



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

VICERRECTORÍA EJECUTIVA

SISTEMA UNIVERSITARIO DE BIBLIOTECAS

Biblioteca Digital

La presente tesis es publicada a texto completo en virtud de que el autor ha dado su autorización por escrito para la incorporación del documento a la Biblioteca Digital y al Repositorio Institucional de la Universidad de Guadalajara, esto sin sufrir menoscabo sobre sus derechos como autor de la obra y los usos que posteriormente quiera darle a la misma.

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO



Conexionismo comparado: exploraciones computacionales de las restricciones
biológicas sobre el aprendizaje

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO,
ORIENTACIÓN ANÁLISIS DE LA CONDUCTA**

PRESENTA:

Giselle Maggie-Fer Castañeda Lozano

DIRECTOR: DR. JOSÉ ENRIQUE BURGOS TRIANO

CO-DIRECTOR: DR. JONATHAN BURITICÁ BURITICÁ

ASESOR: DR. CRISTIANO VALERIO DOSANTOS

Guadalajara, Jalisco

14 de Agosto de 2025

Se agradece al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías por el apoyo otorgado para la realización de este trabajo, mediante la Beca Nacional de Posgrado número 833546.

Tabla de contenidos

Resumen.....	VII
Lista de figuras.....	VIII
Lista de tablas	IX
Conexionismo comparado: exploraciones computacionales de las restricciones biológicas sobre el aprendizaje	1
Psicología Comparada.....	3
Restricciones Biológicas sobre el Aprendizaje	6
Conexionismo.....	10
El Modelo de DD	14
Nivel De Red.....	14
Nivel Neurocomputacional	17
Función De Activación	18
Función De Aprendizaje	19
Simulaciones: Aspectos Generales	23
Simulación 1: Especificidad en la Relación entre Estímulo y Reforzador	25
Arquitectura de Red A.....	30
Red A.....	31
Método	32
Redes.....	32

Aparatos y Materiales	32
Procedimiento	33
Resultados	34
Entrenamiento	34
Prueba	37
Discusión.....	38
Simulación 2: Especificidad en la relación entre estímulo y respuesta por restricción neuroanatómica	45
Arquitecturas de Red B	50
Redes B.....	51
Método	53
Redes.....	53
Aparatos y materiales	53
Procedimiento	54
Resultados	55
Entrenamiento.....	55
Prueba	57
Discusión.....	63
Simulación 3: Diferencias entre especies	73
Arquitecturas de Red C	80

Método	81
Redes.....	81
Aparatos y materiales	81
Procedimiento	81
Resultados	82
Entrenamiento.....	82
Prueba	84
Discusión.....	85
Discusión general.....	90
Limitaciones	96
Futuros estudios.....	99
Referencias.....	109

Resumen

El objetivo general de esta investigación fue explorar el papel de las arquitecturas de redes neurales en la simulación de fenómenos de condicionamiento con un modelo particular de redes neurales como posible explicación para las restricciones biológicas sobre el aprendizaje, frecuentemente documentadas en la literatura de psicología comparada como atipicidades de aprendizaje. Estas restricciones se refieren a factores biológicos que propician especificidades observadas en los procedimientos de condicionamiento, en los cuales se espera tendencias de aprendizaje según los principios generales del aprendizaje. El estudio incluyó simulaciones de tres experimentos diferentes que abordaron los fenómenos de las asociaciones selectivas, el ensombrecimiento y el automoldeamiento, considerando varias posibles fuentes hipotéticas de restricciones biológicas sobre el aprendizaje, tales como la especificidad de las asociaciones estímulo-reforzador, las diferencias entre especies y las restricciones neuroanatómicas. Los resultados muestran que, al manipular las arquitecturas de las redes neurales, es posible establecer condiciones que modelen y expliquen estas restricciones biológicas. Además, las simulaciones ofrecen contenido predictivo que puede ser puesto a prueba experimentalmente con animales, abriendo la puerta a nuevos descubrimientos sobre la especificidad del aprendizaje. Se discuten las implicaciones y limitaciones de estos hallazgos, sugiriendo que esta investigación podría establecer una nueva línea de estudio que utilice redes neurales para investigar factores biológicos que influyen en las diferencias de aprendizaje.

