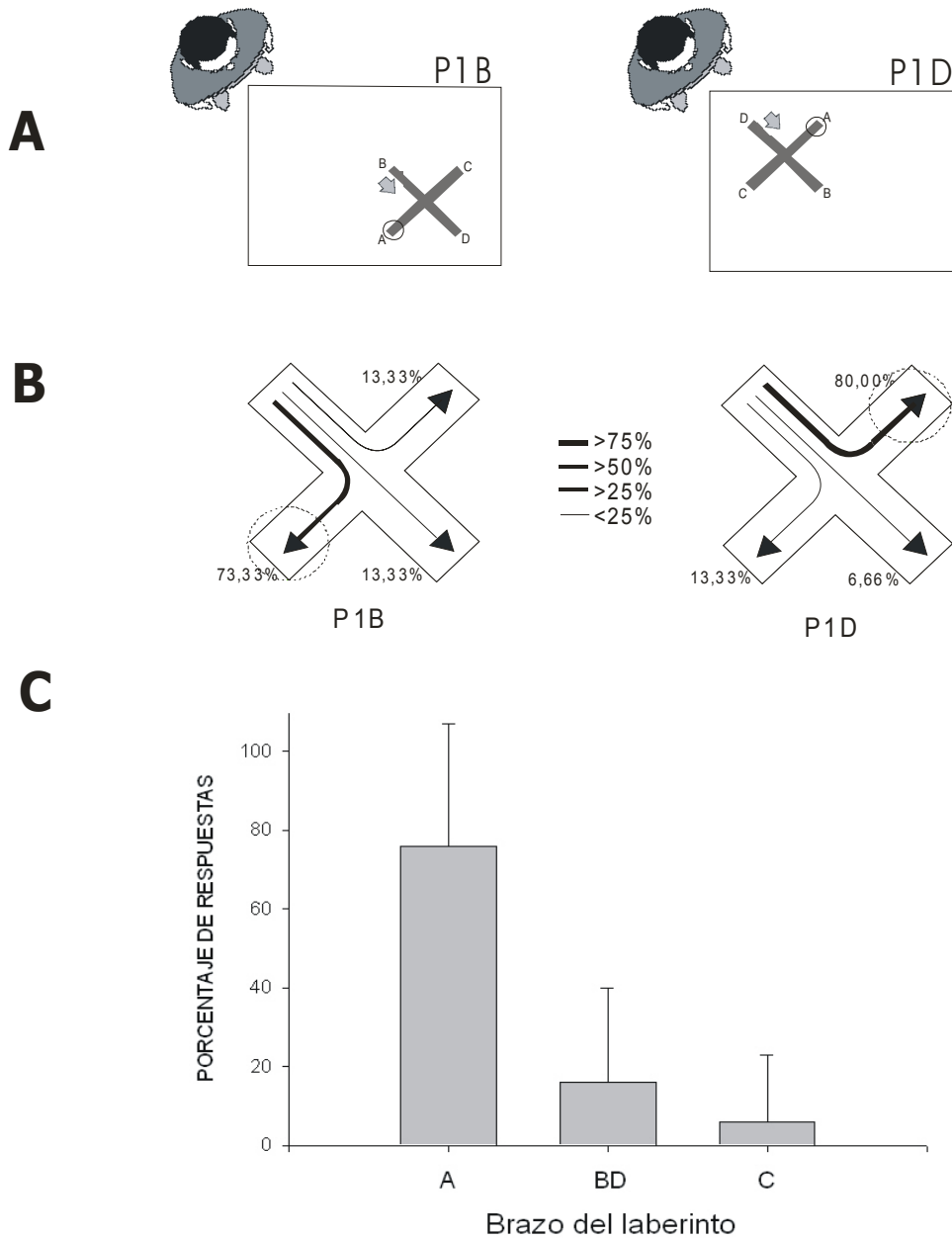
Los resultados de adquisición de la tarea mostraron importantes diferencias en función de la edad y el sexo. Ningún sujeto del grupo de 6 años logró alcanzar el criterio tras 60 ensayos de entrenamiento. En el grupo de 8 años sólo alcanzaron el criterio el 18% de los sujetos (2 niños y 1 niña) tras una media de 41 ensayos de entrenamiento. En el grupo de 10 años sólo superaron el criterio el 25 % de las niñas mientras que en el grupo de niños alcanzaron el criterio el 62% de los mismos. No se encontraron diferencias significativas en el número de ensayos hasta el criterio entre los niños (media=30,05 ensayos) y niñas (media=30 ensayos) de 10 años que aprendieron la tarea (Mann-Whitney,  $U=20.000$ ,  $P=0,400$ ). Desde el ensayo 19 y hasta el final del entrenamiento (bloques 4 a 10) los niños de 10 años obtuvieron un porcentaje de aciertos significativamente superior a todos los grupos de 6 y 8 años y al de las niñas de 10 años (Mann-Whitney  $U > 0,0001$ : todas las  $p < 0,001$  Figura 64). El grupo de niñas de 10 años obtuvo un porcentaje de aciertos significativamente superior a todos los grupos de 6 y 8 años en los últimos 30 ensayos (bloques 6 a 10) (Mann-Whitney  $U < 36,500$ ; todas las  $p < 0,009$ ). En cambio, no se obtuvieron diferencias significativas en el porcentaje de ensayos correctos a lo largo de todo el entrenamiento entre los grupos de 6 y 8 años (Kruskal-Wallis,  $\chi^2_{(2)}=1,950$ :  $p < 0,745$ ; Figura 64).



**Figura 64.** Porcentaje de respuestas correctas de los diferentes grupos a lo largo del entrenamiento (bloques de 6 ensayos).

### Ensayos de prueba

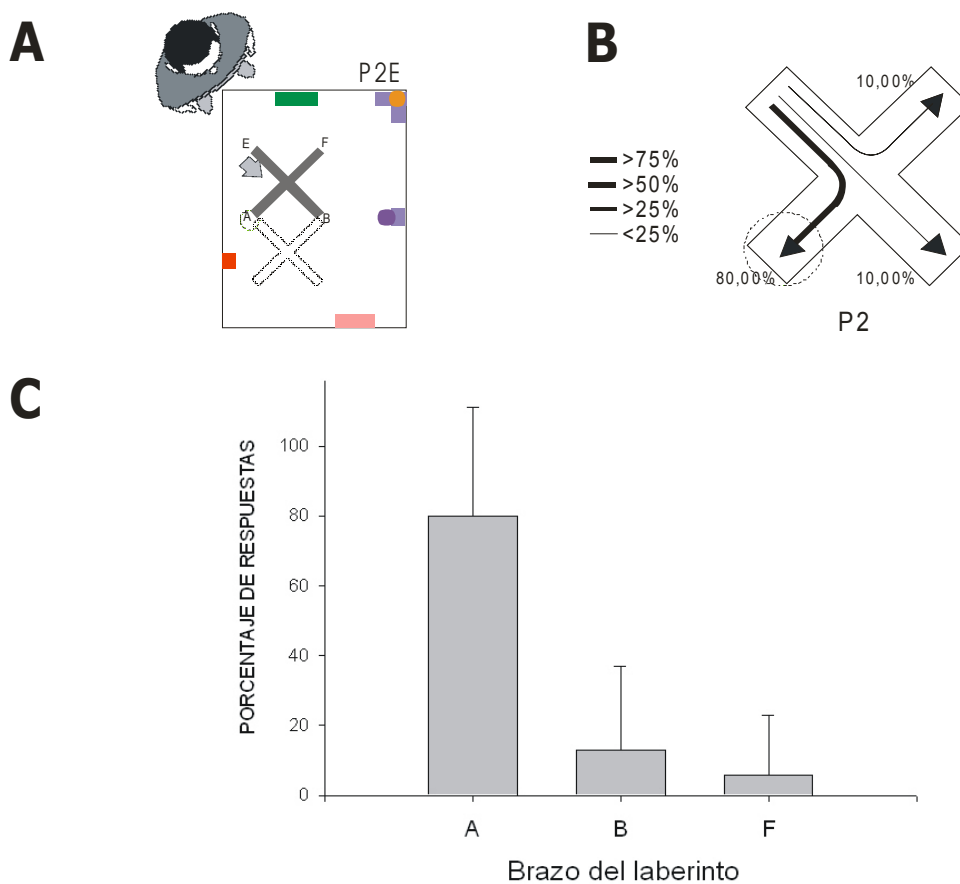
Los ensayos de prueba sólo se realizaron en los sujetos que alcanzaron el criterio de aprendizaje (una niña y dos niños de 8 años, 4 niñas de 10 años y 11 niños de 10 años). Aquí sólo comentamos los resultados obtenidos en los niños y niñas de 10 años, dado que el bajo número de sujetos que alcanzaron el criterio en el grupo de 8 años no permite hacer comparaciones estadísticas. Dado que no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de respuestas en cada brazo entre los niños y las niñas de 10 años en ninguno de los ensayos de prueba, los datos de ambos grupos se presentan colapsados (Mann-Withney,  $U=4,500$ ; todas las  $ps>0,120$ ).



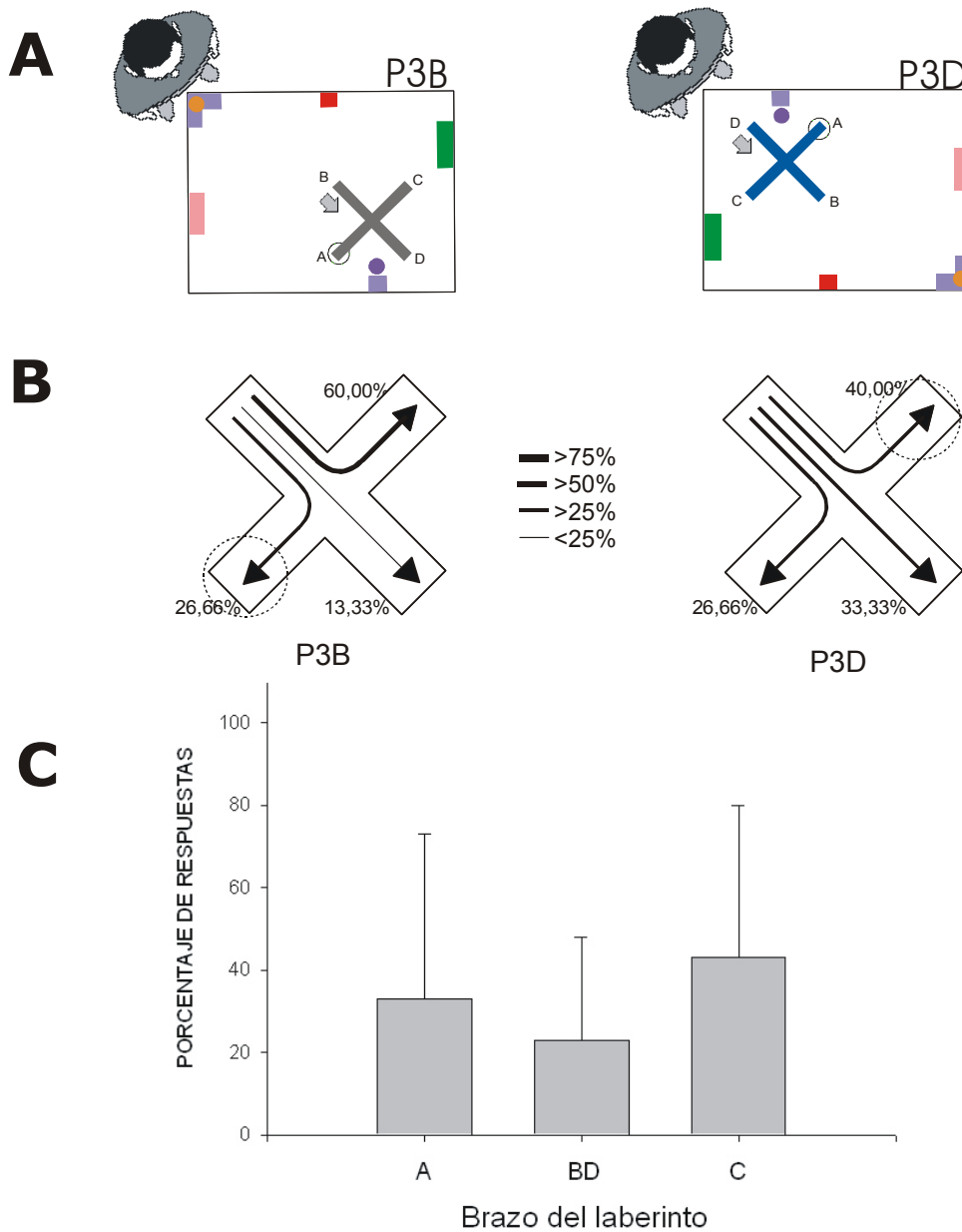
**Figura 65.** Ensayos de prueba P1. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba P1 desde las salidas B y D. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante los ensayos de prueba P1. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo en los ensayos de prueba (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).

Ensayos de prueba tipo P1 (P1): Supresión de las claves de la maqueta. Todos los sujetos de 10 años eligieron preferentemente el brazo que llevaba al lugar previamente reforzado frente a los otros dos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=15,600$ ;  $p=0,001$ ; Figura 65).

Ensayos de prueba tipo 2 (P2): Nueva posición de salida. En estos ensayos los sujetos eligieron significativamente el brazo que ocupaba el lugar meta durante el entrenamiento (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=14,800$ ;  $p<0,001$ ; Figura 66).



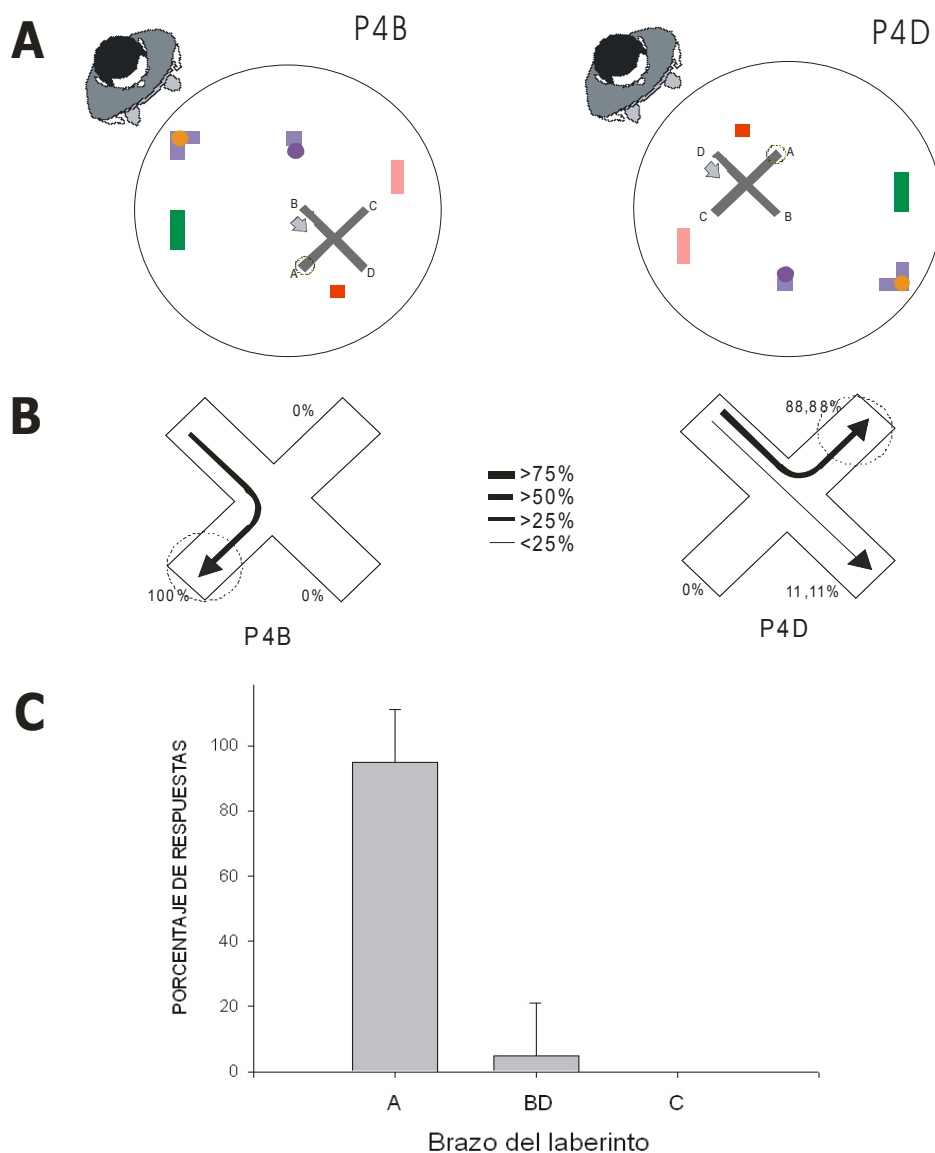
**Figura 66.** Ensayos de prueba P2. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba P2 desde la salida E. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante el ensayo de prueba tipo 2. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo.



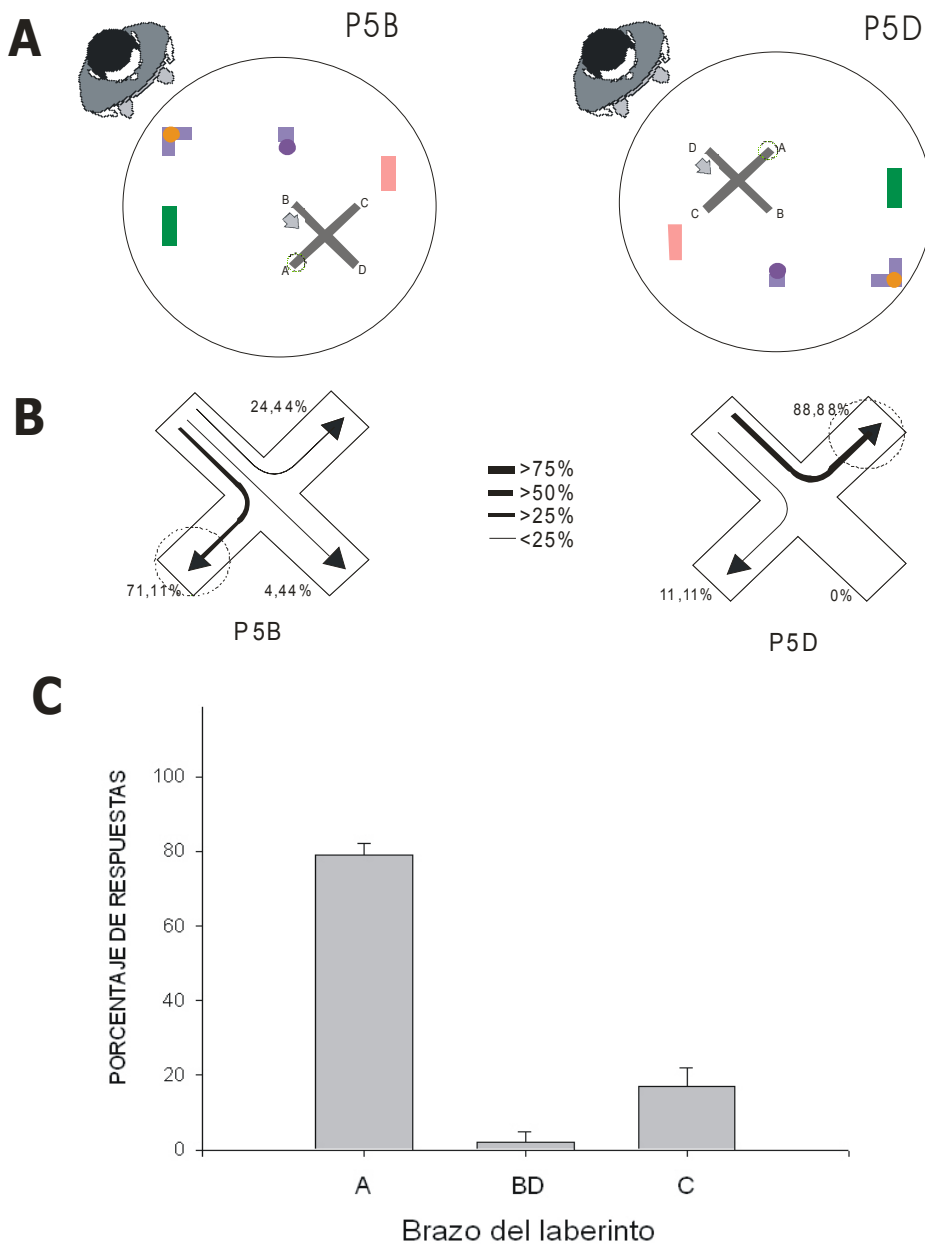
**Figura 67.** Ensayos de prueba P3. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba desde las salidas B y D. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante los ensayos de prueba P3. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo en los ensayos de prueba (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).