Palabras clave: Restricciones biológicas sobre el aprendizaje, modelo de redes neurales, arquitecturas, conexionismo comparado.

Lista de figuras

Figura 1. Ejemplo de una red sencilla con todos sus elementos en la versión abreviada del modelo.....	15
Figura 2. Unidad neurocomputacional genérica.....	22
Figura 3. Resultados del experimento de Revusky y Garcia (1970).....	26
Figura 4. Arquitectura de red A usada en la Simulación 1	31
Figura 5. Entrenamiento para la Simulación 1.....	34
Figura 6. Resultado de pesos en el entrenamiento de las distintas condiciones de la Simulación 1.....	35
Figura 7. Resultados de activaciones en prueba de la Simulación 1	37
Figura 8. Arquitecturas de red B1, B2, B3, B4, B5 y B6 usadas en la Simulación 2.....	51
Figura 9 Entrenamiento para la Simulación 2.....	55
Figura 10. Resultados de pesos en el entrenamiento de la Simulación 2.....	56
Figura 11. Resultados de activaciones en las pruebas de la Simulación 2.....	58
Figura 12. Resultados de manipulaciones para la reversión del ensombrecimiento	62
Figura 13. Resultados obtenidos por Palm y Powell (1985).....	77
Figura 14. Arquitecturas de red C1 y C2 usadas en la Simulación 3.....	80
Figura 15. Entrenamiento para la Simulación 3.....	82
Figura 16. Resultado de activaciones en el entrenamiento de la Simulación 3.....	83
Figura 17. Resultados de activaciones en la prueba de la Simulación 3	84
Figura 18. Resultados de pesos en el entrenamiento de la Simulación 3.....	85

Lista de tablas

Tabla 1. Simulaciones según Fuente de restricción sobre el aprendizaje, Fenómeno, Trabajo relevante y Arquitectura.....	24
Tabla 2. Resumen de hallazgos explicativos y predictivos.....	91

Conexionismo comparado: exploraciones computacionales de las restricciones biológicas sobre el aprendizaje

Los modelos son relevantes para la ciencia porque permiten caracterizar y desarrollar teorías al abstraer y simplificar sistemas complejos, facilitando así el análisis de fenómenos y promoviendo la investigación en diversas disciplinas (Rosenblueth & Wiener, 1945). La modelización requiere definir con precisión los elementos de una teoría, proporcionando la claridad necesaria para entender las interacciones entre sus componentes (Seidenberg, 1993). En el ámbito de la ciencia del comportamiento, los modelos computacionales son especialmente relevantes debido a su capacidad para simular y predecir fenómenos complejos, como los procesos de aprendizaje asociativo. Estos modelos pueden proporcionar una plataforma para integrar datos de diversas disciplinas, incluyendo la neurociencia, la genética y el comportamiento, lo que permite una perspectiva integral de los procesos de aprendizaje.

Esta integración es particularmente útil en el estudio de las Restricciones Biológicas sobre el Aprendizaje (RBA), donde se reconoce que la interacción compleja entre factores genéticos, neurológicos y ambientales es crucial para la adaptación y la especificidad del comportamiento de las especies (Terrace, 1984). Al abordar estos factores de manera comprensiva, los modelos computacionales podrían contribuir al estudio de las dinámicas que subyacen a las restricciones sobre el aprendizaje.

Las RBA son un fenómeno que ha captado la atención de los investigadores en psicología comparada y en el análisis experimental de la conducta, ya que estas restricciones sugieren que ciertos aspectos biológicos pueden ser más propicios para ciertas formas de aprendizaje que otros. Por ejemplo, los animales con visión aguda, como las aves, pueden tener una mayor facilidad para aprender asociaciones visuales, y esta agudeza sensorial puede haberse

desarrollado en función de las necesidades evolutivas específicas de cada especie (Ratcliffe et al., 2003).

En esta investigación, se propone un análisis de las RBA desde una perspectiva conexionista. Este enfoque, basado en modelos de redes neurales artificiales, ofrece un marco teórico y metodológico para investigar la influencia de la organización de las conexiones neuronales en los procesos de aprendizaje. Estudiar las RBA desde esta perspectiva implica abordar la cuestión de cómo determinadas configuraciones neurales y patrones de activación pueden predisponer a ciertos aprendizajes en diferentes especies bajo condiciones particulares.

En este estudio, la configuración estructural de los elementos de una red neural, es decir, su arquitectura, se interpreta como circuitos neuronales. Así, distintas arquitecturas representan diversos circuitos neuronales a nivel macroestructural cortical, ya sea en organismos de diferentes especies, en individuos de la misma especie o incluso en circuitos variados dentro de un mismo organismo, como en el caso de un circuito relacionado con un sistema de respuesta o estímulo. A través de las diversas simulaciones presentadas en este estudio, se ofrece una interpretación única de la funcionalidad de la arquitectura en cada caso, lo que permite explorar múltiples enfoques analíticos en las comparaciones arquitectónicas.

Es importante resaltar que este estudio se basa en la premisa de que el aprendizaje en organismos neuronales resulta de la funcionalidad que varía según la organización de sistemas neurales especializados. Al explorar cómo estas condiciones neuroanatómicas afectan los procesos de aprendizaje mediante redes neurales diseñadas estructuralmente para favorecer ciertos tipos de aprendizaje, se espera ofrecer una nueva comprensión de las complejas interacciones entre biología y comportamiento.

En las siguientes secciones, se presenta un panorama general de la psicología comparada, las RBA y el enfoque conexionista. También se plantea la metodología utilizada en este estudio, que consiste en simulaciones computacionales basadas en el modelo de redes neurales de Discrepancia Difusa (DD) aplicado a casos empíricos de RBA. Finalmente, se discuten los resultados obtenidos y sus posibles implicaciones para la comprensión de los mecanismos de aprendizaje asociativo en el contexto de la psicología comparada.

Psicología Comparada

La psicología comparada investiga cómo la diferencia de comportamiento entre diferentes especies puede ofrecer una mejor comprensión de los fundamentos biológicos de la conducta (Bitterman, 1960). Esta disciplina busca identificar tanto patrones generales como adaptaciones específicas que han evolucionado en respuesta a diversas presiones selectivas (Domjan & Galef, 1983).

Inspirada en la idea darwiniana de la continuidad mental (Darwin, 1871, 1872), la psicología comparada comenzó explorando la evolución de la conciencia y la inteligencia, ampliando posteriormente su enfoque hacia diversos aspectos relacionados con la evolución y adaptación del comportamiento (Domjan, 1987). Papini (2002) destacó la estabilidad de los fenotipos de aprendizaje entre especies y propuso integrar el aprendizaje y la evolución mediante el estudio de la divergencia, la homología y la homoplasia de los mecanismos de aprendizaje.

En la actualidad, la psicología comparada se enfoca en comprender la evolución del comportamiento animal y sus bases neurológicas (Papini, 2020). A través del análisis de evidencias moleculares, embriológicas, anatómicas, biogeográficas y paleontológicas, se investigan los mecanismos evolutivos que han dado forma a la diversidad y complejidad de los sistemas nerviosos y conductuales en distintas especies (Fricke et al., 2000; McNamara, 1986;

Nilsson, 2011; Raff & Kaufman, 1991; Sanes & Scheller, 1998). Con este enfoque se busca no solo entender cómo los animales se adaptan a sus entornos mediante la selección natural y artificial, sino también cómo la plasticidad neuronal y los patrones de aprendizaje han evolucionado para aumentar la supervivencia y el éxito reproductivo (Papini, 2020).

La psicología comparada utiliza métodos como la observación de campo, experimentación y análisis genéticos para estudiar cómo las variaciones genéticas y fenotípicas influyen en la diversidad conductual entre especies, y de qué manera las adaptaciones conductuales específicas favorecen la supervivencia y reproducción en distintos entornos. Al comparar especies relacionadas y examinar sus sistemas nerviosos y patrones conductuales, se explora cómo los procesos de aprendizaje han evolucionado en diferentes grupos taxonómicos para optimizar su eficiencia adaptativa (Papini, 2020).