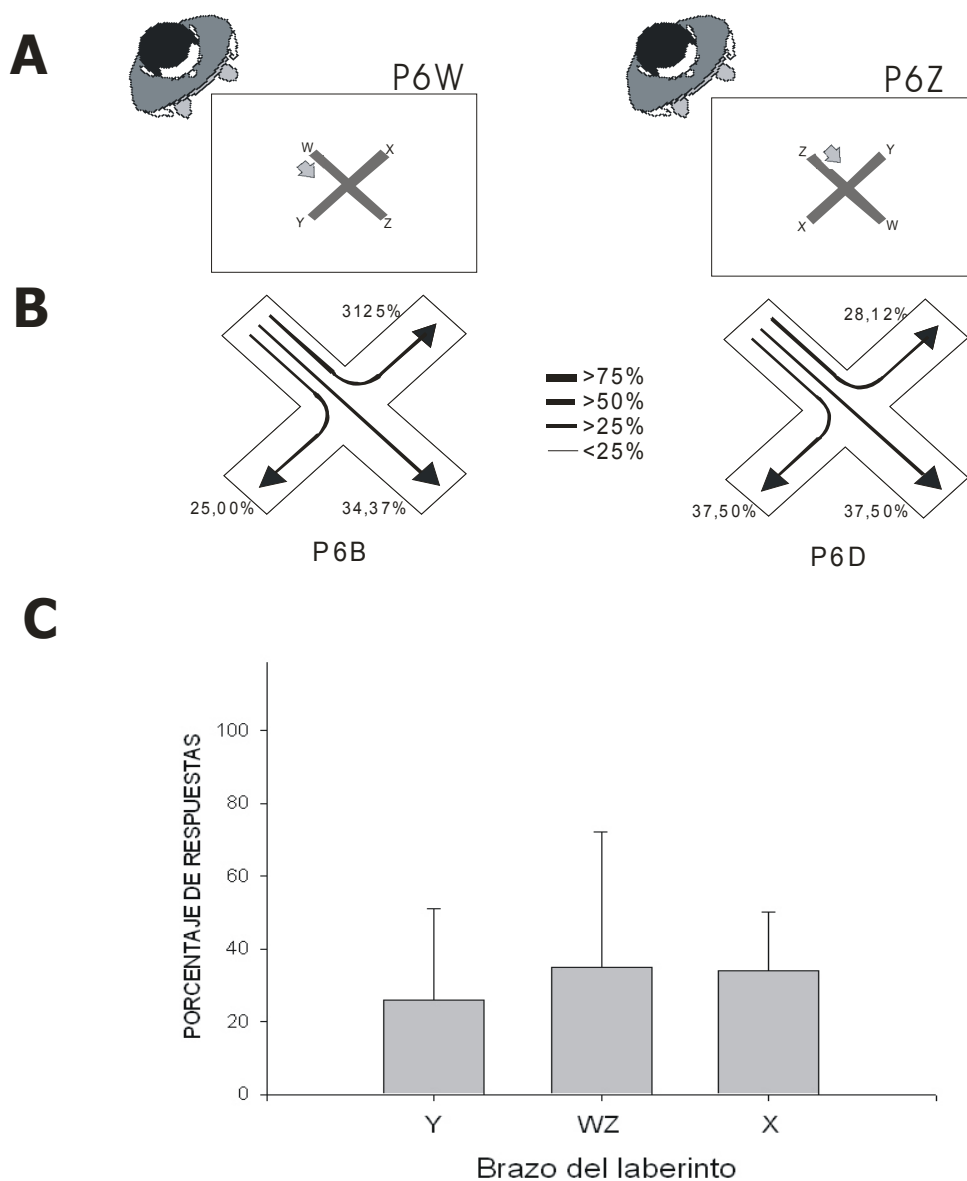
Ensayos de prueba tipo 3 (P3): Desorganización de las claves de la maqueta. Los niños y niñas de 10 años eligieron por igual los 3 brazos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=1,200$ :  $p=0,549$  Figura 67).



**Figura 68.** Ensayos de prueba P4. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba desde las salidas B y D. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante los ensayos de prueba P4. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo en los ensayos de prueba (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas).



**Figura 69.** Ensayos de prueba P5. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba desde las salidas B y D. Nótese que sólo se muestra el ensayo de prueba en el que se eliminó la clave 1. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante los ensayos de prueba P5. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. El círculo punteado marca la posición de la meta durante el entrenamiento. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo en los ensayos de prueba (las elecciones a los brazos B y D se presentan promediadas). En B y C se representan las puntuaciones promediadas de todos los ensayos de prueba en los que se retiraron individualmente cada una de las 5 claves.



**Figura 70.** Ensayos de prueba P6. **A.** Representación esquemática del ensayo de prueba desde las salidas X y Z. **B.** Representación esquemática de las respuestas elegidas durante los ensayos de prueba P6. Las flechas indican las trayectorias elegidas desde la posición de salida, los números y su grosor indican el porcentaje de elecciones de cada brazo. **C.** Porcentaje medio (+/-error tipo) de elecciones de cada brazo en los ensayos de prueba (las elecciones a los brazos X y Z se presentan promediadas).

Ensayo de prueba tipo 4 (P4): Sustitución del tablero rectangular por uno circular. Todos los sujetos eligieron preferentemente el brazo que

llevaba al lugar previamente reforzado frente a los otros dos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=16,222$ :  $p=0,001$ ; Figura 68).

Ensayo de prueba tipo 5 (P5): *Sustitución del tablero rectangular por uno circular y supresión individual de cada una de las claves periféricas.* No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de elecciones en cada uno de los brazos entre los ensayos en los que se retiraban las diferentes claves periféricas (claves 1 a 5) (Mann-Whitney,  $U>18$ ; todas las  $ps>0,165$ ;) por lo que los resultados de estos ensayos se presentan colapsados. En estos ensayos, todos los sujetos eligieron preferentemente el brazo que llevaba al lugar previamente reforzado frente a los otros dos (Friedman,  $\chi^2_{(2)}>15,000$ :  $p<0,035$ ; Figura 69).

Ensayo de prueba tipo 6 (P6): *Desplazamiento del laberinto al centro de la maqueta y supresión de las claves periféricas de la maqueta.* No se encontraron diferencias significativas entre los 3 brazos en los niños y niñas de 10 años (Friedman,  $\chi^2_{(2)}=4,00$   $p=0,215$ ; niños; Figura 70).

### **3. DISCUSIÓN**

El presente estudio fue diseñado para investigar las habilidades de navegación espacial de los niños. Para ello realizamos cuatro experimentos con sujetos de entre dos y diez años utilizando laberintos de gran tamaño que permitían a los niños desplazarse y navegar a través de ellos y otros a pequeña escala que sólo podían ser manipulados. En los distintos experimentos realizamos diferentes manipulaciones de las claves y de toda la situación experimental para estudiar cuales eran las estrategias o sistemas de orientación que utilizaban los niños para resolver cada tarea y a qué edad comenzaban a emplearlas de manera efectiva.

#### **3.1. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN ESPACIAL EN ENTORNOS NAVEGABLES**

Los entornos de tamaño real permiten a los sujetos navegar y desplazarse a través del espacio. Este espacio puede abarcar un gran tamaño o estar reproducido a escala, pero siempre cumple con la característica de permitir el desplazamiento a través de él. En los experimentos 1 y 2 hemos utilizado este tipo de entornos. En el experimento 1 dispusimos un laberinto radial de cuatro brazos en una habitación con abundantes claves distales en el que la meta ocupaba siempre un mismo lugar en la habitación y además estaba marcada por una clave guía, de modo que los niños de 2 y 3 años podían resolver la tarea utilizando tanto estrategias de lugar como de guía. En el experimento 2 empleamos un laberinto circular dispuesto en el centro de un recinto experimental cerrado con forma rectangular situado en una habitación de gran tamaño y entrenamos a niños de 3 y 6 años en dos condiciones distintas una en la que se les desorientaba antes de entrar en el

recinto experimental y otra en la que no se les desorientaba. Para todos los grupos la meta estaba situada en un lugar constante en relación a cuatro claves situadas en las esquinas del recinto experimental y además el cuadrante del laberinto que contenía la meta estaba directamente marcado por una clave guía, por lo que los sujetos podían resolver la tarea utilizando estrategias de lugar y de guía.

### **Capacidades de navegación en los niños de 2 y 3 años**

Los niños de 2 y 3 años aprenden rápidamente a encontrar la meta en un laberinto de 4 brazos en un procedimiento mixto lugar-guía, mostrando así unas buenas competencias de navegación espacial. Las estrategias empleadas por los niños de estas edades son tanto el uso de una clave guía que marca directamente el objeto escondido como el empleo de estrategias aloécnicas. Además, ambas estrategias se usan indistintamente en ambos grupos de edad como se observa en el ensayo de prueba en el que se ponen en conflicto, ya que se disocia el brazo marcado por la guía del que ocupaba el lugar meta (ensayos P2). En ausencia de la guía (ensayo P1), los niños de estas edades son capaces de localizar con precisión la meta. Esto sugiere que los niños de tan solo 2 años son capaces de hacer auténticas respuestas de lugar, probablemente basadas en la constelación de claves distales de la habitación (ya que en este entorno existe poca información geométrica ya que se trata de una habitación prácticamente cuadrada). Asimismo, los niños son capaces de emplear nuevas rutas para dirigirse al lugar meta cuando el laberinto se desplaza en la habitación y parten desde posiciones de salida novedosas (ensayos P3). Estos resultados son relevantes e indican que los niños de solo 2 años de edad son capaces de aplicar su conocimiento del espacio experimental y de la configuración de claves distales para realizar

inferencias espaciales, tal como predice la teoría de los mapas cognitivos (Nadel, 1991; O'Keefe y Nadel, 1978).

En el laberinto circular los niños de 3 años son capaces de aprender la tarea sólo cuando no están desorientados. Los ensayos de prueba ponen de manifiesto que los niños de esta edad para encontrar la meta usan estrategias centradas en el marco de referencia proporcionado por la habitación exterior o la información procedente de las claves de su propio desplazamiento y no por la información espacial del recinto experimental que contiene el laberinto. Así, los niños de 3 años sólo son capaces de encontrar la meta cuando no están desorientados con respecto a la habitación exterior (ensayos de prueba P1 y P2) y fallan cuando están desorientados aún cuando disponen de la guía proximal (ensayo de prueba P3). Este hecho permite explicar por qué los niños de 3 años que son desorientados antes de cada ensayo no aprenden a resolver la tarea.

Los resultados de los experimentos 1 y 2 muestran que los niños de 2 y 3 años son capaces de utilizar estrategias de lugar y de guía para navegar por el espacio en entornos locomotores, empleando unas estrategias u otras según los requerimientos de la tarea. En ambos experimentos se pone de manifiesto que los niños desde los 2 años son capaces de usar estrategias centradas en la información proporcionada por la habitación experimental para orientarse. En ambos experimentos la habitación experimental es un aula de la escuela con la que los niños están familiarizados y por tanto se trata de un entorno natural para ellos. En el experimento 1 los niños son capaces de encontrar la meta en ausencia de la guía (ensayo P1). Esto sugiere que los niños resuelven la tarea usando la información de la habitación experimental. En el experimento 2 comprobamos que los niños de 3 años sólo aprenden cuando están orientados. Este resultado podría explicarse de dos maneras: los niños necesitan el marco de referencia de la habitación o la información de claves de su desplazamiento para orientarse (Etienne y Jeffery, 2004; Lackner y DiZio, 2005). Ambas fuentes de

información se pierden tras un procedimiento de desorientación. Aunque con los ensayos de prueba que se han realizado no podemos concluir qué características de la habitación experimental son importantes para resolver la tarea por los niños de 2 y 3 años, podemos hipotetizar que muy probablemente son las claves distales de la habitación, ya que en el experimento 1 no hay claves geométricas al tratarse de una habitación prácticamente cuadrada.

Este resultado que muestra que los niños de 2 y 3 años son capaces de emplear estrategias aloécnicas es consistente con trabajos previos que sugieren que el aprendizaje de lugar empieza a ser evidente a finales del segundo año de vida. Por ejemplo, se ha mostrado que los niños con más de 22 meses son capaces de definir con precisión su localización usando claves externas cuando están disponibles (Newcombe, 1998). En este mismo sentido Sluzenski (2004), sugirió que los niños con más de 22 meses de edad pueden usar las relaciones entre las claves circundantes para orientarse. Los resultados de este trabajo son consistentes con trabajos previos y sugieren que a partir de los dos años se produce una transición hacia el aprendizaje espacial basado en el uso de las relaciones entre las claves distales (Acredolo, 1978; Acredolo y Evans, 1980; Bushnell, McKenzie, Lawrence y Connell, 1995; DeLoache y Brown, 1983; Mangan y cols, 1994). Asimismo, Foreman y colaboradores (1984) también observaron que los niños de 2 y 3 años eran capaces de emplear soluciones relacionales en un laberinto radial pequeño con ocho lugares-meta. Además, diversos hallazgos anatómicos muestran que el hipocampo y estructuras adyacentes del lóbulo temporal relacionadas con los aprendizajes aloécnicos (Burgess y cols, 2002; Eichenbaum, 2000) alcanzan su nivel más alto de crecimiento precisamente alrededor de los 2 y 3 años (Mrzljak y cols. 1990; Sowell y cols. 1999).

Sin embargo, estos resultados entran en contradicción con los trabajos de Overman y colaboradores (1996) que sostienen que la capacidad de



resolver una tarea espacial empleando estrategias allocéntricas no aparece hasta los 7 o los 10 años. Esta discrepancia con nuestros resultados puede deberse a diferencias en el procedimiento experimental dado que este autor estudia la ejecución de los niños en un laberinto radial mediante un procedimiento de elección libre y forzada.

En cuanto al uso de estrategias allocéntricas centradas en el recinto experimental cerrado en el que se encuentra el laberinto (en el experimento 2) parece que los niños de 3 años son incapaces de emplearlas. De hecho, los niños de 3 años del grupo desorientado no son capaces de aprender a localizar la meta cuando la única información disponible procede del recinto experimental en el que se encuentra el laberinto. Por tanto parece que la tarea del experimento 2 presenta mayor dificultad que la tarea del experimento 1 (aunque en el experimento 1 los niños también estuvieran desorientados). Dado que en el experimento 1 los niños de tan solo 2 años son capaces de usar las claves distales de la habitación experimental para orientarse, podemos pensar que el hecho de que no usen las claves del recinto experimental en el experimento 2 podría estar provocado por tratarse de un entorno artificial, un espacio pequeño o porque las claves de este entorno se perciban como poco estables (Learmonth y cols, 2001).

En cuanto al uso de la guía en los niños de 2 y 3 años hemos encontrado resultados contradictorios en los experimentos 1 y 2. Los resultados del experimento 1 muestran que los niños de 2 y 3 años realizan aprendizajes de guía de acuerdo con la afirmación de numerosos autores como por ejemplo Overman y colaboradores (1996), que encontraron que los niños menores de 5 años son capaces de emplear estrategias basadas en una clave proximal. Sin embargo, en el experimento 2 los resultados mostraron que los niños de 3 años no utilizan la información de la guía que señalaba el cuadrante del laberinto que contenía la meta. Aunque este resultado podría ser consistente con los resultados de Hermer y Spelke (1994) que afirman que los niños de 2 años no son capaces de usar una guía para reorientarse en un entorno

rectangular parece más parsimoniosa otra explicación que sea acorde a los resultados del experimento 1. Una posible explicación podría ser que el empleo de la guía dependa del tamaño del entorno y de la naturaleza de la clave guía. Esto es consistente con los resultados de los experimentos de Learmonth y colaboradores (2001) que encontraron que los niños desorientados con menos de 2 años cuando son entrenados en entornos rectangulares con un tamaño que cuadriplica el aparato empleado por Hermer y Spelke (1994) usan tanto las claves como la información geométrica del recinto para localizar una meta y que además pueden integrar los dos tipos de información cuando es necesario. También Garrad-Cole y colaboradores (2001) encontraron que los niños de 18 a 24 meses son capaces de reorientarse usando la información de una clave proximal para encontrar un objeto escondido en una de cuatro cajas situadas formando un rectángulo dentro de un recinto circular. Hupbach y Nadel (2005), también concluyeron que los niños de cuatro años eran capaces de utilizar una clave (una pared de un determinado color) para orientarse en un entorno romboideo y además podían combinar esta información con la geometría del entorno para mejorar su ejecución.

Como hemos comentado la discrepancia de nuestros resultados con los de Hermer y Spelke (1994, 1996) se puede deber a varios factores como por ejemplo el tamaño del entorno y la estabilidad de las claves (Learmonth y cols, 2001).

En cuanto a la estabilidad de las claves, diversos experimentos en roedores sostienen que la estabilidad es un prerrequisito para que una clave sea utilizada para representar la posición de una meta y que la asociación entre una clave movable y un objeto escondido no sirve para que la clave ayude a encontrar el objeto (Biegler y Morris, 1993; 1996). En este sentido, Gallistel (1990) considera que los animales han desarrollado a lo largo de la filogenia la preferencia por claves espaciales muy sólidas, duraderas y estables, tales como la forma del ambiente (sobre todo la información

geométrica) y otros hitos como árboles, ríos, montañas, etc., que no suelen desaparecer o modificarse. Esto favorece el uso de la geometría y la no utilización para orientarse de elementos cambiantes y poco fiables.

En cuanto al tamaño de la habitación experimental, Learmonth y colaboradores (2002) plantean que los resultados de Hermer y Spelke (1996) se deben al reducido tamaño del entorno y sugieren que la habilidad para emplear claves proximales es frágil en los niños menores de 6 años y depende de características del ambiente experimental, tales como el tamaño de la habitación. Varios autores encuentran que los niños menores de 5 años pueden usar claves para reorientarse si el espacio es de gran tamaño pero no si es pequeño mientras que los niños mayores de 6 años pueden utilizarlas en espacios grandes y pequeños (Hermer y Spelke, 1994, 1996; Thinus-Blanc y Gouteux, 2000) aunque aun no exista una explicación clara del motivo por el que ocurre este fenómeno.

Por otra parte, un estudio reciente de Smith y colaboradores (2008) propone que la conducta espacial es modulada por la naturaleza de las claves y que es más probable que los niños de 3 años utilicen claves distales cuando están distribuidas en una configuración espaciosa y sean muy distintivas, mientras que tienen más dificultades para utilizar las claves del ambiente cuando éstas se sitúan demasiado cerca de ellos. Estos autores también proponen que la utilización de claves depende de su posición y estabilidad con preferencia por los objetos más distales al observador y más estables en su posición. En este mismo sentido Chiandetti y colaboradores (2007), sugieren también que la escala del ambiente y el tamaño y posición de los objetos que allí se encuentran pueden afectar a la preferencia por unas claves sobre otras.

En resumen, los resultados de este trabajo indican que los niños de 2 y 3 años son capaces de utilizar estrategias de lugar y de guía para navegar por el espacio y pueden orientarse tanto mediante claves únicas intra y extralaberinto, como por conjuntos de claves ampliamente distribuidas e

integradas en una única representación a modo de mapa cognitivo del entorno o mediante las propiedades geométricas del ambiente.

Estos datos contradicen la hipótesis de que los niños pequeños se orientan mediante un único sistema consistente en un módulo geométrico impenetrable a cualquier otro tipo de información, que sería el único sistema de navegación espacial utilizado por los niños preescolares como proponen Hermer y Spelke (1996). Nuestros resultados indican que los niños pueden combinar distintos sistemas de orientación espacial para mejorar su ejecución, de modo que su eficacia aumentará en los casos en que varios sistemas distintos cooperan a la hora de señalar al mismo lugar como meta. Las habilidades de reorientación de los niños de 2 y 3 años son variadas y flexibles y la utilización de unos sistemas u otros depende de diversos factores, tales como las propiedades de las claves (tamaño, saliencia, estabilidad), el tamaño del espacio en el que se produce la conducta, el proceso de desorientación o el mantenimiento del marco de referencia exterior.

Según Piaget (1948) sólo los niños de más de 9 o 10 años son capaces de integrar claves complejas y diferentes perspectivas para encontrar una solución relacional, tal como ocurre en su famosa tarea de las tres montañas, pero como hemos visto anteriormente, los niños de 2 y 3 años han adquirido estas capacidades y las aplican con facilidad. Tal vez las afirmaciones de Piaget puedan aplicarse en otras tareas, como las que requieren pensamiento abstracto, pero no se aplican a la navegación espacial.

### **Capacidades de navegación en los niños de 6 años**

Los resultados obtenidos en este trabajo en entornos de tamaño real muestran que los niños de 6 años ya son capaces de aprender a encontrar un

objeto escondido en el laberinto circular situado en el centro de un recinto rectangular que dispone además de varias claves periféricas, tanto cuando están desorientados como cuando no lo están (experimento 2). Este hallazgo supone un cambio importante con respecto al resultado obtenido con los niños de 3 años usando este mismo procedimiento que mostraba que los niños pequeños sólo eran capaces de encontrar el objeto cuando no habían sido desorientados.

Las estrategias empleadas por los niños de 6 años para resolver esta tarea son múltiples y se basan en el uso de una clave intralaberinto que marca directamente el objeto escondido, las claves geométricas del recinto experimental y el marco ofrecido por la habitación experimental exterior. Los ensayos de prueba ponen de manifiesto que los niños de 6 años para encontrar la meta usan estrategias centradas en la habitación experimental o la información procedente de su propio desplazamiento. Así, si comparamos los resultados del ensayo de prueba del experimento 2 en el que no está presente la guía (ensayo P1) en los niños desorientados y los no desorientados vemos que los niños de 6 años sólo son capaces de encontrar la meta cuando no están desorientados con respecto a la habitación exterior. Asimismo, los niños del grupo entrenado sin desorientar cuando son desorientados y además no disponen de la guía (ensayo P4), son incapaces de localizar la meta. Como vimos, esta estrategia de orientación basada en el marco de referencia proporcionado por la habitación exterior ya estaba presente en los niños de 3 años.