Según Domjan (1987), el enfoque de la psicología comparada, que emplea el método comparativo para analizar el papel del comportamiento en la evolución y adaptación, coincide con muchos estudios sobre especializaciones adaptativas y funciones del aprendizaje. Este enfoque posibilita la investigación tanto de procesos de aprendizaje especializados como generales, permitiendo, a través de la comparación de cómo distintas especies responden a tareas similares, evaluar si las peculiaridades filogenéticas influyen en los mecanismos de aprendizaje.

Los estudios de psicología comparada han contribuido al debate sobre naturaleza versus crianza (Eagly & Wood, 2013), donde la "naturaleza" se asocia con la evolución y la genética, y la "crianza" con el desarrollo y el aprendizaje ontogenético. En este marco, el término "evo-devo" destaca que los estudios moleculares en biología del desarrollo profundizan nuestra comprensión de los procesos evolutivos. Este concepto diferencia la evolución (filogenia), que afecta a poblaciones a lo largo de generaciones, del desarrollo y aprendizaje (ontogenia), que

ocurren en individuos a lo largo de su vida. La investigación en evo-devo ha permitido comprender la relación entre el sistema nervioso y el comportamiento, mostrando que el desarrollo abarca procesos integrados en todos los niveles del organismo, moldeados por su entorno evolutivo (Papini, 2020).

Aunque la psicología comparada incluye comparaciones de sistemas nerviosos entre animales, la neurociencia comparada en específico estudia las similitudes y diferencias en la estructura y función del sistema nervioso entre diferentes especies (Pribram, 1985). Esto incluye estudios sobre las características de los sistemas nerviosos de diferentes animales. En esta área de investigación suelen utilizarse técnicas como la neuroimagen y la genómica comparada, para comprender mejor la evolución y la diversidad de los sistemas nerviosos (Bullock, 1984).

Mossio et al. (2016) propusieron la organización y variación como principios teóricos fundamentales en biología. Estos principios indican que las características morfológicas de un organismo, o de sus partes, están estrechamente relacionadas con su función y disposición para cumplir tareas específicas. Esta correlación entre estructura y función se aplica a diversos niveles de la biología, desde la configuración molecular de las proteínas y las características de órganos particulares, hasta la organización anatómica completa de los organismos. En la investigación sobre el aprendizaje, asumir este principio implica considerar cómo la anatomía y las funciones biológicas diversas de los seres vivos se adaptan a su entorno (Michael, 2021).

Varios estudios en psicología comparada respaldan estas ideas. Por ejemplo, Cantania (2004) afirmó que el agrandamiento de la corteza, los cambios en la organización de las áreas corticales y la subdivisión de la corteza son tendencias correlacionadas con la capacidad de procesar mayores volúmenes de información sensorial compleja. Kaas (2004) utilizó un enfoque cladístico para reconstruir la evolución del sistema sensoriomotor desde mamíferos hasta

primates antropoides y humanos, observando que los mamíferos tenían un neocórtex con una menor proporción de su extensión ocupada por áreas sensoriales primarias, y posiblemente sin áreas motoras separadas. En cambio, los primeros primates mostraban un sistema más desarrollado con múltiples áreas motoras y sensoriales primarias superiores. Finalmente, Marino (2004) comparó los cerebros de cetáceos, resaltando una arquitectura única en el neocórtex asociada con capacidades cognitivas complejas. En su estudio, analizó evidencia que sugiere que los delfines de la especie *Tursiops truncatus* son capaces de reconocerse a sí mismos en espejos, comprender sistemas de comunicación simbólica (como seguir reglas abstractas y seguir el orden de las palabras en secuencias simbólicas), e imitar sonidos y comportamientos. Dichas habilidades fueron atribuidas a un neocórtex altamente desarrollado que, aunque organizado de manera diferente al de los primates, facilita el procesamiento paralelo e integrador de la información sensorial.

Bullock (1984) enfatizó la importancia de realizar investigaciones interdisciplinarias que aborden una amplia variedad de disciplinas, especies, etapas y estados de comparación, centrándose en las diferencias entre animales y no solo en sus similitudes. Sin una comprensión adecuada de los correlatos neuronales y conductuales entre taxones y especies resulta difícil comprender plenamente los mecanismos subyacentes al aprendizaje. Por lo tanto, el presente estudio utiliza el método comparativo de la psicología comparada para indagar en posibles causas de las RBA en las estructuras del sistema nervioso, modeladas mediante redes neurales artificiales.