Sin embargo, el empleo de este procedimiento experimental ha puesto de manifiesto un cambio en el uso de estrategias entre los niños de 3 y 6 años. Así, a diferencia de los niños de 3 años, los niños de 6 años son capaces de usar la guía intralaberinto que marca directamente el cuadrante que contiene la meta, incluso cuando están desorientados. Esto explica que los niños de 6 años, a diferencia de los de 3 años, aprendan a resolver la tarea cuando son desorientados antes de cada ensayo. Además, los

resultados han mostrado que en el ensayo de prueba en que la única clave que está presente es la guía (ensayo P2) los niños de 6 años desorientados sí son capaces de localizar la meta.

Como ya hemos comentado, los niños de 3 años en el experimento 2 no usaban la guía probablemente porque la percibían como inestable o debido al tamaño reducido del recinto experimental. Sin embargo, en los niños de 6 años encontramos un cambio en el empleo de esta misma clave en el mismo recinto experimental.

Por otra parte, cuando no está presente la guía y los niños son desorientados y pierden por tanto la información de la habitación exterior, los niños de 6 años dirigen la mayor parte de sus respuestas a los cuadrantes 1 y 4 (cuadrantes correcto y geoméricamente equivalente, respectivamente). Este resultado sugiere el uso de la geometría de las paredes del recinto experimental para localizar la meta (Cheng, 1986; Cheng y Newcombe, 2005). El hecho de que en este entorno experimental el uso de la geometría no aparezca hasta una edad superior (6 años) a la encontrada por otros autores, podría deberse a que en los experimentos clásicos la meta es una esquina del recinto y tanto las claves como la geometría sirven para determinar tanto una dirección de búsqueda como la localización exacta de la meta (Hermer y Spelke 1994, 1996; Learmonth y cols, 2001). En cambio, nuestra situación experimental es considerablemente diferente ya que el laberinto circular junto con la clave guía se sitúan en el centro del recinto y permiten la localización exacta, mientras que las claves periféricas y la geometría aportan la información sobre la dirección de búsqueda (Cheng y Newcombe, 2005).

Por tanto, los resultados del experimento 2 muestran un cambio importante en los niños de 6 años hacia el empleo de estrategias centradas en la información proporcionada por el recinto experimental que contiene el laberinto. Los niños de esta edad ya son capaces de usar la guía y la geometría del recinto experimental a diferencia de los niños de 3 años.

Como hemos comentado, varios autores encuentran que los niños menores de 5 años pueden usar las claves discretas en la reorientación si el espacio es de gran tamaño, pero no si es pequeño, mientras que los mayores de 6 años pueden utilizarlas en espacios grandes y pequeños (Hermer y Spelke, 1994, 1996; Thinus-Blanc y Gouteux, 2000). Sin embargo, en nuestro experimento, los niños de 6 años siguen sin usar la configuración de las claves que circundan al laberinto para resolver la tarea. En este sentido conviene tener en cuenta también que en nuestro experimento las relaciones entre las claves del recinto con la meta son mucho más indirectas que en los experimentos realizados hasta la fecha, por lo que se podría suponer que nuestra tarea es más compleja que la de los experimentos clásicos en los que la meta se encuentra es una de las cuatro claves situadas en las esquinas de un recinto rectangular. Probablemente, en nuestro experimento las claves son consideradas por los niños como poco fiables y no las toman en consideración para la localización de la meta. Por un lado, algunos de los objetos (muñeco perchero, florero) son fáciles de desplazar y probablemente los niños no los consideren como hitos espaciales. Tengamos en cuenta además que, en la vida diaria, las personas suelen cambiar la ubicación de los objetos con más o menos frecuencia por lo que resulta natural que los niños no los consideren estables. En cambio, la información proporcionada por la habitación exterior resultaba más fiable y era utilizada con éxito por los niños de 3 y 6 años cuando estaba disponible (es decir, cuando no eran desorientados antes de entrar en el recinto experimental). En este sentido, podemos concluir que, aunque en condiciones propicias los niños pueden usar la configuración de las claves distales que rodean el laberinto (como comprobamos en el experimento 1), solo lo harán cuando estas sean percibidas lo suficientemente sólidas y fiables o cuando el entorno sea grande (como ocurre en el experimento 1). Por tanto, aunque tengan la capacidad para utilizar diferentes estrategias de navegación, en situaciones

reales los niños emplearán unas u otras estrategias de acuerdo con los requerimientos de la tarea y las características de las claves.

Nuestros resultados muestran que la capacidad para la navegación espacial mejora a lo largo del desarrollo ontogenético, de modo que aunque los niños pequeños ya puedan utilizar distintas estrategias, es necesario que maduren para que sean capaces de desplegarlas en situaciones más complejas. Además, estos resultados muestran que el empleo de unas u otras claves para la navegación no depende solo del desarrollo ontogenético de los sujetos, sino también de características de la situación experimental, tales como el tamaño del espacio de navegación, la estabilidad y fiabilidad de las claves, la posibilidad de establecer relaciones entre esas claves y el marco de referencia externo, etc. En definitiva, la utilización de diferentes claves espaciales está relacionada con las características del ambiente y las habilidades espaciales no están sólo presentes o ausentes, sino que éstas son más o menos aplicables en un contexto dado y van perfeccionándose a lo largo del desarrollo.

### **3.2. ESTRATEGIAS DE ORIENTACIÓN ESPACIAL EN UN ENTORNO A PEQUEÑA ESCALA**

En el apartado anterior hemos tratado la ejecución de los niños en tareas de navegación espacial en entornos de tamaño real, en los que mediante múltiples ensayos de prueba manipulamos las claves y otras fuentes de información para conocer las estrategias que emplean los niños para resolverlas. A continuación analizaremos los resultados obtenidos en una tarea espacial en una situación experimental de pequeña escala (una maqueta) en la que no es posible la inmersión de los sujetos para desplazarse a través de ella, por lo que los sujetos deben trabajar en el



espacio manipulativo en lugar de hacerlo en el espacio locomotor. Aunque los aparatos experimentales utilizados en el estudio de la orientación en del espacio inmediato peripersonal sean aparentemente análogos a los de los experimentos en tamaño real, la experiencia de aprendizaje espacial es muy diferente. Aquí la tarea se realiza en el espacio cercano y la actividad consiste en observarlo y manipularlo en lugar de navegar por él. Numerosos autores consideran que a pesar de las diferencias que este tipo de tarea presentan respecto a las de tamaño real, los sujetos pueden utilizar el mismo tipo de información espacial que el que se emplea en las tareas de navegación a gran escala y por lo tanto los sistemas y estrategias de orientación serían equivalentes (Wang y Spelke, 2002; Wang y cols, 1999; Gouteux y cols, 2001; Nardini y cols 2006; Cheng y Newcombe, 2005).

**Estrategias de orientación espacial en una situación de consistencia del marco de referencia del entorno a pequeña escala con el proporcionado por la habitación experimental y el propio sujeto**

En el experimento 3, en el que la maqueta que contenía el laberinto permanecía en una localización constante respecto a la habitación experimental y por tanto había consistencia entre ambos marcos de referencia y, además, el lugar meta estaba directamente marcado por una guía (procedimiento mixto lugar-guía), los niños de 6 y 10 años aprendieron con rapidez a resolver la tarea y no se encontraron diferencias en el nivel de aprendizaje ni en función del sexo ni de la edad.

La estrategia preferida por los niños de 6 años para orientarse en esta situación experimental consiste en la utilización de la clave guía que marca directamente la meta. En el ensayo de prueba en el que se ponen en conflicto las estrategias de lugar y de guía, al disociar el brazo marcado por la guía del brazo que ocupa el lugar meta (ensayo P2), los niños de esta edad eligen preferentemente el brazo que contiene la guía. Diferentes estudios sugieren que los niños de 6 años pueden usar una clave directa para

encontrar un objeto en un entorno manipulativo (Blades 1991; Gibson 2001; Gouteux y cols, 2001) y su ejecución no difiere de la de los adultos.

Sin embargo, nuestros resultados han puesto de manifiesto que cuando la guía no está presente los niños de 6 años pueden usar también estrategias basadas en otro tipo de información para resolver esta tarea. En ausencia de la clave guía los niños no parecen utilizar las claves de la maqueta que rodean la laberinto, ya que la ejecución de los niños de estas edades no se ve afectada ni por la eliminación parcial o total de las claves (ensayos P3 y P4), ni por la desorganización de la configuración formada por las mismas (ensayo P5). Además, los niños de 6 años, en ausencia de la clave guía, no eligen un lugar concreto de la maqueta definido por la geometría de sus bordes ya que, aunque en los ensayos en los que no hay claves en la maqueta parecen elegir el brazo meta (ensayos P3 y P9), cuando el laberinto se desplaza pero uno de lo brazos coincide con el lugar meta del entrenamiento (ensayo P6) y cuando la maqueta se rota 180° (ensayo P7) los sujetos eligen preferentemente en ambos casos el brazo situado más al este en vez de un lugar concreto de la maqueta. Además, en ausencia de la clave guía los niños de 6 años tampoco resuelven la tarea empleando una estrategia egocéntrica ya que en los ensayos en los que el sujeto cambia de posición en relación a la maqueta (ensayos P8, P9 y P10) los niños siguen eligiendo el brazo situado más al este. Esta dirección constante de elección en ausencia de la clave guía parece estar definida por el marco de referencia aportado por la habitación experimental. De hecho, cuando el laberinto está desplazado en la maqueta y la posición de salida es el brazo que está en dirección este (ensayo P6) los niños de 6 años eligen al azar entre los tres brazos disponibles. Por tanto, resulta evidente que en ausencia de la clave guía los niños de 6 años utilizan la información de las claves o de la geometría de la habitación experimental para determinar la dirección de localización de la meta.

En este experimento se realizaron también algunos ensayos de prueba en ausencia de la clave guía y sin el marco de referencia de la habitación experimental que sugieren el empleo por los niños de 6 años de estrategias egocéntricas centradas en el sujeto para resolver esta tarea. Así, en los ensayos de prueba que se realizan en una nueva habitación (diferente a la del entrenamiento, ensayos P11, P12 y P13), los niños eligen sistemáticamente el brazo más próximo situado a su izquierda, independientemente de la posición del sujeto en relación a la maqueta (ensayos P11 y P12) e incluso de la posición del laberinto en la maqueta (P13). Esta respuesta egocéntrica (de giro) coincide con la dirección entrenada durante los ensayos de entrenamiento.

Por tanto, este amplio conjunto de ensayos de prueba pone de manifiesto que las estrategias de orientación empleadas por los niños de 6 años en un entorno manipulativo son múltiples y flexibles. Aunque la estrategia preferida por los niños de esta edad en este entorno consiste en el uso de una guía directa, en ausencia de la misma emplean estrategias centradas en la habitación experimental y en su defecto utilizan una estrategia egocéntrica, centrada en el propio sujeto, para resolver la tarea. La preferencia por las estrategias de guía directa y las centradas en el marco de referencia de la habitación experimental en los niños de 6 años es coincidente con los resultados que hemos obtenido en entornos locomotores en los que el sujeto está inmerso como el del experimento 2. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por Nardini y colaboradores (2006) quienes mostraron que los niños de 3 a 6 años son muy eficaces para resolver una tarea consistente en localizar un objeto en una maqueta cuando la información contenida en ésta es consistente con la habitación experimental. Estos autores concluyen que el efecto de consistencia con la habitación tiene mucha más fuerza que las estrategias centradas en el sujeto aunque cuando ambas estrategias son consistentes tienen efectos aditivos (Nardini y cols, 2006).

Por otra parte, los resultados obtenidos en el experimento 3 muestran un cambio importante en las estrategias empleadas por los niños en función de la edad en estos entornos espaciales. Mientras que, como hemos visto, los niños de 6 años prefieren emplear una estrategia de guía directa para resolver la tarea, los niños de 10 años en los ensayos en los que se disocia el lugar de la guía (ensayo P2) eligen por igual el brazo marcado por la guía que el brazo que ocupa el lugar meta. Este resultado sugiere que la preponderancia de la estrategia de orientación centrada en la guía, frente a las demás que se observa en los niños de 6 años, se reduce en edades posteriores.

Los ensayos de prueba en los que se elimina la guía permiten poner de manifiesto qué otras estrategias están empleando los niños de 10 años para localizar el lugar meta. Así, en ausencia de guía los niños de 10 años, al igual que los de 6 años, no parecen emplear las claves de la maqueta que rodean al laberinto ya que su ejecución no se ve afectada ni por la eliminación parcial o total de las claves (ensayos P3 y P4), ni por la desorganización de la configuración formada por las mismas (ensayo P5). Los niños de 10 años no eligen tampoco un lugar concreto de la maqueta definido por los bordes o geometría de la misma ya que, aunque en los ensayos en los que no hay claves en la maqueta parecen elegir el brazo meta (ensayos P3 y P9), cuando el laberinto se desplaza pero uno de los brazos coincide con el lugar meta del entrenamiento (P6) y cuando la maqueta se rota 180° respecto al sujeto (P7) eligen el brazo situado en dirección al este más que un lugar concreto de la maqueta. Tampoco parecen resolver la tarea los niños de 10 años empleando una estrategia egocéntrica ya que en los ensayos en los que el sujeto cambia de posición en relación a la maqueta (ensayos P8, P9 y P10) los niños siguen eligiendo el brazo situado más al este. De hecho, cuando el laberinto está desplazado en la maqueta (ensayo P6) y la posición de salida es el brazo que está en dirección este, los niños de 10 años, al igual que los de 6 eligen al azar entre los tres brazos

disponibles. Por lo tanto como hemos discutido anteriormente, podemos concluir que esta dirección de elección debe estar definida por las claves o la geometría de la habitación experimental.

Estos resultados indican que a la edad de 10 años los niños utilizan ya con la misma preferencia una estrategia de guía y una estrategia centrada en el marco de referencia de la habitación para determinar la dirección de localización de la meta. Además, los ensayos de prueba en los que se retira la guía y se traslada la situación experimental a otra habitación distinta (para eliminar el marco de referencia de la habitación en el que fueron entrenados; ensayos P11, P12 y P13) permitieron comprobar que los niños de 10 años, a diferencia de los de 6, sí emplean estrategias centradas en la maqueta en ausencia del marco de referencia aportado por la habitación. Así, en los ensayos de prueba realizados en la nueva habitación en los que las claves de la maqueta que rodean al laberinto están presentes (ensayos P11), los niños de 10 años eligen preferentemente el brazo que lleva al lugar que ocupaba la meta durante el entrenamiento. Cuando además se cambia la posición del sujeto en relación a la maqueta (ensayo P12) los niños de 10 años distribuyen sus respuestas por igual entre el brazo que lleva al lugar meta y el brazo más cercano al sujeto situado a su izquierda. Este resultado sugiere que en ausencia de la clave guía y del marco de referencia de la habitación experimental los niños de 10 años utilizan indistintamente una estrategia egocéntrica centrada en el sujeto y una estrategia centrada en alguna característica de la maqueta (las claves que rodean al laberinto o la geometría de los bordes de la maqueta). De hecho, en el último ensayo de prueba (ensayo P13), en el que se eliminan las claves de la maqueta y el laberinto se desplaza al centro, haciéndose irrelevante la información geométrica para localizar la meta, los niños de 10 años tratan de resolver la tarea mediante una estrategia exclusivamente egocéntrica eligiendo preferentemente el brazo más cercano situado a su izquierda.

Por tanto, podemos concluir que los niños de 6 y 10 años son capaces de resolver una tarea espacial en un entorno a pequeña escala utilizando múltiples estrategias de orientación. Así, mientras que los niños de 6 años utilizan como estrategia preferida la de guía, los niños de 10 años resuelven la tarea empleando indistintamente una estrategia de guía o una estrategia centrada en el marco proporcionado por la habitación experimental. Este resultado, en este tipo de entornos espaciales muestra, que durante el desarrollo, se produce un cambio importante ya que los niños pasan de mostrar una preferencia clara por el aprendizaje asociativo de guía proximal a un progresivo aumento de la influencia de las estrategias centradas en los marcos de referencia aportados por la habitación experimental o por el propio entorno a pequeña escala que contiene la meta.

En ausencia de la clave guía y del marco de referencia de la habitación del entrenamiento, los niños de 10 años, a diferencia de los niños de 6 años, son capaces de emplear determinadas características de la maqueta para resolver la tarea. Esta estrategia centrada en la maqueta tiene el mismo peso para los niños de 10 años que otras estrategias centradas en el sujeto. Sin embargo, los niños de 6 años en ausencia de guía y sin el marco de referencia de la habitación del entrenamiento no son capaces aún de emplear estrategias centradas en la maqueta y tratan de resolver la tarea exclusivamente mediante estrategias egocéntricas. Estos resultados sugieren que los niños de 10 años han desarrollado una mayor flexibilidad a la hora de emplear diferentes sistemas de aprendizaje espacial, de modo que aunque hayan realizado el entrenamiento en una situación de consistencia con la habitación experimental, también aprenden determinada información espacial de la maqueta y son capaces de utilizarla para localizar la meta. No obstante, esta capacidad no supone una preferencia por este tipo de aprendizaje, ya que los sujetos de esta edad sólo emplean estrategias centradas en la maqueta cuando no disponen del marco de referencia de la habitación del entrenamiento ni de la guía proximal. El hecho de que

durante el entrenamiento el marco de referencia de la habitación experimental sea redundante con la maqueta puede explicar esta preferencia. La información aportada por la habitación experimental es muy fiable, estable y saliente, mientras que la proporcionada por la configuración de claves de la maqueta que rodea al laberinto resultaría menos estable y poco fiable (Chiandetti y cols, 2007; Learmonth y cols, 2001). En cuanto al hecho de que en este experimento no observemos un claro aprendizaje de la geometría de la maqueta para la resolución de la tarea, a diferencia de trabajos previos (Gouteux y otros, 2001), podría deberse, además de lo anteriormente mencionado, a que la resolución de esta tarea en base a la información geométrica de la maqueta presente mayor dificultad que las tareas clásicas usadas por otros autores (p.e. Gouteux y cols, 2001) en las que el lugar meta se corresponde con una de las esquinas del aparato experimental. Este conjunto de hechos podría explicar por qué en esta tarea la estrategias centradas en la maqueta son completamente inexistente para los niños de 6 años y poco empleadas incluso por los de 10 años.

**Estrategias de orientación espacial en una situación de inconsistencia del marco de referencia del entorno a pequeña escala con el proporcionado por la habitación experimental y el propio sujeto**

Con el experimento 4 del presente trabajo de investigación se pretendió comprobar si los niños de 6 a 10 años eran capaces de emplear estrategias centradas exclusivamente en la información proporcionada por la maqueta. Para ello, en este experimento, a parte de eliminar la guía proximal, se hizo inconsistente la relación del lugar meta dentro de la maqueta con la habitación experimental. Además, también se hizo irrelevante el uso de estrategias egocéntricas, centradas en el propio sujeto, ya que la maqueta era rotada entre los distintos ensayos. En este experimento se empleó un procedimiento de desorientación similar al usado

por Gouteux y colaboradores (2001) en el que se mueve el espacio (la maqueta) mientras el niño (que permanece estático) tiene los ojos cerrados.

Los resultados mostraron que los sujetos presentaban más dificultades para aprender esta tarea que la del experimento 3 en la que existía consistencia entre el marco de referencia del entorno a pequeña escala y el proporcionado por la habitación experimental. De hecho, los niños de 6 años, aunque eran capaces de resolver la tarea en el experimento 3, en este experimento en ausencia de una guía proximal, de estrategias centradas en la habitación y de estrategias centradas en el sujeto, (i.e. las estrategias que usaban los niños de esta edad en el experimento 3) no aprendieron a resolver la tarea, lo que permite confirmar que a estas edades los niños no son aún capaces de emplear estrategias que utilicen como marco de referencia la información de la maqueta. Sin embargo, a partir de los 8 años, algunos sujetos (sólo 3 de 16) fueron capaces de resolver la tarea.

En el grupo de niños de 10 años encontramos importantes diferencias debidas al sexo en la adquisición de esta tarea. Así, mientras que el 62 % de los niños aprenden la tarea, en el caso de las niñas sólo el 25% alcanzan el criterio. Además el porcentaje de ensayos correctos durante el entrenamiento fue significativamente inferior para el grupo de niñas de 10 años en relación a los niños de esa edad. Además, los ensayos de prueba pusieron de manifiesto que las niñas y niños de 10 años que aprendían la tarea empleaban las mismas estrategias de orientación. Así, tanto los niños como las niñas de 10 años utilizan la geometría de la maqueta para resolver la tarea ya que en ausencia de las claves periféricas (ensayo P1) todos los sujetos son capaces de localizar la meta. Asimismo, a los 10 años de edad, los niños y niñas también son capaces de emplear la información proporcionada por las claves de la maqueta que rodean el laberinto. Así, cuando se eliminan las claves geométricas del tablero rectangular al situar el laberinto y las claves que lo rodean en un entorno circular, los niños son



capaces de localizar la meta (ensayos P4 y P5). Además, su ejecución empeora significativamente cuando las claves se desorganizan (ensayo P3) aunque la información de la geometría de la maqueta siga estando disponible. En concreto, parece que los sujetos de 10 años emplean una estrategia aloécéntrica basada en la configuración de claves de la maqueta y no emplean una sólo de ellas a modo de guía ya que cuando se eliminan una a una las 5 claves de la maqueta (ensayo P5) la ejecución no empeora. Además, los niños de 10 años son capaces de realizar rutas nuevas hacia el lugar meta cuando el laberinto está desplazado en la maqueta (ensayo P2) e incluso parten de una posición de salida nueva, que implica además una perspectiva nueva (brazo E). Este resultado sugiere que los niños de esta edad utilizan ya de una forma relacional la información proporcionada por la configuración de claves que rodean al laberinto (Eichenbaum, 2000; Nadel, 1991). Cuando la información geométrica y de las claves no permite localizar con precisión un lugar en la maqueta (ensayo P6), los niños eligen al azar entre los tres brazos.

Como ya vimos en el experimento anterior los niños de 10 años usan como estrategias preferidas las de guía y las centradas en la habitación experimental. Sólo cuando no disponen de ninguna de estas dos fuentes de información usan estrategias egocéntricas y estrategias centradas en la maqueta. El experimento 4 permite estudiar la capacidad de utilizar estrategias centradas en la maqueta en estos niños ya que ésta es la única estrategia que posibilita resolver la tarea (en ausencia de guía y siendo irrelevante tanto la información de la habitación experimental como la posición del sujeto). Los resultados de este experimento muestran que efectivamente los niños a partir de los 8-10 años son capaces de utilizar estrategias centradas en la geometría de la maqueta y en las claves que rodean al laberinto, al igual que hacen los adultos (Gouteux y cols, 2001). Además, este resultado es coincidente con los hallazgos realizados por otros autores en entornos locomotores, que muestran que los niños de 10 años

poseen ya unas habilidades espaciales comparables a las de los adultos (Hermer-Vazquez, 1997; Lehnung y cols, 1998; Overman y cols, 1996).

En el experimento 3, en el que la posición de la maqueta permanecía constante respecto a la habitación experimental, todos los niños consiguieron aprender con rapidez la tarea durante la fase de entrenamiento y no se encontraron diferencias en el aprendizaje en función de la edad (6 y 10 años). Sin embargo, en el experimento 4, en el que la maqueta era girada en cada ensayo cambiando su posición respecto a la habitación experimental, los sujetos mostraban dificultades para aprender la tarea. Este hecho sugiere que la tarea del experimento 4 presenta mayor dificultad, probablemente porque en ella coexisten múltiples marcos de referencia que en vez de cooperar entran en conflicto (Cheng y Newcombe, 2005; Nadel, 1991; Newcombe y Huttenlocher, 1992; Newcombe y Huttenlocher, 2000). En el experimento 4 los niños deben aprender a inhibir las respuestas basadas en los marcos de referencia proporcionados por el cuerpo y por la habitación experimental, que son las estrategias que de acuerdo con los datos del experimento 3, prefieren emplear en ausencia de una clave guía. Por tanto, un proceso de inhibición parece ser un componente adicional de esta tarea y podría estar relacionado con el hecho de que los niños de menos de 8-10 años no aprendan a resolver esta tarea. Resultados similares fueron obtenidos por Nardini y colaboradores (2006) en las condiciones en que el marco de referencia de la habitación y el de la maqueta no eran consistentes, que observaron que el rendimiento de los sujetos disminuía respecto a la situación en que la maqueta se situaba en la misma posición en relación a la habitación.

Los resultados de nuestro último experimento sugieren que los niños de 6 años no son capaces de usar estrategias allocéntricas centradas en la maqueta para reorientarse. Sin embargo, a partir de los 8-10 años comienzan a mostrar la capacidad de emplear tanto la geometría como las claves de la maqueta. Este resultado sugiere que las estrategias allocéntricas centradas en

un entorno de pequeña escala no aparecen hasta los 8-10 años. Esta transición entre los 8 y 10 años en el uso de estrategias aloécnicas coincidiría con las teorías piagetianas según las cuales a partir de los 7 años los niños empiezan a integrar claves complejas y diferentes perspectivas para encontrar una solución relacional (Piaget e Inhelder, 1948). Sin embargo, este resultado es contradictorio al encontrado por otros autores que señalan un empleo de estrategias centradas en la maqueta a edades más tempranas (Gouteux y cols, 2001; Lourenco y Huttenlocher, 2006; Nardini y cols, 2006). Por ejemplo, Nardini y colaboradores (2006) proponen que la capacidad para emplear un marco de referencia basado en la propia maqueta (que incluye las claves y los bordes de la maqueta) independiente de la posición del cuerpo y de la habitación se desarrolla a partir de los 5 años de edad. No obstante, existen importantes diferencias entre ese trabajo y el nuestro. Así, en el experimento de Nardini y colaboradores (2006), todos los sujetos son entrenados en un procedimiento en el que en cada ensayo se esconde un objeto durante la fase de presentación y los niños tienen que localizarlo en una fase posterior de prueba en el que pueden variar distintas condiciones experimentales (el tablero se mueve, el niño se mueve, ambos se mueven o ninguno se mueve). Por tanto, todos los sujetos son entrenados en todas las condiciones y tienen experiencia con la maqueta en una situación de consistencia con la habitación exterior y con la posición del sujeto, a diferencia del procedimiento empleado en nuestro experimento 4 en el que los niños están expuestos durante todo el entrenamiento a una situación de inconsistencia entre estos marcos de referencia. Por otro lado, en la condición en la que la maqueta rota en el trabajo de Nardini los niños son avisados de que se ha producido una rotación y además sólo se emplean dos posiciones de rotación. En nuestro experimento, sin embargo, se emplean 3 posibles rotaciones de la maqueta y los niños nunca son avisados de la rotación producida, lo que hace más difícil el aprendizaje de la tarea. Una última diferencia importante entre nuestro trabajo y el de Nardini y

colaboradores es que estos autores estudian a qué edad los niños empiezan a emplear estrategias centradas en la maqueta (es decir cuando la frecuencia de elecciones a un determinado lugar comienza a estar por encima del azar) mientras que en este trabajo establecemos un criterio de adquisición comparable a la ejecución de los adultos. Todas estas diferencias comentadas hacen más difícil el aprendizaje de la tarea en nuestro trabajo y pueden explicar la aparición más tardía de las estrategias centradas en la maqueta.

Los resultados de este trabajo muestran que los niños menores de 8 años no son capaces de emplear la geometría de la maqueta para localizar la meta. Este resultado no coincide con los resultados obtenidos en trabajos realizados en entornos locomotores, como los empleados por Hermer y Spelke (1994, 1996), que señalan que los niños de 18 meses son capaces de usar la geometría de un entorno para buscar un objeto escondido (Cheng y Newcombe, 2005). Sin embargo, en entornos manipulativos, otros trabajos señalan una aparición más tardía del uso de la geometría en torno a los 6 años. Así el estudio de Gibson y colaboradores (2007) encuentra que los niños de 6 años son capaces de utilizar la geometría de un entorno virtual en dos dimensiones para buscar un objeto escondido en una configuración triangular que podía ser rotada en la pantalla, aunque su ejecución era diferente del patrón adulto. Por otra parte, Blades y colaboradores (2001) sugieren que los niños de 6 años son capaces de usar, aunque con dificultad, las claves geométricas para localizar un objeto escondido cuando el espacio (modelo de una habitación que contenía dos sillas y dos objetos idénticos) era rotado. Gouteux y colaboradores (2001) también desorientan al sujeto por medio de la rotación de una maqueta y encuentran que la codificación de la geometría de la maqueta aparece a los 4 años y que a partir de los 5 años no existen diferencias con el patrón adulto. También Hupbach y Nadel (2005) encontraron que los niños de 4 a 6 años en ausencia de claves usan la información geométrica para reorientarse en entornos manipulativos.

Como ya hemos comentado, los tipos de estrategias de orientación empleadas en un espacio locomotor navegable y en un espacio manipulativo (de pequeña escala) son los mismos aunque no aparecen a la misma edad (Gouteux y cols, 2001; Wang y Spelke, 2002). Se han planteado varias hipótesis que explican el retraso en el uso de la geometría en el espacio manipulativo. Por un lado, se ha sugerido que es más difícil para el niño usar claves geométricas en un modelo de pequeña escala que en un entorno navegable. Estar inmerso en un espacio haría más fácil la tarea, pudiendo ser resuelta por niños más pequeños. Pero por otro lado, podría ocurrir que la información geométrica se procese de forma diferente en un entorno manipulativo y en uno locomotor. En el entorno de pequeña escala se rota el espacio y no el niño, mientras que en los entornos navegables se desorienta al niño, lo que hace que ambas situaciones sean claramente diferentes. Cuando nos movemos se alteran las relaciones entre los objetos y lugares en el espacio por lo que cuando el niño es desorientado el cambio percibido en el espacio es interpretado como consecuencia de su movimiento (Lourenco y Huttenlocher, 2006). En contraste, en las tareas en entornos locomotores como la de Hermer y Spelke (1994) el sujeto se desorienta pero puede tener información del flujo óptico a través del movimiento ya que el entorno permanece como un marco de referencia estable. Sin embargo, cuando la maqueta se mueve, el espacio es inconsistente con la información del sujeto que permanece estático. En las tareas manipulativas el entorno rota de forma que el sujeto para localizar el lugar meta tiene que alinear la representación o perspectiva de la maqueta antes y después de la rotación. En esta situación el flujo óptico es mínimo y la rotación es pasiva para el sujeto (Nardini y cols, 2006). Lourenco y Huttenlocher (2006) consideran que en situaciones de la vida cotidiana los niños están acostumbrados a desplazarse a través del espacio cambiando su perspectiva sobre el ambiente circundante y actualizando información conforme cambian de posición, lo cual favorece un buen rendimiento en este tipo de tareas. Sin embargo, la situación

opuesta en la que el espacio se mueve mientras ellos permanecen estáticos, es realmente excepcional y por ese motivo requiere la utilización de mecanismos espaciales más complejos para lograr la reorientación. Por tanto, parece que la habilidad para alinear la representación de las claves de una maqueta se desarrolla más tarde que el empleo de la geometría en un entorno navegable. Así, Lourenco y Huttenlocher (2006) han encontrado resultados diferentes en una tarea en la que los niños tienen que encontrar un objeto escondido en las esquinas de un triángulo isósceles (con una esquina única y dos esquinas equivalentes) cuando rota el niño o el espacio. Así, cuando se desorienta al niño ejecutan por encima del azar independientemente de la esquina que esconda el objeto, mientras que cuando es el espacio lo que se mueve los niños no son capaces de distinguir entre las dos esquinas equivalentes.

Como hemos comentado anteriormente los estudios que emplean entornos manipulativos, en los que rota el espacio, muestran que los niños de 6 años ya son capaces de emplear la geometría para orientarse. Sin embargo, en este trabajo esta capacidad no aparece hasta los 8-10 años de edad. Este hecho puede deberse a varios aspectos procedimentales relacionados con nuestra tarea. Por ejemplo, en este trabajo hemos empleado un procedimiento de memoria de referencia frente al de memoria de trabajo que emplearon los demás autores (en el que habitualmente muestran al sujeto el lugar donde se esconde el objeto y tras un procedimiento de desorientación le solicitan que lo localice, véase Cheng y Newcombe, 2005). Por otro lado, en nuestra tarea la meta no está localizada en una esquina por lo que la dirección de búsqueda aportada por la geometría no coincide con la localización exacta de la meta. En la mayoría de los experimentos que estudian el uso de la geometría los sujetos deben responder a una de entre varias esquinas de una maqueta rectangular o triangular, mientras que en nuestro trabajo los niños deben responder a uno de cuatro brazos de un laberinto radial situado en una maqueta rectangular.

Puede que esta diferencia procedimental haga más difícil el empleo de la geometría en nuestra tarea ya que las esquinas son los lugares donde más saliente es la geometría.

El experimento 4 también demuestra que no es hasta los 8-10 años de edad cuando se produce el uso combinado de las claves y de la geometría de la maqueta para resolver la tarea. Este resultado no coincide con el encontrado en distintos estudios. Así Hermer-Vazquez, y colaboradores (2001) mostraron que la integración exitosa de las claves y la geometría en entornos locomotores ocurre con la aparición del lenguaje espacial entre los 5 y 7 años. Otros estudios que utilizan entornos manipulativos, como por ejemplo los trabajos de Gouteux y colaboradores (2001) y Hupbach y Nadel (2005), también sugieren que las estrategias que permiten el uso conjunto de las claves y la geometría aparecen entorno a los 5-6 años de edad. Esta discrepancia con nuestros resultados puede deberse a que las claves empleadas en estos estudios marcan directamente la meta ya que una de ellas esconde el objeto, mientras que en nuestro trabajo las claves sólo señalan indirectamente la meta.

En este trabajo de investigación encontramos que la capacidad para utilizar información geométrica o la configuración de las claves en el espacio locomotor aparece en un momento anterior del desarrollo (a los 2 años) que la capacidad para usarlas en el espacio manipulativo peripersonal donde aparece a partir de los 8-10 años. Algunos autores consideran que esto se debe a que en el espacio locomotor el sujeto realiza un aprendizaje sobre las características del ambiente desplazándose a través de él y actualizando sus diferentes posiciones de manera que puede crear un marco de referencia estable, mientras que en el espacio manipulativo permanece estático, de modo que resulta más difícil crear este marco allocéntrico de referencia. Varios estudios han demostrado que desarrollar una actividad estando inmerso en la situación produce mejores niveles de ejecución que

observar pasivamente la disposición experimental (Cohen y Cohen, 1985; Hupbach y Nadel, 2005; Peruch y cols, 1995; Tong y cols, 1995).

En nuestro trabajo de investigación no hemos encontrado diferencias debidas al sexo en las estrategias que emplean los niños de 2 a 10 años para orientarse en entornos locomotores. Este resultado es coincidente con la mayor parte de la literatura en la que no se han puesto de manifiesto diferencias debidas al sexo en los experimentos realizados con niños de estas edades en entornos de pequeño o gran tamaño (Cheng y Newcombe, 2005; Gouteux y cols, 2001; Lehnung, 1998; Leplow y cols, 2003; Overman y cols, 1996).

Sin embargo, cuando hemos estudiado las estrategias de orientación espacial en una situación de inconsistencia entre el entorno a pequeña escala y la habitación exterior (experimento 4) encontramos una diferencia en el aprendizaje de la tarea en función del sexo en los niños de 10 años. Estos resultados muestran que los niños de 10 años presentan una habilidad superior a las niñas para emplear marcos de referencia centrados en la maqueta para orientarse. Esta diferencia debida al sexo en el empleo de la información contenida en la maqueta para orientarse sugiere un ritmo de desarrollo diferente entre niños y niñas en el uso de distintos marcos de referencia. Un trabajo similar a nuestro experimento 4 también encontró un ritmo diferente entre niños y niñas en el empleo de distintos marcos de referencia, pero en este caso se encontró una superioridad de las niñas de 3 a 6 años en la condición en la que los niños tenían que reorientarse empleando la información contenida en la maqueta (Nardini y cols, 2006). No obstante, las importantes diferencias procedimentales que hemos comentado anteriormente entre este estudio y el nuestro pueden explicar las diferencias encontradas. Por ejemplo, en la condición en la que la maqueta rota en el trabajo de Nardini y colaboradores, los niños son avisados de que se ha producido una rotación y además sólo se emplean dos posiciones de rotación.



Cuando la maqueta rota durante los ensayos de entrenamiento de nuestro experimento 4, se produce una situación de inconsistencia entre los marcos de referencia proporcionados por el entorno de pequeña escala y por el sujeto. Así, cuando la maqueta rota, el niño necesita realinear los distintos marcos de referencia: el del sujeto, el de la habitación y el de la maqueta. En esta situación, los niños podrían estar realizando una rotación mental de la maqueta para contruir una representación de la localización de la meta en relación a las claves de la misma. Precisamente, las tareas espaciales en las que se ha encontrado una mayor consistencia en las diferencias debidas al sexo en niños son tareas de rotación mental (Sandstrom y cols, 1998). Además, al igual que ocurre en el presente trabajo de investigación, las diferencias en este tipo de tareas aparecen en torno a los 8 años (Guay y McDaniel, 1977; Johnson y Meade, 1987; Kerns y Berenbaum, 1991; Richmond, 1980). Estas diferencias sexuales podrían estar relacionadas con la maduración de diferentes regiones cerebrales (véase apartado siguiente), así como con el efecto organizador y activador de las hormonas gonadales sobre determinadas estructuras neurales (Bachevalier y Hagger, 1991; Goy y McEwen, 1980; Levy y Heller, 1992; Williams y Meek, 1991).

### **3.3. IMPLICACIONES DE ESTOS RESULTADOS PARA EL ESTUDIO DE LA MADURACIÓN DE DIFERENTES ÁREAS CEREBRALES**

En su conjunto los resultados de este trabajo de investigación muestran que los diferentes marcos de referencia espacial determinan qué representaciones pueden usar los niños para resolver las diferentes tareas. Abundantes datos procedentes de estudios de neuroimagen funcional y de registro electrofisiológico atribuyen estas representaciones espaciales a

diferentes sustratos neurales (Burgess, 2008; Burgess y cols, 1999; Jeffery 2003; Maguire, 1999; O'Keefe y Nadel, 1978; véase apartado 1.2. de la introducción). Por tanto, los cambios en la conducta espacial durante el desarrollo que hemos puesto de manifiesto en este trabajo pueden reflejar la maduración de diferentes sistemas cerebrales que representan la información espacial mediante el empleo de diferentes marcos de referencia.

Por ejemplo, el desarrollo más temprano de las representaciones puramente egocéntricas parece estar relacionado con el desarrollo de los planes motores dependientes de la corriente visual dorsal y del córtex parietal (Bremmer y cols, 1997; Colby, 1999 Milner y Goodale, 1995).

Sin embargo, el uso temprano del marco de referencia proporcionado por la habitación experimental, que hemos observado en nuestras tareas, sugiere también una preferencia de las representaciones de la corriente dorsal, pero que se actualizan por el movimiento libre del sujeto (Bremmer y cols, 1997; Colby, 1999). Sin embargo el marco de referencia de la habitación es también consistente con el uso temprano de las claves visuales distales (Newcombe y cols, 1998). Como se comentó en el apartado 1.2 el uso aloéctrico de las claves distales depende del hipocampo, de hecho, en humanos y animales su lesión afecta a la memoria de lugares que están definidos por claves visuales distales (King y cols, 2002; Milner y cols, 1999; Morris y cols 1999; Morris y cols, 1982; Nadel, 1991) y además la actividad de algunas de sus células reflejan directamente la memoria de lugares en relación a claves distales, tanto en animales (Lenck-Santini y cols, 2002; Muller, 2002; O'Keefe y Burgess, 1996; O'Keefe y Speakman, 1987; Pico y cols, 1985), como en humanos (Ekstrom y cols, 2003).

Por otra parte, estudios recientes de neuroimagen en humanos han propuesto que el marco de referencia proporcionado por la geometría del entorno depende del denominado área parahipocampal de lugar, que comprende la parte posterior del giro parahipocampal y las regiones adyacentes del giro fusiforme (Epstein y Kanwisher, 1998; Epstein y cols,

2001, 2003; Johnsrude y cols, 1999). Aunque otros autores proponen que este área está especializada en el reconocimiento de vistas específicas tanto en base a la información proporcionada por las claves como a la información proporcionada por la geometría (Burgess y O'Keefe, 2003).

El resultado final de este trabajo de investigación es la aparición tardía, en torno a los 8-10 años de la capacidad de usar un marco de referencia independiente de la perspectiva del sujeto y centrado exclusivamente en las claves de la maqueta. Como hemos visto estas representaciones dependen del hipocampo, el cual es capaz de soportar simultáneamente marcos de referencia centrados tanto en claves locales como en claves distales de una habitación (Bures y cols, 1999; Rotenberg y Muller, 1999; Zinyuk y cols, 2000). Un último componente de la capacidad de utilizar exclusivamente el marco de referencia proporcionada por las claves de la maqueta, puede ser la inhibición del uso de los marcos de referencia incorrectos proporcionados por el cuerpo del sujeto y por la habitación experimental. La adquisición de competencias en tareas de inhibición se considera dependiente del desarrollo de los lóbulos frontales (Diamond, 1990; Goldman-Rakic, 1987). Por tanto, el desarrollo tardío de la capacidad de emplear exclusivamente el marco de referencia proporcionado por las claves de la maqueta podría depender de un desarrollo adicional del hipocampo y del córtex prefrontal. Esta hipótesis requiere para su confirmación de nuevos estudios con técnicas de neuroimagen así como de pacientes con daño cerebral.