Restricciones Biológicas sobre el Aprendizaje

El término "restricciones sobre el aprendizaje", sin aludir inicialmente a factores biológicos (lo cual se incorporó posteriormente), se refiere a situaciones experimentales en las

que el proceso de aprendizaje no sigue patrones generales (Hinde & Stevenson-Hinde, 1973; Shettleworth, 1972). Bowers (2022) propuso el término "especificidades del aprendizaje" como una alternativa conceptual, aunque reconociendo la relevancia de la noción de "restricciones" debido a sus implicaciones históricas. Inicialmente, se partía del supuesto de que el aprendizaje debía ocurrir bajo determinadas condiciones experimentales y, cuando este no se manifestaba, se infería la existencia de una limitación inherente al proceso de aprendizaje. Algunos conceptos tradicionales que aluden a estas especificidades en el aprendizaje incluyen las "asociaciones selectivas (Weiss & Panlilio, 1999)", los "grados de predisposición" o "preparación" (Åhs et al., 2018; Seligman, 1970), el "mal comportamiento" (Breland & Breland, 1961), o la "pertenencia" (Thorndike & Lorge, 1935).

Según el análisis histórico de Bowers (2022), la evidencia de estas especificidades o restricciones sobre el aprendizaje dio lugar a dos formas de abordarlas por parte de los investigadores de la escuela defensora de los "principios generales del aprendizaje" (p. 435). La primera consistió en integrar dichas especificidades dentro de los modelos basados en principios generales del aprendizaje, mientras que la segunda planteó que estas restricciones tenían una base biológica, lo que dio lugar al concepto de RBA. Bowers señala que, aunque estas formas surgieron como respuestas distintas al mismo problema, no son mutuamente excluyentes.

Sin embargo, ambas formas de abordar las especificidades en el aprendizaje enfrentaron desafíos. En el caso de la primera, la adaptación de las teorías existentes para integrar estas especificidades llevó a la modificación de parámetros en los modelos con el fin de simular diferencias innatas, como lo ejemplifican los trabajos de Estes (1950), Hull (1945) y Rescorla y Wagner (1972). Desde esta perspectiva, se argumentó que no era necesario rechazar las leyes

generales del aprendizaje, dado que una mayor facilidad para aprender no implica, necesariamente, un tipo de aprendizaje cualitativamente distinto (Logue, 1979).

Los investigadores se esforzaron por diseñar condiciones experimentales controladas que favorecieran un aprendizaje regular y minimizaran la influencia de las especificidades (Bowers, 2022). Además, pusieron en duda las conclusiones relacionadas con las especificidades en el aprendizaje. Por ejemplo, Bevins (1992) en su revisión sobre asociaciones selectivas, cuestionó la solidez de la evidencia empírica que respalda su existencia, señalando deficiencias metodológicas en estudios clave. Criticó investigaciones que sugerían que ciertos estímulos se asocian más fácilmente con determinados reforzadores, argumentando que no cumplían con estándares experimentales rigurosos. Por ejemplo, sobre el estudio de Garcia y Koelling (1966), frecuentemente citado como evidencia de asociaciones selectivas, Bevins señaló que presentaba problemas metodológicos, como distintos números de emparejamientos entre estímulos, duraciones diferentes del estímulo compuesto y del intervalo entre estímulos, así como la falta de controles adecuados para descartar explicaciones no asociativas, como el pseudocondicionamiento o la sensibilización.

Por su parte, Damianopoulos (1989) subrayó la necesidad de contar con evidencia adicional para respaldar las inferencias sobre restricciones biológicas, ya que los resultados negativos en procedimientos de condicionamiento no es evidencia suficiente para inferir tales restricciones. En este sentido, destacó la importancia de identificar mecanismos específicos que permitan hacer inferencias más precisas sobre las restricciones biológicas. No obstante, investigaciones posteriores (e.g. Domjan, 1985) abordaron estas limitaciones metodológicas y desarrollaron experimentos más rigurosos que fortalecieron la evidencia a favor de las asociaciones selectivas (Freeman & Riley, 2009).

Según Shettleworth (1972), aunque existen numerosos experimentos que evidencian las restricciones sobre el aprendizaje animal, estos suelen carecer de un análisis profundo de sus mecanismos. Shettleworth sugirió que el aprendizaje puede estar restringido de diversas fuentes (e.g. por limitaciones para responder, la relación entre respuesta y reforzador, la relación entre estímulo y respuesta, la especificidad del estímulo y reforzador, las condiciones naturales y las diferencias entre especies), proponiendo un enfoque que explore si estas fuentes de restricción están vinculadas de manera no arbitraria a lo que es adaptativo en el entorno natural y sugiriendo que estas restricciones podrían tener un fundamento evolutivo que influye en cómo y qué aprenden los animales.

Así que, la corriente que siguieron algunos investigadores para abordar las especificidades del aprendizaje fue la teoría biológica (Bowers, 2022). Tradicionalmente, la categoría “biológica” abarcaba factores desconocidos que influían en el aprendizaje, ya fueran evolutivos o fisiológicos. Sin embargo, limitar el término "biológico" a los factores del organismo es insuficiente, ya que varias restricciones biológicas también incluyen limitaciones generales, como la novedad o la intensidad de los estímulos (Bowers, 2022).

Por otro lado, según Bowers (2022) muchas de las propuestas de esta forma de enfrentarse a las especificidades fueron insatisfactorias, ya que de acuerdo con el autor no lograron un cambio paradigmático puesto que mostraron una tendencia conservadora al tratar las excepciones y carecieron de una fundamentación teórica sólida. A pesar de explorar las "restricciones biológicas", la investigación no ofreció alternativas teóricas robustas a las perspectivas generales del aprendizaje, y las excepciones siguieron considerándose como tales.

No obstante, dentro de este marco, surgieron dos propuestas teóricamente fundamentadas en la biología: la psicología comparada (Domjan, 1987) y los sistemas de comportamiento

(Timberlake, 1994). Estas propuestas consideran el aprendizaje como adaptaciones específicas a contextos ecológicos, teniendo en cuenta su función y las presiones de selección. Por lo tanto, Bowers (2022) sugirió que el estudio de las RBA debería integrar el método comparativo con una base teórica sólida en biología.

Otra crítica que coincide con la postura de Bowers (2022) sobre la integración de la complejidad biológica es la de Sosa (2024) quien argumenta que las aproximaciones a las RBA adoptan una visión reduccionista al atribuir las restricciones del aprendizaje exclusivamente a mecanismos innatos o adaptaciones fijas, sin tener en cuenta la interacción dinámica entre factores como la genética y el ambiente, la plasticidad fenotípica, los mecanismos de retroalimentación negativa, las experiencias no obvias durante el desarrollo, las limitaciones biomecánicas y el refinamiento filogenético de la conducta.

Sosa (2024) plantea que el comportamiento muestra variabilidad tanto entre especies como entre individuos, lo que exige un análisis de los mecanismos subyacentes. En este sentido, propone superar el debate entre lo innato y lo aprendido, adoptando un enfoque sistémico que examine cómo las trayectorias conductuales emergen de la relación entre el organismo y su entorno, integrando la organización neural y sus interacciones con otros sistemas (biomecánicos, ambientales) en la configuración de la conducta.

Conexionismo

El conexionismo es un movimiento académico que se guía por la hipótesis de trabajo de que “la conducta adaptativa se explica mejor mediante modelos de redes neurales inspirados por la estructura y funcionamiento de cerebros” (Burgos, 2022, p. 58). Los estudios pioneros con este tipo de modelos destacaron su capacidad para aprender habilidades como el reconocimiento de patrones y la detección de estructuras gramaticales simples (McClelland et al., 1988). Sin

embargo, los avances en este campo han ampliado considerablemente su aplicación, abarcando áreas como el análisis de imágenes médicas, el procesamiento de lenguaje natural y la robótica autónoma (e.g. Soori et al., 2023; Zhou et al., 2021).