### **3.4. CONCLUSIONES**

En el presente trabajo de investigación se han estudiado las capacidades de orientación espacial en diferentes entornos y procedimientos espaciales en niños de 2 a 10 años. De los resultados expuestos y de la discusión de los mismos se derivan las siguientes conclusiones:

**1-** Los niños de tan solo 2 años de edad aprenden rápidamente a localizar una meta en un procedimiento mixto lugar-guía en un entorno locomotor, mostrando así unas buenas competencias de navegación espacial y la capacidad de emplear de forma flexible estrategias múltiples de orientación para resolver un mismo problema espacial.

**2-** A partir de los 2 años de edad, los niños son capaces de emplear estrategias aloécnicas centradas en las claves de un entorno natural, de gran tamaño, estable y que además les resulta familiar para localizar una meta. Así, cuando el laberinto se desplaza en este entorno y los niños parten desde posiciones de salida novedosas son capaces de hacer auténticas respuestas de lugar y realizar nuevas rutas para dirigirse al lugar meta. Estos datos indican que los niños son capaces de aplicar su conocimiento del espacio experimental y de la configuración de las claves distales para realizar inferencias espaciales tal como predice la teoría del mapeo cognitivo.

**3-** Desde los 2 años de edad los niños también pueden utilizar una clave proximal como guía directa para orientarse hacia una meta si el espacio navegable es de gran tamaño y estable, pero no si el espacio es pequeño y artificial o si la clave se considera inestable.

4- Cuando el entorno navegable es artificial y de pequeño tamaño, los niños no son capaces de usar la información proporcionada por el propio entorno para localizar la meta hasta los 6 años de edad. En concreto, los niños de 6 años en este tipo de entornos pueden utilizar tanto una guía directa como la geometría de las paredes del recinto para orientarse. Sin embargo, los niños de esta edad aún no usan la configuración de las claves que rodean al laberinto para resolver la tarea.

5- En un entorno de pequeña escala que no permite la navegación a través de él, sino simplemente observarlo y manipularlo, los niños de 6 años son capaces de encontrar un objeto escondido utilizando múltiples estrategias de orientación espacial.

6- En este tipo de entornos no navegables, los niños de 6 años utilizan como estrategia preferida para encontrar la meta una guía directa. En ausencia de una clave que marque directamente la meta, los niños de esta edad emplean la información proporcionada por la habitación donde se encuentra el entorno manipulativo bien sea la geometría de sus paredes o las claves dispuestas en ella. Cuando los niños no pueden emplear ninguna de estas estrategias tratan de resolver la tarea mediante el uso de una estrategia egocéntrica centrada en el propio sujeto.

7- Los niños de 10 años en estos entornos no navegables emplean por igual una estrategia centrada en la habitación y una guía directa para localizar la meta. En ausencia de la guía y del marco de referencia proporcionado por la habitación del entrenamiento, los niños de 10 años son capaces de emplear para resolver la tarea tanto la información procedente del propio entorno no navegable como estrategias egocéntricas centradas en el sujeto.

**8-** En las condiciones en las que el marco de referencia proporcionado por la habitación y por el sujeto entran en conflicto con la información del espacio manipulativo, la ejecución de los sujetos empeora respecto a la situación en la que múltiples marcos de referencia cooperan para la localización de una meta.

**9-** Entre los 8 y 10 años se observa una mayor flexibilidad a la hora de emplear diferentes sistemas de aprendizaje espacial en entornos no navegables ya que los niños de esta edad en una situación en la que la única información disponible para resolver la tarea es la proporcionada por el entorno manipulativo son capaces de utilizar determinados aspectos de este tipo de entornos para reorientarse. A partir de los 8-10 años de edad, los niños empiezan a utilizar conjuntamente tanto la información de las claves que rodean el laberinto como la geometría de dicho entorno. A la edad de 10 años existen diferencias debidas al sexo en cuanto al empleo de estas estrategias, mostrando un mejor rendimiento los niños que las niñas.

**10-** Aunque los tipos de procesamiento espacial empleados en entornos locomotores y manipulativos son los mismos, no aparecen al mismo tiempo, ya que la capacidad para utilizar espacios más pequeños como marco de referencia para la orientación y navegación espacial aparece en un momento más tardío del desarrollo. Así, los niños de tan solo 2 años de edad son capaces de utilizar las claves que proporciona un entorno que permite desplazarse a través de él y actualizar las diferentes posiciones creando un marco de referencia estable. A partir de los 6 años de edad, los niños empiezan a usar estrategias centradas en un entorno navegable artificial y de menor tamaño y entre los 8 y 10 años son capaces de confiar en la información proporcionada por un espacio pequeño que sólo se puede observar o manipular, y no navegar o desplazarse a través de él.

**11-** Los cambios en la conducta espacial durante el desarrollo podrían reflejar la maduración de diferentes sistemas cerebrales que representan la información espacial mediante el empleo de diferentes marcos de referencia.

**12-** Los resultados del presente trabajo suponen, en su conjunto, una evidencia de que la capacidad para la navegación espacial mejora a lo largo del desarrollo ontogenético, sin embargo, la utilización de unos sistemas de orientación u otros depende también de diversos factores, tales como las propiedades de las claves, el tamaño del espacio, el proceso de desorientación o la posibilidad de establecer relaciones entre esas claves y el marco de referencia externo. Aunque los niños de tan solo 2 años de edad son capaces de emplear múltiples estrategias de orientación espacial, sólo en etapas posteriores del desarrollo pueden aplicarlas a contextos más complejos.





## 4. BIBLIOGRAFÍA

- Aadland, J., Beatty, W.D., Maki, R. (1985). Spatial memory in children and adults assessed in the radial maze. *Developmental Psychology*, 18, 163-172.
- Acredolo, L. (1978). Development of Spatial Orientation in Infancy. *Developmental Psychology*, 14, 3, 224-34.
- Acredolo, L.P, Adams, A., Goodwyn, SW. (1984). The role of self-produced movement and visual tracking in infant spatial orientation. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 3 12-327.
- Acredolo, L.P. Evans, D. (1980). Developmental changes in the effects of landmarks on infant spatial behavior. *Developmental Psychology*, 16, 312-318.
- Aggleton, J.P., Keith, A.B., Sahgal, A. (1991). Both fornix and anterior thalamic, but not mammillary lesions disrupt delayed non-matching-to-position memory in rats. *Behavioral Brain Research*, 44, 151-7.
- Aguirre, G., D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: A síntesis and taxonomy. *Brain*, 122,1613-1628.
- Alkon, D.L., Amaral, D.G., Bear, M.F., Black, J, Carew, T.J., Cohen, N.J. y otros (1991). Learning and memory. *Brain Research Review*, 16, 193-220.
- Alyan, S.H., Jander, R. (1994). Short-range homing in the house mouse (*mus musculus*): stages in the learning of directions. *Animal Behavior*, 48, 285-98.
- Andersen, R.A. (1998). The neurobiological basis of spatial cognition: role of the parietal lobe. En Stiles-Davis, J, Kritchevsky, M, Bellugi, U. (Eds), *Spatial cognition: brain bases and development*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Andersen, R.A. (1999). Multimodal integration for the representation of space in the posterior parietal cortex. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Anderson, M., Hayman, R., Chakraborty, S, Jeffery, C. (2003). The representation of spatial context. En Jeffery, K.J (Ed): *The neurobiology of spatial behaviour*. New York, Oxford University Press.

- Anderson, R.A., Snyder, L.H., Bradley, D.C., Xing, J. (1997). Multimodal representations of space in the posterior cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, 20, 303-330.
- Astur, R.S., Taylor, L.B., Mamelak, A.N., Philpott, L., Sutherland, R.J. (2002). Humans with hippocampus damage display severe spatial memory impairments in a virtual Morris water task. *Behavioral Brain Research*, 132, 77-84.
- Bachevalier, J., Brickson, M., Hagger., C. (1993). Limbic-dependent recognition memory in monkeys develops early in infancy. *Learning and Memory. Neuroreport*. 4, 77-80
- Bachevalier, J., Mishkin, M. (1994). Effects of selective neonatal temporal lobe lesions on visual recognition memory in rhesus monkeys. *Journal of Neuroscience*, 14, 2128-2139
- Baddeley, A., Vargha-Khadem, F., Mishkin, M. (2001). Preserved recognition in a case of developmental amnesia: Implications for the acquisition of semantic memory? *Journal of Cognitive Neurosciences*, 13, 357-369.
- Baenninger, M., Newcombe, N. (1989). The role of experience in spatial test performance: A meta-analysis. *Sex Roles*, 20, 327-344.
- Bai, D. L., Bertenthal, B. I. (1992). Locomotor status and the development of search skills. *Child Development*, 63, 215–226.
- Benhamou, S. (1997). Path integration by swimming rats. *Animal Behavioral*, 54, 321-327.
- Benhamou, S., Poucet, B. (1998). Landmark use by navigation rats: contrasting geometric and featural information. *Journal of Comparative Psychology*, 3, 317-332.
- Beritoff, J.S. (1966). *Neural mechanisms of higher vertebrate behavior*. Boston: Little, Brown and Co.
- Bertenthal, B. I., Campos, J. J., Barrett, K. C. (1984). Self-produced locomotion: An organizer of emotional, cognitive, and social development in infancy. In R. Emde & R. Harmon (Eds.), *Continuities and discontinuities in development* (pp. 175–210). New York: Plenum.

## Bibliografía

- Berthoz, A. (1999). Cooperation et substitution entre le système saccadique et les réflexes d'origine vestibulaires: faut-il réviser la notion de reflexe? *Revue Neurologique*, 145, 513-526.
- Berthoz, A. (1999). Hippocampal and parietal contribution to topokinetic and topographic memory. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Best, P.J., White, A.M., Minai, A. (2001). Spatial processing in the brain: The activity of hippocampal place cells. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 459-486.
- Biegler, R., Morris, R. G. M. (1993). Landmark stability is a prerequisite for spatial but not discrimination learning. *Nature*, 361, 631-633.
- Biegler, R., Morris, R.G.M. (1996). Landmark stability: further studies pointing to a role in spatial learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49B, 307-343.
- Biegler, R., Morris, R.G.M. (1999). Blocking in the spatial domain with arrays of discrete landmarks. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 334-351.
- Bingman, V. (1990). Spatial navigation in birds. En Kesner, R. y Olton, D.S. (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition*. Hillsdale. Lawrence Erlbaum Associates.
- Bingman, V. (1992). The Importance of Comparative Studies and Ecological Validity for Understanding Hippocampal Structure and Cognitive Function. *Hippocampus*, 3, 213-220.
- Bingman, V. Gagliardo, A. (2006). Of Birds and Men: Convergent Evolution in Hippocampal Lateralization and Spatial Cognition. *Cortex*, 42, 1, 99 - 100.
- Bingman, V.P., Jones, T.J., Strasser, R., Gagliardo, A., Ioalé, P. (1995). Homing pigeons hippocampus and spatial cognition. En Alleva, E., Fasolo, A. Lipp, H.P., Nadel, L., Roncero. L. (Eds.). *Behavioral brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings*. Nato ASI series. Series D: Behavioral and Social Sciences, 82. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Blades, M. (1991). The development of the abilities required to understand spatial representations. In D. M. Mark & A. V. Frank (Eds.), *Cognitive and linguistic aspects of geographic space* (pp. 81–115). Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Bohbot, V.D., Kalina, M., Stepankova, K., Spackova, N., Petrides, M., Nadel, L. (1998). Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex. *Neuropsychologia*, 36, 11, 1217-1238.
- Braddick, O., Atkinson, J., & Wattam-Bell, J. (2003). Normal and anomalous development of visual motion processing: Motion coherence and ‘dorsal-stream vulnerability’. *Neuropsychologia*, 41, 1769–1784.
- Bremmer, F., Duhamel, J.R., Ben Hamed, S., Graf, W. (1997). The representation of movement in near extrapersonal space in the macaque ventral parietal area (V.I.P.). En P. Theier, H.O. Karnath (Eds.), *Parietal lobe contributions to orientation in 3D space*. Heidelberg: Springer.
- Brodeur, D.A., Boden, C. (2000). The effects of spatial uncertainty and cue predictability on visual orienting in children. *Cognitive Development*, 15, 367-382.
- Broglio, C. (1997). *Implicación de diferentes áreas telencefálicas en el aprendizaje y la memoria espacial en el carpín dorado (Carassius auratus)*. Tesis de doctorado. Universidad de Sevilla.
- Broglio, C., Rodríguez, F. y Salas, C. (2003). Spatial cognition and its neural basis in teleost fish. *Fish & Fisheries*, 4, 247-255.
- Brookes, G.B., Gresty, M.A., Metcalfe, T. (1993). Sensing and controlling rotational orientation in normal subjects and patients with loss of labyrinthine function. *American Journal of Otology*, 14, 349-351.
- Brown, J.V., Bowman, E.M., Robbins, T.W. (1991). Response-related deficits following unilateral lesions of the medial agranular cortex of the rat. *Behavioral Neuroscience*, 105, 567-578.
- Bunsey, M. Eichenbaum, H (1996). Conservation of hippocampal memory function in rats and humans. *Nature*, 379, 254-257.
- Bures, J., Fenton, A.A., Kaminsky, Y., Rossier, J., Sacchetti, B., Zinyuk, L. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.

*Bibliografia*

- Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences*, 10, 12, 551-557.
- Burgess, N. (2008). *Spatial Cognition and the Brain*. Annals of the New York Academy of Sciences, 1124, 77 – 97.
- Burgess, N., Jeffery, K.J., O'keefe, J. (1999). Integrating hippocampal and parietal functions: a spatial point of view. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Burgess, N. Maguire, E.A., O'Keefe, J. (2002). The human hippocampus and the spatial and episodic memory. *Neuron*, 5, 625-641.
- Burgess, N., Spiers, H.J., Palelogou, E. (2004). Orientational manoeuvres in the dark: Dissociating allocentric and egocentric influences on spatial memory. *Cognition*, 94, 149-166.
- Bushnell, E.W., McKenzie, B.E., Lawrence, D.A., Connells, S. (1995). The spatial coding strategies of one-year-old infants in a locomotor search task. *Child development*, 66, 4, 937-958.
- Campos, J. J., Anderson, D. I., Barbu-Roth, M. A., Hubbard, E. M., Hertenstein, M. J., Witherington, D. (2000). Travel broadens the mind. *Infancy*, 1, 149–219.
- Capaldi, E.A. (2000). Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature*, 403, 537-540.
- Caplan, JB, Madsen JR, Raghavachari S, Kahana MJ. (2001). Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning. *Journal of Neurophysiology*, 86, 368–380.
- Carew, M. B., & Rudy, J. W. (1991). Multiple functions of cortex during conditioning: A developmental analysis. *Developmental Psychobiology*, 24, 191–211.
- Chamizo, V.D., Sterio, D., Mackintosh, N.J. (1985). Blocking and overshadowing between intra-maze and extra-maze cues: A test of the independence of locale and guidance learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B, 235-253.
- Chapillon, P., Rouillet, P., & Lassale, J. M. (1995). Ontogeny of orientation and spatial learning on the radial maze by mice. *Developmental Psychobiology*, 28, 429–442.

- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat spatial representation. *Cognition*, 23, 149-178.
- Cheng, K. (2008). Whither geometry? Troubles of the geometric module. *Trends in Cognitive Sciences*, 12, 9, 355-361.
- Cheng, K., Newcombe, N.S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation? Squaring theory and evidence. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12 (1), 1-23.
- Cheng, K., Spetch, M.L. (1998). Mechanisms of Landmark Use in Mammals and Birds, en S. Healy (Ed.), *Spatial Representation in Animals*, Oxford: Oxford University Press. (p. 4).
- Cheng, K., Spetch, M.L. (2001). Blocking in landmarks-based search in honeybees. *Animal Learning and Behavior*, 29, 1-9.
- Chiandetti, C., Regolin, L., Sovrano, V.A., Vallortigara, G. (2007). Spatial reorientation: the effects of space size on the encoding of landmark and geometry information. *Animal Cognition*, 10:159–168.
- Cho, J., Sharp, P.E. (2001). Head direction, place and movement correlates for cells in the rat retrosplenial cortex. *Behavioral Neuroscience*, 115(1), 3-25.
- Cohen, N.J., Eichenbaum, H. (1993). *Memory, amnesia and the hippocampal system*. Massachusetts. MIT Press.
- Cohen, S.L., Cohen, R. (1985). The role of activity in spatial cognition. En: R. Cohen (Ed). *The development of spatial cognition* (pp, 199-221). Hillsdal, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Colby, C.L. (1999). Parietal lobes constructs action-orientated spatial representations. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J. O'Keefe (Eds.), *The hippocampal and parietal foundations of spatial cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Colby, C.L., Duhamel, J.R. (1991). Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia*, 29, 517-537.
- Collett TS, Graham P (2004). Animal navigation: path integration, visual landmarks and cognitive maps. *Current Biology*, 22;14(12):R475-7. Review.

*Bibliografia*

- Collett, T.S., y Collett, M. (2002). Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 542-552.
- Cornell, E.H., Heth, C.D. (1983). Spatial Cognition: gathering strategies used by preschool children. *Journal of Experimental Child Psychology*, 35, 93-110.
- Cressant, A., Muller, R.U., Poucet, B. (1997). Failure of centrally placed objects to control the firing fields of hippocampus place cells. *Journal of Neurosciences*, 17, 2531-2542.
- Czurko A, Hirase H, Csicsvari J, Buzsaki G. 1999. Sustained activation of hippocampal pyramidal cells by space clamping in a running wheel. *European Journal of Neuroscience*, 11, 345-352.
- Dabbs, J. M., Chang, E., Strong, R. A., Milun, R. (1998). Spatial ability, navigation strategy, and geographic knowledge among men and women. *Evolution and Human Behavior*, 19, 89-98.
- Day, L. (2003). The Importance of Hippocampus-Dependent Non-Spatial Tasks in Analyses of Homology and Homoplasy. *Brain Behavior Evolution* 2003;62:96-107.
- Deadwyler, S.A., Brunn, T., Hampson, R.E. (1996). Hippocampal ensemble activity during spatial delayed-nonmatch-to-sample performance in rats. *Journal of Neuroscience*, 16, 354-372.
- Deipolyi, A., Santos, L., Hauser, M. D. (2001). The role of landmarks in cotton-top tamarin spatial foraging: Evidence from geometric and non-geometric features. *Animal Cognition*, 4, 99-108.
- DeLoache, J.S., Brown, A.L. (1983). Very young children's memory for the location of objects in a large-scale environment. *Child Development*, 54, 4, 888-97.
- Diamond, A. (1990). Developmental time course in human infants and infant monkeys and the neural bases of inhibitory control in reaching. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 637-676.
- Diamond, A., Towle, C., Boyer, K. (1994). Young children's performance on a task sensitive to the memory functions of the medial temporal lobe in adults: The delayed nonmatching-to-sample task reveals problems that are due to non-memory-related task demands. *Behavioral Neuroscience*, 108(4), 659-680.

- Diwadkar, V.A., MacNamara, T.P. (1997). Viewpoint dependence in scene recognition. *Psychological Science*, 8, 302-307.
- Douglas, R.J. (1975). The development of hippocampal function. En R. Isaacson y K.,H. Pribram (Eds.), *The hippocampus* (2, 327-361). New Cork: Plenum.
- Dudchenko, P.A. (2003). The head direction system and navigation. en: Jeffery, K.J (Ed), *The neurobiology of spatial behaviour*. New York, Oxford University Press.
- Dudchenko, P.A., Goodridge, J.G., Seiterle, D.A., Teube, J.S. (1997). Effects of repeated disorientation on the acquisition of two spatial reference memory tasks in rats: dissociation between the radial arm maze and the Morris water maze. *Journal of Experimental Psychology (Animal Behavior)*, 23, 194-210.
- Dudchenko, P.A., Taube, J.S. (1997). Correlation between head-direction single unit activity and spatial behaviour on a radial arm maze. *Behavioral Neuroscience*, 11, 3-19.
- Eichenbaum, H, Kuperstenin M., Fagan, A. Nagode, J. (1986). Cue-sampling and goal-approach correlates of hippocampal units activity in rats performing and odour-discrimination task. *Journal of Neuroscience*, 7, 716-32.
- Eichenbaum, H. (1992). The hippocampal system and declarative memory in animals. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4, 217-231.
- Eichenbaum, H. (1996). Is the rodent hippocampus just for place? *Current Opinion in Neurobiology*, 6, 187, 195.
- Eichenbaum, H. (1999). The hippocampus and mechanism of declarative memory. *Behavioral Brain Research*; 103, 123-33.
- Eichenbaum, H. (2000). A cortical-hippocampal system for declarative memory. *Nature Reviews*, 1, 41-50.
- Eichenbaum, H., Cohen, N.J. (2001). *From Conditioning to Conscious Recollection: Memory Systems of the Brain*. Oxford University Press.
- Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood,E., Shapiro, M., Tanila, H. (1999). The Hippocampus, Memory, and Place Cells: Is It Spatial Memory or a Memory Space? *Neuron*, 23, 209–226.



## Bibliografia

- Eichenbaum, H., Fagan, A., Cohen, N.J. (1986). Normal olfactory discrimination learning set and facilitation of reversal learning after medial-temporal damage in rats: implications for an account of preserved learning abilities in amnesia. *Journal of Neuroscience*, 6, 1876-1884.
- Eichenbaum, H., Otto, T., Cohen, N.J. (1992). The hippocampus- what does it do? *Behavioral and Neural Biology*, 57, 2-36.
- Eichenbaum, H., Otto, T., Cohen, N.J. (1994). Two functional components of the hippocampal memory system. *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 449-518.
- Eichenbaum, H., Stewart, C., Morris, R.G.M. (1990). Hippocampal representation in spatial memory. *Journal of Neuroscience*, 10, 3531-3542.
- Ekstrom, A.D., Jeremy, B., Caplan, J.B., Ho, E., Shattuck, K., Fried, I., Kahana, M.J. (2005). Human Hippocampal Theta Activity During Virtual Navigation. *Hippocampus*, 15, 881-889.
- Ekstrom, A.D., Kahana, M.J., Caplan, J.B., Fields, T.A., Isham, E.A., Newman, E.L. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature*, 425, 184-188.
- Epstein, R.A. (2008). Parahippocampal and retrosplenial contributions to human spatial navigation. *Trends in Cognitive Sciences*, 12, 388-396.
- Epstein, R.A., Graham, K.S., Downing, P.E. (2003). Viewpoint specific scene representations in human parahippocampal cortex. *Neuron*, 37, 865-877.
- Etaugh, C (1983). Introduction: The influence of environmental factors on sex differences in children's play. En M. B. Liss (Ed.), *Social and cognitive skills: Sex roles and children's play* (pp. 1-19). New York: Academic Press.
- Etienne AS, Jeffery KJ (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 4(2):180-92. Review.
- Etienne, A.S., Teroni, E., Maurer, R., Portenier, V, Saucy, F. (1985). Short-distance homing in a small mammal: the role of exteroceptive cues and path integration. *Experientia*, 41, 122-125.
- Farrell, M.J., Robertson, I.H. (1998). Mental rotation and the automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition*, 24, 227-233.

- Fodor, J.A. (1983). *Modularity of mind: An essay on faculty psychology*. Cambridge, MA: MIT press.
- Font, E., Gómez-Gómez, A.(1991). Spatial memory and exploration in lizards: role of the medial cortex. *Abstracts of the Animal Behavior Society Meeting*. Wilmington, NC.
- Foreman, N., Arber, M., Savage, J. (1984). Spatial memory in preschool children. *Developmental Psychobiology*, 17, 129-137.
- Foreman, N., Cummings, A., Owens, S. (1990a). Locomotion, active choice and spatial memory in children. *Journal of General Psychology*, 117, 215-232.
- Foreman, N., Warry, R., Murray, P. (1990b). Development of reference and working spatial memory in preschool children. *Journal of General Psychology*, 117, 267-276
- Foster, T.C., Castro, C.A., McNaughton, B.L. (1989). Spatial selectivity of rat hippocampal neurons: dependence on preparedness for movement. *Science*, 244, 1580-1582.
- Frank, A.H., Flood, N.C., Overmier, J.B., (1972). Reversal learning in forebrain ablated and olfactory tract sectioned teleost, *Carassius auratus*, *Psychoneurological Sciences*, 26, 149-151.
- 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.
- Galea, L.A.M. y Kimura, D. (1992). Sex differences in route-learning. *Personality and Individual Differences*. 14, 53-65.
- Gallistel, C.R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge. MA: MIT Press.
- Garrad-Cole, F., Lew, A. R., Bremner, J. G., & Whitaker, C. J. (2001). Use of cue configuration geometry for spatial orientation in human infants (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 115, 317–320.
- Gaulin, S.J.C., Fitzgerald, R.W. (1989). Sexual selection for spatial-learning ability. *Animal Behavior*, 37, 322-331.
- Gaulin, S.J.C., Fitzgerald, R.W., Wartell, M.S. (1990). Sex differences in space hability and activity in two vole species (*Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 104, 88-93.

## Bibliografía

- Gibson, B.M., Leichtman, M.D., Kung, D.A., Simpson, M.J. (2007). Use of Landmark Features and Geometry by Children and Adults during a Two-Dimensional Search Task. *Learning and Motivation*, 38, 1, 89-102
- Gilner, S., Mallot, H.A., (1998). Navigation and Acquisition of Spatial Knowledge in a Virtual Maze. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10, 4, 445-463.
- Giurfa, M., Menzel, R. (2003). Human spatial representation derived from a honeybee compass. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 59-60.
- Goldman-Ratik, P.S. (1987). Development of cortical circuitry and cognitive function. *Child Development*, 58, 601-622.
- Goldstein, L.H. (1989). Cognitive mapping after unilateral temporal lobectomy. *Neuropsychologia*, 27, 167-77.
- Golob, E.J., Stackman, R.W., Wong, A.C., Taube, J.S. (2001). On the behavioral significance of head direction cells: neural and behavioral dynamics during spatial memory task. *Behavioral Neuroscience*, 115, 285-304.
- Golob, E.J., Taube, J.S. (1997). Head direction cells and episodic spatial information in rats without a hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 7645-7650.
- Good, M. (1987). The effects of hippocampal-area parahippocampalis lesions on discrimination learning in the pigeon. *Behavioral Brain Research*, 31, 207-220.
- Good, M., Honey, R.C. (1991). Conditioning and contextual retrieval in hippocampal rats. *Behavioral Neuroscience*, 105, 499-509.
- Goodale, M.A. (1983). Neural mechanism of visual orientation in rodents: targets versus places. En A. Hein y M. Jeannerod (Eds.), *Spatially oriented behavior* (pp.35-67). New York: Springer-Verlag.
- Goodale, M.A., Carey, D.P. (1990). The role of the cerebral cortex in visuomotor control. En B. Kolb y R.C. Tees (eds.). *The cerebral cortex of the rat* (pp 309-340). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Goodridge, J.P., Dudchenko, P.A., Worboys, K.A., Golob, E.J., Taube, J.S. (1998). Cue control and head direction cells. *Behavioral Neuroscience*, 112, 749-761.

- Goodridge, J.P., Taube, J.S. (1995). Preferential use of the landmark navigational system by head direction cells in rats. *Behavioral Neuroscience*, 109, 49-61.
- Gothard, K.M., Skaggs, W.E., Moore, K.M., McNaughton, B.L. (1996). Binding of hippocampal CA1 neural activity to multiple reference frames in a landmark-based navigation task. *Journal of Neuroscience*, 16, 823-835.
- Gouteux, S., Spelke, E. (2001). Children use geometry and landmarks to reorient in an open space. *Cognition*, 81, 119-148.
- Gouteux, S., Thinus-Blanc, Vauclair, J., C. (2001). Rhesus monkeys use geometric and non geometric information during a reorientation task. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130, 505-519.
- Gouteux S., Vauclair, J., Thinus-Blanc, C. (2001). Reorientation in small-scale environment by 3-, 4-, and 5-year-old children. *Cognitive Development*, 16, 853-869.
- Granon, S., Poucet, B. (1995). Medial prefrontal lesions in the rat and spatial navigation. Evidence for impaired planning. *Behavioral Neuroscience*, 109, 3, 474-484.
- Granon, S., Save, E., Buhot, M.C., Poucet, B. (1996). Effortful information processing in a spontaneous spatial situation by rats with medial prefrontal lesions. *Behavioral Brain Research*, 78, 2, 147-154.
- Granon, S., Vidal, C., Thinus-Blanc, C., Changeux, J.P., Poucet, B. (1994). Working memory, response selection, and effortful processing in rats with medial prefrontal lesions. *Behavioral Neuroscience*, 108, 5, 883-891.
- Greene, C.M., Cook, R.G. (1997). Landmark geometry and identity controls spatial navigation in rats. *Animal Learning and Behavior*, 25, 312-323.
- Grisham, W., Powers, A.S. (1990). Function of the dorsal and medial cortex of turtles in learning. *Behavioral Neuroscience*, 103, 991-997.
- Gross, C.G., y Graciano, M.S.A. (1995). Multiple representations of space in the brain. *Neuroscientist*, 1, 43-50.
- Guay, R. B., McDaniel, E. D. (1977). The relationship between mathematics achievement and spatial abilities among elementary school children. *Journal of Research on Mathematics Education*, 8, 211-215.

*Bibliografía*

- Guazzelli, J.G., Ragozzino, L., Leutgreb, S., Cooper, B.G., Kunz, B., Mizumori, S.J.Y. (2000). Firing correlates of anterior cingulate and medial precentral cortex neurons of the rat. *Soc Neurosci Abstr*, 30, 173-14.
- Halpern, D. F. (1992). *Sex differences in cognitive abilities*. Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Hamilton, D., Sutherland, R.J. (1999). Blocking in human place learning: Evidence from virtual navigation. *Psychobiology*, 27, 453-461.
- Hampson, R.E., Heyeser, J.C., Deadwyler, S.A. (1993). Hippocampal cell firing correlated of delayed match to sample performance in the rat. *Behavioral Neuroscience*, 107, 715-739.
- Harlow, H. F. (1959). The development of learning in the rhesus monkey. *American Scientist*, 47, 459-479.
- Harpern, D.F. (1992). *Sex differences in cognitive abilities*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Hartley, T., King, J., Burgess, N. (2003). Studies of the neural basis of human navigation and memory, en: Jeffery, K.J (Ed). *The neurobiology of spatial behaviour*. New York, Oxford University Press.
- Hazen, N. L., Lockman, J.J., Pick, H.L. (1978). The development of childrens representations of large-scale environments. *Child Developments*, 49, 623-636.
- Heiltman, K.M., Watson, R.T., Valenstein, E. (1985). Neglect and related disorders. En: *Clinical Neuropsychology*, (K.M. Heilman y E. Valenstein, ed.) pp. 131-150. Oxford, Oxford University Press.
- Hermer, L. (1997). Internally coherent spatial memories in a mammal. *Neuroreport*, 8, 1743-1747.
- Hermer, L., Spelke, E.S. (1994). A Geometric Process for Spatial Reorientation in Young Children. *Nature*, 370, 77-79.
- Hermer, L., Spelke, E.S. (1996). Modularity and development: the case of spatial reorientation. *Cognition*, 61, 195-232.
- Hermer-Vazquez, L. (1997). *Cognitive flexibility as it emerges over development and evolution: The case of two navigational tasks in humans*. Tesis doctoral, Cornell University.

- Hermer-Vazquez, L., Moffet, A., Munkholm, P. (2001). Language, space, and the development of cognitive flexibility in humans: the case of two spatial memory tasks. *Cognition*, 79, 263-299.
- Hermer-Vazquez, L., Spelke, E.S., Katsnelson, A. (1999). Sources of flexibility in human cognition: dual-task studies of space and language. *Cognitive Psychology*, 39, 1, 3-36.
- Herrman,, T., Poucet B., Ellen, P. (1985). Spatial problem solving in the rat following medial frontal lesions. *Physiological Psychology*, 13, 21-25.
- Hill, A.J., Brest, P.J. (1981). Effects of deafness and blindness on the spatial correlates of hippocampal unit activity in the rat. *Experimental Neurology*, 74, 204-217.
- Hirsh, R. (1974). The hippocampus and contextual retrieval of information from memory: a theory. *Behavioral Biology*, 12, 421-444.
- Hodges, H. (1996). Maze procedures: the radial-arm and water maze compared. *Cognitive Brain Research*, 3, 167 – 181.
- Holdstock, J.S., Mayes, A.R., Cezayirli, E., Isaac, J.P., Aggleton, J.P. y Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia*, 38, 410-425.
- Horii, A., Takeda, N., Mochizuki, T., Okakura Mochizuki, K., Yamamoto, Y., Yamatodani, A. (1994). Effects of vestibular stimulation on acetylcholine release from rat hippocampus: an in vivo microdialysis study. *Journal of Neurophysiology*, 72, 605-611.
- Hull, C.L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Hupbach, A., & Nadel, L. (2005). Reorientation in a rhombic environment: no evidence for an encapsulated geometric module. *Cognitive Development*, 20, 279–302.
- Huttenlocher, J. (2008). Coding location: the view from toddler studies. *American Psychologist*. 63, 641-8.
- Huttenlocher, J., Newcombe, N. Sandberg, E. (1994). The coding of spatial location in young children. *Cognitive Psychology*, 27, 115-147.
- Huttenlocher, J., Presson, C.C. (1973). Mental rotation and the perspective problem. *Cognitive Psychology*, 4, 277-299.

Bibliografia

- Huttenlocher, J., Presson, C.C. (1979). The coding and transformation of spatial information. *Cognitive Psychology*, 11, 375–394.
- Huttenlocher, J., Vasilyeva, M. (2003). How toddlers represent enclosed spaces. *Cognitive Science*, 27, 749–766.
- Isaacson, R.L. (1972). Neural system of the limbic and behavioral inhibition. En Halloday, J. Y Boakes, R. (Eds). *Behavioral Inhibition*, Academic Press, New York, 479-526.
- Jacobs, J., Kahana, M.J., Ekstrom, A.D., Fried, I. (2007). Brain Oscillations Control Timing of Single-Neuron Activity in Humans. *The Journal of Neuroscience*, 27, 14, 3839 –3844
- Jacobs, L.F., Gaulin, S.J.C, Sherry, D.F., Hofman, G.E. (1990). Evolution of spatial cognition: Sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. *Prodedings of the National Academy of Sciences*, 87, 6349-6352.
- Jacobs, W.H., Thomas, K.G., Laurance, H.G., Nadel, L. (1998). Place learning in virtual space II: topographical relations as one dimension of stimulus control. *Learning and Motivation*, 29, 288-308.
- Jaielo, J.A., Nonneman, A.J., Isaak, W.L., Jackson-Smith, P.A. (1990). Hippocampal lesions impairs rat's performace of nonspatial matching to sample task. *Psychobiology*, 18, 55-62.
- Jarrard, L.E. (1983). Selective hippocampal lesions and behavior: effects of kainic acid lesions on performance of place and cue tasks. *Behavioral Neuroscience*, 97, 873-889.
- Jarrard, L.E. (1986). On the role of the hippocampus in learning and memory in rats. *Behavioral and Neural Biology*, 60, 9-26.
- Jeffery, K.J (2003). *The neurobiology of spatial behaviour*. New York, Oxford University Press.
- Jeffery, K.J., Donnett, J.G., Burgess, N., O'Keefe, J.M. (1997). Directional control of hippocampal place fields. *Experimental Brain Research*, 117, 131-142.
- Johnson, E. S., Meade, A. C. (1987). Developmental patterns of spatial ability: An early sex difference. *Developmental Psychology*, 58, 725-740.
- Judd, S.P., Collett, T.S. (1998). Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature*, 392, 710-714.

- Kamil, A.C., Jones, J.E. (1997). The seed-storing Corvid Clark's nutcracker learns geometric relationships among landmarks. *Nature*, 390, 276-279.
- Keith, J. (1990). *Ontogeny of place learning and memory in the rat*. Unpublished doctoral dissertation, University of Colorado.
- Kelly, D. M., Spetch, M. L. (2004a). Reorientation in a two-dimensional environment: I. Do adults encode the featural and geometric properties of a two-dimensional schematic of a room? *Journal of Comparative Psychology*, 118, 82-94.
- Kelly, D. M., Spetch, M. L. (2004b). Reorientation in a two-dimensional environment: II. Do pigeons (*Columba livia*) encode the featural and geometric properties of a two-dimensional schematic of a room? *Journal of Comparative Psychology*, 118, 384-395.
- Kelly, D., Spetch, M.L., Heth, C. D. (1998). Pigeons' (*Columba livia*) encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 259-269.
- Kelsey, B.A., y Landry, J.E. (1988). Medial septal lesions disrupts spatial mapping ability in rats. *Behavioral Neuroscience*, 102, 289-293.
- Kerns, K. A., Berenbaum, S. A. (1991). Sex differences in spatial ability in children. *Behavior Genetics*, 21, 383-391.
- Kesner R.P., DiMattia, B.V., Crutcher, K.A. (1987). Evidence for neurocortical involvement in reference memory. *Behavioral and Neural Biology*, 47, 40-53.
- Kessels, R.P.C., de Haan, E.H.F., Kappelle, L.J., Postma, A. (2001). Varieties of human spatial memory: a meta-analysis on the effects of hippocampal lesions. *Brain Research Reviews*, 35, 295-303.
- King, J.A., Burgess, J., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus*, 12, 811-820.
- Knierim, J.J., Kudrimoti, H.S., McNaughton, B.L. (1995). Place cells, head direction cells, and the learning of landmark stability. *Journal of Neuroscience*, 15, 1648-1659.



## Bibliografia

- Knierim, J.J., Kudrimoti, H.S., McNaughton, B.L. (1998). Interactions between idiothetic cues and external landmarks in the control of place cells and head direction cells. *Journal of Neurophysiology*, 80, 425-446.
- Kolb, B. (1990). Prefrontal cortex. En B. Kolb y R.C. Tess (Eds.), *The cerebral cortex of the rat* (pp. 437-458). Cambridge, MA: MIT Press.
- Kolb, B., Walkey, J. (1987). Behavioural and anatomical studies of the posterior parietal cortex in the rat. *Behavioural Brain Research*, 23, 127-145.
- Kolb, B., Wishaw, I.D. (192003). *Fundamentals of human neuropsychology*. Worth Publishers, NY.
- Kosslyn, S. M., Ganis, G., Thompson, W. L. (2001). Neural foundations of imagery. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 635-642.
- Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Wraga, M., Alpert, N. M. (2001). Imagining rotation by endogenous versus exogenous forces: Distinct neural mechanisms. *Neuroreport*, 12, 2519-2525.
- Kretschmann, H.J., Kammradt, G., Krauthausen, I., Sauer, B. Wingert, F., (1986). Growth of the hippocampal formation in man. *Bibliotheca Anatomica* 28, 27-52.
- Krimm, M. (1994). *Rôle de l'expérience visuelle précoce et des aires visuelles corticales dans le traitement des informations spatiales*. Tesis doctoral. Université d'Aix-Marseille II.
- Kubie, J.L., Dayyani, S., Sutherland, R.J., Muller, R.U. (1989). Hippocampal lesions disrupt acquisition but not retention of navigational behavior in highly familiar environment. *Society for Neuroscience Abstracts*, 15, 609.
- Kuipers, B., Tecuci, D. G., Stankiewicz, B. J. (2003). The skeleton in the cognitive map: a computational and empirical exploration. *Environment & Behavior*, 35(1), 81-106.
- Lackner JR, DiZio P (2005). Vestibular, proprioceptive, and haptic contributions to spatial orientation. *Annual Review of Psychology*, 56:115-47. Review.
- Landeau, B., Spelke, Em, Gleitman, H. (1984). Spatial knowledge in a young blind child. *Cognition*, 16, 225-260.
- Lawton, C.A. (1994). Gender differences in way-finding strategies: Relationship to spatial ability and spatial anxiety, *Sex Roles*, 30, 765-79.

- Learmonth, A. E., Nadel, L. (2001). Geometry, landmarks, and different sized spaces. *Paper presented to the Society for Research in Child Development, Minneapolis, Minnesota.*
- Learmonth, A. E., Nadel, L., Newcombe, N.S. (2002). Children's use of landmarks: implications for modularity theory. *Psychological Science*, 13, 337-341.
- Learmonth, A.E., Newcombe, N.S., Huttenlocher, J. (2001). Toddlers' use of metric information and landmarks to reorient. *Journal of Experimental Child Psychology*, 80, 225-244.
- Lee, D. W., Miyasato, L. E. & Clayton, N. S. (1998). Neurobiological bases of spatial learning in the natural environment: neurogenesis and growth in the avian and mammalian hippocampus. *NeuroReport* 9, R15-R27.
- Lee, S. A., Shusterman, A., & Spelke, E. S. (2006). Reorientation and landmark-guided search by young children: Evidence for two systems. *Psychological Science*, 17, 577-582.
- Lehning, M., Leplow, B., Friege, L., Herzog, A., Ferstl, R. (1998). Development of spatial memory and spatial orientation in preschoolers and primary schools children. *British Journal of Psychology*, 89, 463-480.
- Leonard, B y Mc Naughton, B.L. (1990). Spatial representation in the rat: Conceptual, behavioral and neurophysiological perspectives. En *Neurobiology of Comparative Cognition*, Kesner y Olton. Eds., pp. 363-422, L. Erlbaum. Hillsdale, NJ.
- Leplow, B. (1994). *Diesseits von Raum und Zeit. Zur Neuropsychologie der räumlichen Orientierung*, Kiel: Habilitationsschrift.
- Leutgeb, S., ragozzino, K.E., Mizumori, S.J.Y. (2000). Convergence of head direction and place information in the CA1 region of hippocampus. *Neuroscience*, 100, 11-19.
- Lever C; Cacucci, F; Wills TJ; Burton S; McClelland; burgués N; O'Keefe J (2003). Spatial coding in the hippocampal formation: input, information type, plasticity and behavior. En: *The neurobiology of spatial behaviour* (Jeffery KJ, ed) pp.199-225. Oxford. Oxford University Press.
- Lever, C., Wills, T., Cacucci, F., Burgess, N., O'Keefe, J. (2002). Long-term plasticity in hippocampal place-cell representations of environmental geometry. *Nature*, 416, 90-94.

Bibliografía

- Levine, D. N., Warach, J., Farah, M.J. (1987). Two visual systems in mental imagery: Dissociation of “what” and “where” in imagery disorders due to bilateral posterior cerebral lesions. *Neurology*, 35, 1010-1015.
- Levinson, S.C. (2003). *Space in language and cognition: Explorations in cognitive diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lim, C., Mufson, E.J., Kordower, J.H., Blume, H.W., Madsen, J.R., Saper, C.B (1997). Connections of the hippocampal formation in humans: II. The endfolial fiber pathway. *The Journal of Comparative Neurology*, 385, 3, 352-371
- Linn, M.C., Petersen, A.C. (1985). Emergence and characterization of sex differences in spatial ability: A meta-analisis. *Child Development*, 56, 1479-1498.
- Loomis, J.M., Klatzky, r.L., Colledge, R.G., Cicinelli, J.G., Pellegrino, J.W., Fry, P.A. (1993). Nonvisual navigation by blind and sighted: Assessment of path integration ability. *Journal of Experimental Psychology: General*, 122, 73-91.
- López, J.C., Broglio, C., Rodríguez, F., Thinus-Blanc, C., Salas, C. (1999). Múltiple Spatial Learning Strategies in Goldfish (*Carasius Auratus*). *Animal Cognition*, 2, 109-120.
- Losier, B.J., Klein, R.M. (2001). A review of the evidence for a disengage deficit following parietal lobe damage. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 25, 1, 1-13
- Lourenco S.F., Huttenlocher, J. (2006). How do young children determine location? Evidence from disorientation tasks. *Cognition*, 100, 511–529.
- Lourenco, S.F., Huttenlocher, J. (2008). The representation of geometric cues in infancy. *Infancy*, 13, 2, 103-127.
- Maaswinkel, H., Jarrard, L.E., Whishaw, I.Q. (1999). Hippocampectomized Rats Are Impaired in Homing by Path Integration. *Hippocampus*, 9, 553-561.
- Maccoby, E. G., & Jacklin, C. N. (1974). *The psychology of sex differences*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- MacCoby, E. y Jacklin, C. (1974). *The psychology of sex differences*. Stanford: Stanford University Press.

- Maguire, E.A. (1999). Hippocampal and parietal involvement in human topographical memory: evidence from functional neuroimaging. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Maguire, E.A., Burgess, N. Donnett, J.G-, Frackowiak, R.S.J., Frith, D.D., O'Keefe, J (1998). Knowing where and getting there: a human navigation network. *Science*; 280, 921-4.
- Maguire, E.A., Burgess, N., O'Keefe, J. (1999). Human Spatial Navigation: Cognitive Maps, Sexual Dismorphism and Neural Substrates. *Cognitive Opinion in Neurobiology*, 9, 171-177.
- Maguire, E.A, Gadian, DG, Johnsrude, I.S, Good, C.D, Ashburner, J, Frackowiak, R.S, Frith, C.D. (2000). Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 11, 8, 4398-403.
- Mangan, P.A., Bolling, L., Franklin, A., Tignor, T., & Nadel, L. (1994). Development of spatial memory abilities in young children. *Society for Neuroscience Abstracts*, 20, 363.
- March, J., Chamizo, V.D., Mackintosh, N.J. (1992). Reciprocal overshadowing between intra-maze and extra-maze cues. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 45B, 49-63.
- Margules, J., Gallistel, C.R. (1988). Heading in the rat: determination by environmental shape. *Learning and Behavior*, 16, 404-410.
- Markus, E.J., Qin, Y-L., Leonard, B., Skaggs, W.E., McNauthon, B.L., Barnes, C.A. (1995). Interactions between location and task affect the spatial and directional firing of hippocampal neurons. *Journal of Neuroscience*, 15, 7079-7094.
- Marmor, G. S. (1975). Development of kinetic images: When does the child first represent movement in mental images? *Cognitive Psychology*, 7, 548-559.
- Marr, D. (1971). Simple memory: a theory of archicortex. *The Philosophical Transactions of The Royal Society of London. Series B*, 262, 23-81.
- Martin, G.M., Harley, G.W., Smith, A.R., Hoyles, E.S., Hynes, C.A. (1997). Spatial disorientation blocks reliable goal localization in a plus maze but does not prevent goal location in the Morris maze. *Journal of Experimental Psychology (Animal Behavior)*, 23, 183-193.

*Bibliografia*

- Mayes, A. R. (1995). Memory and amnesia. *Behavioral Brain Research*, 66, 29-36.
- Mazmanian, D.S., Roberts, W.A. (1983). Spatial memory in rats under restricted viewing conditions. *Learning and Motivation*, 14, 123-139.
- McBurney, D.H., Gaulin, S.J.C., Devineni, T., Adams, C. (1997). Superior spatial memory of women: Stronger evidence for the gathering hypothesis. *Evolution and Human Behavior*, 18, 3, 165-174.
- McClelland, J.L., McNaughton, B.L., O'Reilly, R.C. (1995). Why are there complementary learning systems in the hippocampus and neocortex—insights for from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. *Psychology Review*, 102, 419-457.
- McKee, R.D., Squire, L.R. (1993) On the development of declarative memory. *Journal of Experimental Psychology, Learning, Memory and Cognition*, 19(2):397-404.
- McLaren, I.P.L., Mackintosh, N.J. (2000). An elemental model of associative learning: I. Latent inhibition and perceptual learning. *Animal Learning and behavior*, 28, 211-246.
- McNamara, T.P., Shelton, A.L. (2003). Cognitive maps and the hippocampus. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 333-335.
- McNaughton BL, Battaglia FP, Jensen O, Moser EI, Moser MB (2006). Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *National Review of Neuroscience*. 7(8):663-78.
- McNaughton, B.L., Barnes, C.A., Gerrard, J.L., Jung, M., Knierim, J.J., Kudrimoti, H.S., Qin, Y., Skaggs, W.E., Suster, M., Weaver, K.L. (1986a). Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system. *Journal of Experimental Biology*, 199, 173-185.
- McNaughton, B.L., Barnes, C.A., O'Keefe, J. (1983). The contributions of position, direction and velocity to single unit activity in the hippocampus of freely-moving rats. *Experimental Brain Research*, 52, 41-49.
- McNaughton, B.L., Barnes, C.A., Rao, G., Baldwin, J., Rasmussen, M. (1995). Long-term enhancement of hippocampal synaptic transmission and the acquisition of spatial information. *Journal of Neuroscience*, 6, 563-571.

- McNaughton, B.L., Green, E., Mizumori, S.J.Y. (1986). Representation of body-motion trajectory by rat sensory-motor cortex neurons. *Society For Neuroscience abstracts*, 12, 260.
- McNaughton, B.L., Knierim, J.J., Wilson, M.A. (1995). Vector encoding and the vestibular foundations of spatial cognition: Neurophysiological and computational mechanisms. En: Gazzaniga, M. (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge, M.A: MIT Press. 585-595.
- McNaughton, B.L., Leonard, D., Cheng, L. (1989). Cortical-hippocampal interactions and cognitive mapping: a hypothesis based on integration of the parietal and inferotemporal pathways for visual processing. *Psychobiology*, 17, 230-235.
- Menzel, R. (2000). Two spatial memories for honeybee navigation. *Science*, 267, 961-968.
- Menzel, R., Greggers, U., Riley, J.R. (2001). Two spatial memories for honeybee navigation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 267, 961-968.
- Miller, L. K., Santoni, V. (1986). Sex differences in spatial abilities: Strategic and experiential correlates. *Acta Psychologica*, 62, 225-235.
- Miller, N.Y., Shettleworth, S.J. (2007). An associative model of geometry learning. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavioral Process*. 33, 191-212.
- Miller, S., Potegal, M., Abraham, L. (1983). Vestibular involvement in a passive transport and return task. *Physiological Psychology*, 11, 1-10.
- Milner, A.D., Dijkerman, H.C., Carey, D.P. (1999). Visuospatial processing in a pure case of visual-form agnosia. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Milner, A.D., Goodale, M.A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford, Oxford University Press.
- Milner, B. (1968). Visually-guided maze learning in man: Effects of bilateral hippocampal, bilateral frontal, and unilateral cerebral lesions. *Neuropsychologia*, 3, 317-338.

## Bibliografia

- Milner, B. (1970). Memory and the temporal regions of the brain. In *Biology of Memory*, editado por K.H. Pribram y D.E. Broadbent. New York: Academic Press.
- Milner, B., Corkin, S., Teuber, H.L. (1968). Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14 year follow-up study of H.M. *Neuropsychologia*, 6, 317-338.
- Mittelstaedt, M.L., Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67, 566-567.
- Mizumori, S.J.Y., McNaughton, B.L., Barnes, C.A., Fox K.B. (1989). Preserved spatial coding in hippocampal CA1 pyramidal cells during reversible suppression of CA3c output: Evidence for pattern completion in hippocampus. *Journal of Neurosciences*, 9, 3915-3928.
- Mizumori, S.J.Y., Ragozzino, K.E., Cooper, B.G. (2000). Location and head direction representation in the dorsal striatum of rats. *Psychobiology*, 28, 4, 441-462.
- Mizumori, S.J.Y., Williams, J.D. (1993). Directionally selective mnemonic properties of neurons in the lateral dorsal nucleus of the thalamus of rats. *Journal of Neurosciences*, 13, 4015-4028.
- Moffat, S., Hampson, E., Hatzipantelis, M. (1998). Navigation in a "Virtual" Maze: Sex Differences and Correlation With Psychometric Measures of Spatial Ability in Humans. *Evolution and Human Behavior*, Volume 19, Issue 2, Pages 73-87.
- Moffat, S., Resnick, S.M. (2002). Effects of age in virtual environment place navigation and allocentric cognitive mapping. *Behavioral Neuroscience*, 116, 5, 851-59.
- 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., J.N.P., Rawlins, O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, 297, 681-683.
- Morris, R.G.M., Hagan, J.J., Rawlins, J.N.P. (1986). Allocentric spatial learning by hippocampectomized rats: A further test of the spatial mapping and working memory theories of hippocampal function. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 38B, 365-395.

- Morris, R.G.M., Nunn, J.A., Abrahams, S. Feigenbaum, J.D., Recce, M (1999). The hippocampus and spatial memory in humans. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Morrongiello, B.A., Timmey, B., Humphrey, K., Anderson, S., Skory, C. (1995). Spatial knowledge in blind and sighted children. *Journal of Experimental Child Psychology*, 59, 211-233.
- Mrzljak, L., Uilings, H., Van Eden, C., Judas, M. (1990). Neuronal development in human prefrontal cortex in prenatal and postnatal stages. *Progress in Brain Research*, 85, 185-222.
- Muller, R.A. (1996). A quarter of a century of place cells. *Neuron*, 17, 813-832.
- Muller, R.A., Kubie, J.L. Rank, J.B. (1987). Spatial firing patterns of hippocampal complex-spike cells in a fixed environment. *Journal of Neuroscience*, 7, 1935-1950.
- Muller, R.U., Kubie, J.L. (1987). The effects of changes in the environment on the spatial firing of hippocampal complex-spike cells. *Journal of Neuroscience*, 7, 1951-1968.
- Nadel, L. (1991). The Hippocampus and Space Revisited. *Hippocampus*, 1, 3, 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. (1995). The psychobiology of spatial behavior: The hippocampal formation and spatial mapping. En E. Alleva, H.-P. Lipp, L. Nadel, A. Fasolo and L. Ricceri (Eds.) *Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings: Possibilities and Perspectives*, Kluwer Press.
- Nadel, L., Eichenbaum, H. (1999). Introduction to the spatial issue on place cells. *Hippocampus*, 9, 341-345.
- Nadel, L., Hardt, O. (2004). The spatial brain. *Neuroscychology*, 18, 473-476.
- Nadel, L., MacDonald, L. (1980). Hippocampus: cognitive map or working memory. *Behavioral and Neural Biology*, 29, 405-409.



*Bibliografia*

- Nardini, M., Burgess, N., Breckenridge, K., Atkinson, J. (2006). Differential developmental trajectories for egocentric, environmental and intrinsic frames of reference in spatial memory. *Cognition* 101, 153-172.
- Nemanic, S., Alvarado, M.C., Bachevalier, J. (2004). The Hippocampal/Parahippocampal Regions and Recognition Memory: Insights from Visual Paired Comparison versus Object-Delayed Nonmatching in Monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 25, 24(8):2013-2026.
- Newcombe, N., Huttenlocher, J. (2003) *Making Space: the Development of Spatial Representation and Reasoning*, MIT Press.
- Newcombe, N., Huttenlocher, J., Bullock Drummey, A., Wiley, J.G. (1998). The development of spatial location coding: place learning and dead reckoning in the second and third years. *Cognitive Development*, 13, 185-200.
- Newman, E.L., Caplan, J.B., Kirschen, M.P., Korolev, I.O., Sekuler, R., Kahana, M.J. (2007). Learning your way around town: How virtual taxicab drivers learn to use both layout and landmark information. *Cognition*, 104, 231–253.
- O’Keefe, J, Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon Press.
- O’Keefe, J, Nadel, L. (1979). Precs of O’Keefe and Nadel’s the Hippocampus as a Cognitive Map. *Behavioral Brain Science*, 2, 487-533.
- O’Keefe, J. (1993). Kant and the sea-horse. In: Eilan, N. Brewer, B., McCarthy, R. Editors. *Spatial representation: problems in philosophy and psychology*. Oxford: Blackwell. P 43-64.
- O’Keefe, J. (1994). An allocentric spatial model for the hippocampal cognitive map. *Hippocampus*, 1, 230-235.
- O’Keefe, J. (1994). Cognitive Maps in Infants? *Nature*, 370, 7.
- O’Keefe, J., Burgess, N. (1996). Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*, 381, 425-428.
- O’Keefe, J., 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., Dostrovsky, T. (1971). The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat. *Brain Research*, 34, 171-175.
- O'Keefe, J., Speakman, A. (1987). Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 68, 1-27.
- O'Keefe J (2007). Hippocampal neurophysiology in the behaving animal. En Andersen P, Morris R, Amaral D, Bliss T O'Keefe J(eds) *The hippocampus book*. Pp-475-548. Oxford, Oxford UNiversity Press.
- Okaichi, H. (1987). Performance and dominant strategies on place and cue tasks following hippocampal lesions in rats. *Psychobiology*, 15, 58-63.
- Olson C.R., Gettner, S.N. (1996). Representation of object-centered space in the primate frontal lobe. *Cognitive Brain Research*, 5, 147-156.
- Olson, C.R., Gettner, S.N., Tremblay, L. (1999). Representation of allocentric space in the monkey frontal lobe. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Olton, D.S. (1982). Spatially organized behaviors of animals: behavioral and neurological studies. En Potegal, M. (Ed.), *Spatial Abilities: Development and Physiological Foundations*. San Diego. Academic Press.
- Olton, D.S., Becker, J.T y Handelmann, G. E. (1979). Hippocampus, space and memory. *Behavioral and Brain Sciences*, 2, 313-366.
- Olton, D.S., Branch, M., Best, P. (1978). Spatial correlates of hippocampal unit activity. *Experimental Neurology*, 58, 387-409.
- Olton, D.S., Feustle, W. (1981). Hippocampal function required for non-spatial memory. *Experimental Brain Research*, 41, 380-389.
- Olton, D.S., Meck, W.H., Church, R.M. (1987). Separation of hippocampal and amygdaloid involvement in temporal memory dysfunction. *Brain Research*, 404, 180-188.
- Olton, D.S., Papas, B.C. (1979). Spatial memory and hippocampal function. *Neuropsychologia*, 17, 669-682.

*Bibliografia*

- Olton, D.S., Wenk, G.L., Church, R.M., Meck, W.H. (1988). Attention and the frontal cortex as examined by simultaneous temporal processing. *Neuropsychologia*, 26, 307-318.
- Ossenkopp, K.P., Hargreaves, E.L. (1993). Spatial learning in a enclosed eight-arm radial maze in rats with sodium arsenite-induced vestibular labyrinthectomies. *Behavioral Neural Biology*, 59, 253-257.
- Otto, T., Eichenbaum, H. (1992). Neuronal activity of the hippocampus during delayed nonmatch to sample performance in rats: evidence for hippocampal processing in recognition memory. *Hippocampus*, 2, 323-334.
- Overman WH, Bachevalier J, Sewell F, Drew J. (1993). A comparison of children's performance on two recognition memory tasks: delayed nonmatch-to-sample versus visual paired-comparison. *Developmental Psychobiology*, 26(6), 345-357.
- Overman, W.H., Bachevalier, J., Miller, M., Moore, K. (1996). Children's Performance on "Animal Tests" of Oddity: Implications for Cognitive Processes Required for Tests of Oddity and Delayed Nonmatch to Sample. *Journal of Experimental Child Psychology*, 62, 2, 223-242.
- Overman, W.H., Bachevalier, J., Schuhmann, E., Ryan, P. (1996). Cognitive gender differences in very young children parallel biologically based cognitive gender differences in monkeys. *Behavioral Neuroscience*, 110 (4), 673-684.
- Overman, W.H., Pate, B.J., Moore, K. Y Peuster, A. (1996). Ontogeny of place learning in children as measured in the radial arm maze, Morris search task and open field task. *Behavioral Neuroscience*, 110, 6, 1205-28.
- Pallis, C.A. (1955). Impaired identification of faces and places with agnosia for colors. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 18, 218-224.
- Pascalis, O., Bachevalier, J. (1999). Neonatal aspiration lesions of the hippocampal formation impair visual recognition memory when assessed by paired-comparison task but not by delayed nonmatching-to-sample task. *Hippocampus*, 9, 6, 609-616.
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Collette, F., Perrin, F., Reggers, J., Phillips, C., Degueldre, C., Del Fiore, G., Aerts J.(2004). Are Spatial Memories Strengthened in the Human Hippocampus during Slow Wave Sleep?. *Neuron*, 44, 3, 535-545

- Peruch, P., Vercher, J.L., Gaultier, M.G. (1995). Acquisition of spatial knowledge though visual exploration of simulated environments. *Ecological Psychology*, 7, 1-20.
- Peterson, E. (1980). Behavioral studies of telencephalic function in reptiles. En Ebbesson, S.O.E. (Ed.). *Comparative Neurology of the Telencephalon*. New York. Plenum Press, 343-388.
- Piaget, J., Inhelder, B. (1948). La representation de l' espace chez l' enfant. Paris. Presses Universitaires de France.
- Piggott, S., Milner, B. (1990). Memory for different aspects of complex visual scenes afther righth anterior temporal lobectomy. *Society of. Neurosciences Abstract*, 16, 25.
- Posner, M.I., Petersen, S.E., Fox, P.T., Raichle, M.E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, Vol. 240, 4859, 1627 - 1631
- Potegal, M., Day, M.J., Abraham, J. (1977). Maze orientation, visual and vestibular cues in two-maze spontaneous alternation of rats. *Physiological Psychology*, 5, 414-420.
- Poucet, B. (1989). Object exploration, habituation and response to a spatial change in rats following septal or medial frontal cortical damage. *Behavioral Neuroscience*, 103, 1009-1016.
- Poucet, B. (1990). A further characterization of the spatial problem-solving deficit induced by lesions of the medial frontal cortex in the rat. *Behavioural Brain Research*, 41, 229-337.
- Poucet, B. (1993). Spatial cognitive Maps in animals: New hypoteses en their structure and neural mechanisms. *Psychological Review*, 100, 163-182.
- Poucet, B., Herrmann, T. (1990). Septum and medial frontal cortex contribution to spatial problem solving. *Behavioral Brain Research*, 37, 269-280.
- Poucet, B., Herrmann, T., Buhot, M.C. (1991). Effects of short-lasting inactivation of the ventral hippocampus and medial septum on long-term and short-term acquisition of spatial information in rats. *Behavioral Brain Research*, 44, 53-65.

## Bibliografía

- Pozzo, T., Berthoz, A., LeFort, L., Vitte, E. (1991). Head stabilization during various locomotor tasks in humans. II. Patients with bilateral peripheral vestibular deficits. *Experimental Brain Research*, 85, 208-217.
- Qin, Y.-L., McNaughton, B.L., Skaggs, W.E. Barnes, C.A., (1995). Reactivation during sleep of cortico-cortical and hippocampo-cortical correlation states from preceding behavior. *Society of Neurosciences Abstracts*, 21, 941
- Qin, Y.-L., McNaughton, B.L., Skaggs, W.E. Barnes, C.A., Suster, M.S., Weaver, K.L., Gerrard, L.J. (1996). Interaction between hippocampus and neocortex in the replay of temporal sequences during sleep. *Society of Neurosciences Abstracts*, 22, 1872.
- Quirk, G.J. Muller, R.U., Kubie, J.L. (1990). The firing of hippocampal place cells in the dark depends on the rat's recent experience. *Journal of Neuroscience*, 10, 2008-2017.
- Raffaele, K.C., Olton, D.S. (1988). Hippocampal and amygdaloid involvement in working memory of nonspatial stimuli. *Behavioral Neuroscience*, 102, 349-355.
- Ramírez-Amaya, V., Escobar, M.I., Chao, V., Bermúdez-Rattoni, F. (1999). Synaptogenesis of mossy fibers induced by spatial watermaze overtraining. *Hippocampus*, 9, 6, 631-636.
- Ramos, J.M.J. (2002). ¿Es necesario el hipocampo para el aprendizaje espacial?. *Revista de Neurología*. 34, 12, 1142-1151.
- Ranck, J.B. Jr. (1984). Head direction cells in the deep layer of dorsal presubiculum in freely moving rats. *Society for Neuroscience Abstracts*, 10, 599.
- Ratliff, K. R., & Newcombe, N. S. (2008). Is language necessary for human spatial reorientation? Reconsidering evidence from dual task paradigms. *Cognitive Psychology*, 56, 2, 142-163
- Rawlins, J.N.P. (1985). Associations across time: The hippocampus as a temporary memory store. *Behavioral and Brain Sciences*, 8, 479-496.
- Redhead, E.S., Roberts, A.D.L., Good, M., Pearce, J.M. (1997). Interaction between piloting and beacon homing by rats in a swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 340-350.
- Redish, A.D. (1999). *Beyond the Cognitive Map: Cells to Episodic Memory*, MIT Press.

- Reep, R.L., Goodwin, G.S., Corwin, J.V. (1990). Topographic organization in the cortical connections of medial agranular cortex in rats. *Journal of Comparative Neurology*, 294, 262-280.
- Restle, F. (1957). Discrimination of cues in mazes: A resolution of the place-vs-response question. *Psychological Review*, 65, 77-91.
- Rieser, J. J., & Rider, E. A. (1991). Young children's spatial orientation with respect to multiple targets when walking without vision. *Developmental Psychology*, 27, 97-107.
- Rieser, J.J. (1989). Access to knowledge of spatial structure at novel points of observation. *Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition* . 15, 1157-1165.
- Robertson, R.G., Rolls, E.T., Georges-Francois, P. (1998). Spatial view cells in the primate hippocampus: effects of removal of view details. *Journal of Neurophysiology*, 79, 1145-1156.
- Robertson, R.G., Rolls, E.T., Georges-Francois, P., Panceri, S. (1999). Head direction cells in the primate pre-subiculum. *Hippocampus*, 9, 206-219.
- Rodríguez, F. Broglio C. Durán E, Gómez A & Salas, C. (2006). Neural mechanisms of learning in teleost fishes. En Culum, Brown, Kevin Laland and Jens Krause (Eds): *Fish Cognition and Behaviour*. pp. 243-277. *Blackwell Publishing Ltd* Oxford. ISBN-13: 978-14051-3429-3.
- Rodríguez, F., Durán, E., Vargas, J.P., Torres, B., Salas, C. (1994). Performance of goldfish trained in allocentric and egocentric maze procedures suggest the presence of a cognitive mapping system in fishes. *Animal Learning & Behavior*, 22, 409-420.
- Rolls, E.T., O'Mara, S.M. (1995). View responsive neurons in the primate hippocampal complex. *Hippocampus*, 5, 409-424.
- Rosetti, Y. (1998). Implicit short-lived motor representations of space in brain damaged and healthy subjects. *Consciousness and Cognition*, 7, 520-558.
- Roskos-Ewoldsen, B., MacNamara, T.P., Shelton, A., Carr, W. (1998). Mental representations of large and small spatial layouts are orientation dependent. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 24, 215-226.

## Bibliografía

- Ross, E.D. (1980). Sensory-specific and fractional disorders of recent memory in man I: Isolated loss of visual recent memory. *Archives of Neurology*, 37, 193-200.
- Ross, R.T., Orr, W.B., Holland, P.C., Berger, B.W. (1984). Hippocampectomy disrupts acquisition and retention of learned conditional responding. *Behavioral Neuroscience*, 98, 211-225.
- Rottenberg, A., Muller, R. U., (1999). Variable place-cell coupling to a continuously viewed stimulus: evidence that the hippocampus acts as a perceptual system. En N. Burgess, K.J. Jeffery, J O'keefe (Eds.), *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Oxford University Press.
- Rudy, J. W. (1991). Elemental and configural associations, the hippocampus and development. *Developmental Psychobiology*, 24, 221–236.
- Rudy, J. W., Stadler-Morris, S., & Albert, P. (1987). Ontogeny of spatial navigation behaviors in the rat: Dissociation of “proximal”-and “distal”-cue-based behaviors. *Behavioral Neuroscience*, 101, 62–73.
- Rudy, J., Sutherland, R.J. (1995). Configural associations theory and the hippocampal formation: and appraisal and reconfiguration. *Hippocampus*, 5, 208-216.
- Sakurai, Y. (1994). Involvement in auditory cortical and hippocampal neurons in auditory working memory and reference memory in the rat. *Journal of Neuroscience*, 14, 2606-2623.
- Salas, C., Broglio, C., Durán, E., Gómez, A. y Rodríguez F. (2008). Spatial learning in fish. En: R. Menzel (Ed) *Learning Theory and Behavior Vol (1) of Learning and Memory: A Comprehensive Reference*. J.H. Byrne (Editor) pp. 499-528. *Oxford. Elsevier*, ISBN; 0-12-370504-5
- Salas, C., Broglio, C., Rodríguez, F. (2003). Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: Conservation across diversity. *Brain Behavior and Evolution*, 62, 72-82.
- Salas, C., Broglio, C., Rodríguez, F., López, J.C., Portavella, M., Torres, B. (1996a). Telencephalic Ablation in Gold Fish Impairs Performance in a "Spatial Constancy" Problem, but not in a Cued One. *Behavioral Brain Research*, 79, 123-200.

- Salas, C., Broglio, C., Rodriguez, G., López, J.C., Portabella, M., Torres, B. (1996b). Telencephalic ablation in goldfish impairs performance in a spatial constancy problem but not in a cued one. *Behavioral Neuroscience*, 110, 1-16.
- Sandstrom, N.J., Kaufman J., Huettel, S.A. (1998). Males and Females Use Different Distal Cues in a Virtual Environment Navigation Task. *Cognitive Brain Research*, 6, 351-360.
- Save, E., Buhot, M.C., Foreman, M., Thinus-Blanc, C. (1992). Exploratory activity and response to a spatial change in rats with hippocampal or posterior parietal cortical lesions. *Behavioural Brain Research*, 47, 113-127.
- Save, E., Cressant, A., Thinus-Blanc, C., Poucet, B. (1998). Spatial firing of hippocampal place cells in blind rats. *Journal of Neurosciences*, 18, 1818-26.
- Sawrey, K., Keith, R.J., Backes, R.O. (1994). Place learning by three vole species (*Microtus ochrogaster*, *M. Montanus* and *M. pennsylvanicus*) in the Morris swim task. *Journal of Comparative Psychology*, 108, 179-188.
- Schenk, F., Grobéty, M.C., Lavenex, P., Lipp, H.P. (1995). Dissociation Between Basic Components of Spatial Memory in Rats. *Behavioral Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings*. 277-300. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Seress, L. (1992). Morphological variability and developmental aspects of monkey and human granule cells: differences between the rodent and primate dentate gyrus. *Epilepsy Res. Suppl. 7*. En: C.E. Ribak, Editor, *The dentate gyrus and its role in seizures*, Elsevier Science Publishers B.V, Amsterdam (1992), pp. 3-28.
- Sharp, P.E., Blair, H.T., Tzanetos, D.B., (1995). Influences of vestibular and visual motion information on the spatial firing patterns of hippocampal place cells. *Journal of Neuroscience*, 15, 173-189.
- Sharp, P.E., Tinkelman, A., Cho, J. (2001). Angular velocity and head direction signals recorded from the dorsal tegmental nucleus of Gudden in the rat: implications for path integration in the head direction cell circuit. *Behavioral Neurosciences*, 115, 3, 571-588.
- Shelton, A.L., McNamara, T.P. (1997). Multiple views of spatial memory. *Psychonomic Bulletin & Review*. 4, 102-106.



Bibliografia

- Sherry, D. F., Jacobs, L. F., & Gaulin, S. J. C. (1992). Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neuroscience*, 15, 298–303.
- Sherry, D.F., Jacobs, L.F., Gaulin, S.J.C. (1992). Spatial memory and adaptative specialization of the hippocampus. *Trends in Neuroscience*, 15, 298-303.
- Sherry, D.F., Krebs, J.R., Cowie, R.J. (1992). Memory for the location of stored food in marsh tits. *Animal Behavior*, 29, 1260-1266.
- Sherry, D.F., Vaccarino, A.L. (1989). Hippocampus and memory for food caches in Black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, 103, 308-318.
- Siegel, A. W., White, S. H. (1975). The development of spatial representations of large-scale environments. *Advances in Child Development and Behavior*, 10, 9–55.
- Simic, G., Kostovic, I., Winblad, B., Bodganivic, N. (1997). Volume and Number of Neurons of the Human Hippocampal Formation in Normal Aging and Alzheimer's Disease. *The Journal of Comparative Neurology*, 379, 482–494.
- Simons, D. J., & Wang, R. F. (1998). Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science*, 9, 315–320.
- Simons, D.J., Wang, R.F. (1998). Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science*, 9, 315-320.
- Skaggs, W.E., Knerim, J.J., Kudrimoti, H.S., McNaughton, B.L. (1995). A model of the neural basis of the rat's sense of direction. In Tesauro, D., Touretzky, D.S., Leng, T.K. (Eds.), *Advances Neural Information Processing Systems*, 7, pp. 173-180. Cambridge, MA: MIT Press.
- Skelton, Ronald R.W., Ross, S.P., Nerad, L., Livingstone, S.A. (1996). Human spatial navigation deficits after traumatic brain injury shown in the arena maze, a virtual Morris water maze. *Brain Injury*, 20, 2, 189-203.
- Sluzenski, J., Newcombe, N., Ottinger, W., (2004). Changes in reality monitoring and episodic memory in early childhood. *Developmental Science*, 7, 2, 225-245.
- Smith, A.D., Gilchrist, I.D., Cater, K., Ikram, N., Nott, K., Hood, B.M. (2008). Reorientation in the real world: The development of landmark use and integration in a natural environment. *Cognition*, 107 (2008) 1102–1111.

- Smith, M.L., Milner, B. (1989). Right hippocampal impairment in the recall of spatial location: Encoding deficit or rapid forgetting. *Neuropsychologia*, 27, 71-81.
- Smith, P.F., (1989). Vestibular-hippocampal interactions. *Hippocampus*, 7, 465-471.
- Smulders, T. V., Sasson, A. D., DeVogd, T. J. (1995). Seasonal variation in hippocampal volume in a food-storing bird, the black-capped chickadee. *Journal of Neurobiology*. 27, 15–25.
- Sovrano, V. A., Bisazza, A., Vallortigara, G. (2002). Modularity and spatial orientation in a simple mind: Encoding of geometric and nongeometric properties of a spatial environment by fish. *Cognition*, 85, 51–59.
- Sovrano, V. A., Bisazza, A., Vallortigara, G. (2003). Modularity as a Fish (*Xenotoca eiseni*) Views It: Conjoining Geometric and Nongeometric Information for Spatial Reorientation. *Journal of Experimental Psychology*, Vol. 29, No. 3, 199–210.
- Sovrano, V. A., Bisazza, A., Vallortigara, G. (2007). How fish do geometry in large and in small spaces. *Animal Cognition*, Vol 10, 47-54.
- Sowel, E., Thomsom, P., Holmes, C., Bath, R., Jernigan, T., Toga, A. (1999). Localizing age-related changes in brain structure between childhood and adolescence using statistical parametric mapping. *Neuroimage*, 9, 587-597.
- Spence, K. W. (1952). The nature of the response in discrimination learning. *Psychological Review*, 59, 152–160.
- Spetch, M.L., Kelly, D.M., Lechelt, D.P. (1998). Encoding of Spatial Information in Images of an Outdoor Scene by Pigeons and Humans. *Animal Learning & Behavior*, 26, 1, 85-102.
- Squire, L.R. (1992a). Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys and humans. *Psychological Review*, 99, 195-231.
- Squire, L.R. (1992b). Declarative and nondeclarative memory: Multiple brain systems supporting learning and mamory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4, 232-243.
- Squire, L.R., Knowlton, B., Musen, G. (1993). The structure and organization of memory. *Annual Review of Psychology*, 44, 453-495.

*Bibliografia*

- Stackman, R.W., Clark, A.S., Taube, J.S. (2002). Hippocampal spatial representations require vestibular input. *Hippocampus*, 12, 291-303.
- Stackman, R.W., Herbert, A.M., (2002). Rats with vestibular lesions require a visual landmark for spatial navigation. *Behavioral Brain Research*, 128, 27-40.
- Stackman, R.W., Taube, J.S. (1997). Fire properties of head direction cells in the rat anterior thalamic neurons: dependence on vestibular input. *Journal of Neuroscience*, 17, 4349-4358.
- Sutherland, R.J. (1987). Some limitations on the use of distal cues in place navigation by rats. *Psychobiology*, 15, 48-57.
- Sutherland, R.J., Rudy, J.W. (1989). Configurational associative theory: the role of the hippocampal formation in learning, memory and amnesia. *Psychobiology*, 17, 129-44.
- Sutherland, R.J., McDonald, R.J., Hill, C.R., Rudy, J.W. (1989). Damage to the hippocampal formation in rats selectively impairs the ability to learn cue relationships. *Behavioral Brain Research*, 52, 331- 356.
- Suzuki, S., Augerinos, G., Black, A.H. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, 11, 1-18.
- Takahashi, N., Kawamura, M., Shiota, J., Nasahata, N., Hirayama, K (1997). Pure topographic disorientation due to a right retrosplenial lesion. *Neurology*, 49, 464-469.
- Taube, J.S. (1995). Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *Journal of Neurosciences*, 15, 70-86.
- Taube, J.S. (1998). Head direction cells and the neuropsychological basis for a sense of direction. *Progress in Neurobiology*, 51, 525-556.
- Taube, J.S., Burton, H.L. (1995). Head direction cell activity monitored in a novel environment and during a cue conflict situation. *Journal of Neurophysiology*, 74, 1953-1971.
- Taube, J.S., Muller, R.U., Ranck, J.B. (1990). Head direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *Journal of Neurosciences*, 10, 436-447.

- Telford, L., Howard, I.P., Ohmi, M. (1995). Heading judgments during active and passive self-motion. *Experimental Brain Research*, 104, 502-510.
- Teng, E., Squire, L.R. (1999). Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage. *Nature*, 400, 675-677.
- Thinus-Blanc, C. (1996). Animal spatial cognition. *Behavioral and Neural Approaches*. U.K: World Scientific.
- Thinus-Blanc, C., Bouzouba, L., Chaix, K., Chapuis, N., Durup, M., Poucet, B. (1991a). The hippocampus, exploratory activity and spatial memory. En Paillard, J. (Ed.), *Brain and Space*. London. Oxford University Press.
- Thinus-Blanc, C., Krimm, M. (1993). The effects of occipital lesions and duration of early visual deprivation on spatial behaviour in the rat. *The European Journal of Neuroscience*, 6, 596.
- Thinus-Blanc, C., Save, E., Poucet, B., Buhot, M.C. (1991b). The effects of reversible inactivations of the hippocampus on exploratory activity and spatial memory. *Hippocampus*, 1, 365-372.
- Toldi, J., Fehèr, O., Wolf, J.R. (1986). Sensory interactive zones in the rat cerebral cortex. *Neuroscience*, 18, 461-466.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*. 55, 189-208.
- Tommasi, L., Polli, C. (2004). Representation of two geometric features of the environment in the domestic chick (*Gallus gallus*). *Animal Cognition*, 7, 53-59.
- Tong, F.H., Marlin, S.G., Frost, B.J. (1995). Visual-motor integration and spatial representation in a visual virtual environment. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 36, 16-79.
- Ungerleider, L.G., Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. En Ingle, D.J., Goodale, M.A. y Mansfield, R.J.W. (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge MA: The MIT Press.
- Vallortigara, G., Zanforlin, M., Pasti, G. (1990). Geometric modules in animals' spatial representations: A test with chicks (*Gallus gallus*). *Journal of Comparative Psychology*, 104, 248-254.

### Bibliografía

- Vargas, J. P., Lopez, J. C., Salas, C., Thinus-Blanc, C. (2004). Encoding of geometric and featural spatial information by goldfish (*Carassius auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 118, 206–216.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D.G., Watkins, K.E., Connelly, A., Van Paesschen, W., Mishkin, M. (1997). Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science*, 227, 376-380.
- Vicens, P., Redolat, R., Carrasco, M.C. (2003). Aprendizaje espacial y laberinto de agua: metodología y aplicaciones. *Psicothema*, 15, 4, 539-544.
- Vitte, E., Derosier, G., Caritu, Y., Berthoz, A., Hasboun, D., Soulie, D. (1996). Activation of the hippocampal formation by vestibular stimulation: a functional magnetic resonance imaging study. *Experimental Brain Research*, 112, 523-526.
- Voyer, D., Voyer, S., Bryden, M.P. (1995). Magnitude of sex differences in spatial ability: A meta-analysis and consideration of critical values. *Psychological Bulletin*, 117, 250-270.
- Wang, R.F., Hermer, L., Spelke, E.S. (1999). Mechanisms of reorientation and object localization by children: A comparison with rats. *Behavioral Neuroscience*, 113, 475-485.
- Wang, R.F., Simons, D.J. (1999). Active and passive scene recognition. *Cognition*, 70, 191-210.
- Wang, R.F., Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition*, 77, 215-250.
- Wang, R.F., Spelke, E. S. (2002). Human spatial representation: insights for animals. *Trends in Cognitive Sciences*, 6, 9, 376-82.
- Wang, R.F., Spelke, E. S. (2003). Comparative approaches to human navigation. En Jeffery, K.J (Ed): *The neurobiology of spatial behaviour*. New York, Oxford University Press.
- Weatherford, D.L. (1985). Manipulating spatial information from different environments: models to neighbourhoods. In: R. Cohen (Ed). *The development of spatial cognition* (pp 41-71). Hillsdale NJ: Lawrence Erlbaum.

- Weiss C., Kronforts-Collins, M.A., Diesterhoft, J.F. (1996). Activity of hippocampal pyramidal neurons during trace eyeblink conditioning. *Hippocampus*, 6, 192-209.
- Wertlieb, D., Rose, D. (1979). Maturation of maze behavior in preschool children. *Developmental Psychology*, 15, 478-479.
- Whishaw I.Q. (1998). Place learning in Hippocampal rats and the path integration hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 209-20.
- Whishaw IQ (1998). Place learning in hippocampal rats and the path integration hypothesis. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 22(2):209-20. Review.
- Whishaw I.Q., Gorny, B. (1999). Path integration absent in scent-tracking fimbria-fornix rats: evidence for hippocampal involvement in “sense of direction” and “sense of distance” using self-movement cues. *Journal of Neuroscience*, 19, 4662-4673.
- Whishaw, I.Q., Jarrard, L.E. (1998). Evidence for extrahippocampal involvement in place learning and hippocampal involvement in path integration. *Hippocampus*, 6, 513-524.
- Whishaw, I.Q., Tomie, J-A. (1998). Perseveration on place reversals in spatial swimming pool tasks: Further evidence for place learning in hippocampal rats. *Hippocampus*, 7, 361-370.
- Wiener, S.I., Paul, C.A., Eichenbaum, H. (1989). Spatial and behavioral correlates of hippocampal neuronal activity. *Journal of Neuroscience*, 9, 2737-2763.
- Wieraszko, A., Ball, G. (1991). Long-term enhancement of synaptic responses in the songbird hippocampus. *Brain Research*, 528, 102-106.
- Wilson, M.A., McNaughton, B.L. (1993). Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science*, 261, 1055-1058.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R. (1996). Magnetic orientation in birds. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 29–38.
- Winocur, G. (1980). The hippocampus and cue utilization. *Physiological Psychology*, 8, 280-288.
- Worsley, C.L., Recce, M., Spiers, H., Marley, J., Polkey, C y Morris, R.G. (2001). Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia*, 39, 452-64.

Bibliografia

- Wraga, M., Creem, S. H., Proffitt, D. R. (2000). Updating displays after imagined object and viewer rotations. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26, 151–168.
- Young, B.J., Fox, G.D., Eichenbaum, H. (1994). Correlates of hippocampal complex-spike cell activity in rats performance a nonspatial radial maze task. *Journal of Neuroscience*, 14, 6553-6563.
- Zacks, J. M., Rypma, B., Gabrieli, J., Tversky, B., Glover, G. (1999). Imagined transformations of bodies: An fMRI study. *Neuropsychologia*, 37, 1029–1040.
- Zacks, J. M., Vettel, J. M., & Michelon, P. (2003). Imagined viewer and object rotations dissociated with event-related fMRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 1002–1018.
- Zinyuk, L., Kubik, S., Kaminsky, Y., Fenton, A.A., Bures, J. (2000). Understanding hippocampal activity by using purposeful behavior: Place navigation induces place cell discharge in both task-relevant and task-irrelevant spatial reference frames. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 7, 3771–3776.
- Zola-Morgan, S., Squire, L.R. (1990). The primate hippocampal formation: Evidence for a time-limited role in memory storage. *Science*, 250, 228-290.
- Zupanc, G. (2004). Large-scale navigation and homing. En Zupanc, G. *Behavioral neurobiology: An integrative approach*. London, Oxford University Press.