Las redes neurales se definen comúnmente como modelos simplificados del cerebro, formados por unidades que simulan neuronas, organizadas en un patrón de conexiones con diferentes valores de peso. En una red neural, las unidades se dividen en tres categorías: unidades de entrada, que reciben valores; unidades de salida, que generan los resultados; y unidades ocultas, que realizan los cálculos intermedios. En este sentido, se considera que, “si una red neural modelara el sistema nervioso humano en su totalidad, las unidades de entrada corresponderían a las neuronas sensoriales, las unidades de salida a las neuronas motoras, y las unidades ocultas a las neuronas intermediarias” (Buckner & Garson, 2019, Sección de descripción de las redes neuronales).

Entre la diversidad de modelos de redes neurales, se observan diferencias en el patrón de activación y en los tipos de pesos utilizados, que pueden ser positivos, negativos o exclusivamente positivos. Lo que generalmente distingue un modelo de otro es la función de aprendizaje y la función de activación, las cuales pueden variar en detalle, aunque la mayoría funciona de forma similar, es decir, calculando el producto escalar entre un vector de activaciones y un vector de pesos de conexiones a una cierta unidad procesadora neural (Buckner & Garson, 2019).

Uno de los objetivos más comunes en la investigación conexionista es encontrar un conjunto de pesos que permitan a una red neural realizar tareas específicas. Para lograrlo, se han desarrollado algoritmos de aprendizaje que ajustan estos pesos según la tarea (Hinton, 1992). Estos algoritmos se clasifican generalmente en tres categorías: aprendizaje supervisado,

aprendizaje por refuerzo y aprendizaje no supervisado. Dentro de los métodos no supervisados, el aprendizaje hebbiano es uno de los más reconocidos, mientras que el algoritmo de retropropagación es el más utilizado en el aprendizaje supervisado.

Buckner y Garson (2019) afirmaron que, desde la perspectiva conexionista, el funcionamiento del cerebro puede entenderse como una colección de unidades que operan de manera similar a una red neural. En este enfoque, todas las unidades calculan funciones de activación simples de forma uniforme, lo que sugiere que “los logros intelectuales de los organismos neuronales se deben principalmente a los ajustes en los pesos entre estas unidades” (Buckner & Garson, 2019, Sección de descripción de las redes neuronales). Esta interpretación, junto con la capacidad de las redes neurales para realizar tareas cognitivas (e.g. reconocimiento de patrones, clasificación y optimización), ha fomentado la creencia de que son modelos eficaces de la inteligencia humana. En ese sentido, es fundamental profundizar en la comprensión de las redes neurales y su ejecución en tareas de aprendizaje específicas para desarrollar modelos más refinados que reflejen la complejidad de los mecanismos que permiten a los organismos adaptarse a su entorno (Aldarondo et al., 2024).

En el debate sobre principios generales frente a específicos en el aprendizaje, surgido a partir de la evidencia de RBA, Burgos (2015) sugirió que la perspectiva conexionista puede integrar ambas posturas. Logue (1979) también abordó esta integración, argumentando que un aprendizaje más fácil no implica necesariamente un tipo de aprendizaje cualitativamente diferente, sino que podría ser cuantitativamente distinto. Según Logue (1979), las diferencias cualitativas fundamentales requieren el uso de diferentes ecuaciones para describir los diversos fenómenos de aprendizaje, mientras que las diferencias cuantitativas se reflejan en el uso de las mismas ecuaciones con diferentes valores de parámetros.

Una lógica similar se refleja en la integración conexionista propuesta por Burgos (2015). Esta integración se alcanza al desarrollar modelos que operan en múltiples niveles de organización del cerebro, como los niveles sináptico, neuroanatómico y conductual. Así, a nivel sináptico, el aprendizaje presenta características generales, ya que se aplica una misma ecuación para calcular los pesos en todas las conexiones, estímulos, reforzadores y respuestas. Sin embargo, se considera que el aprendizaje es biológicamente específico a nivel neuroanatómico y conductual, utilizando diferentes arquitecturas de redes que simulan no solo variaciones dentro de un mismo individuo, sino también diferencias entre individuos y especies (Burgos, 2015).

En el modelo DD, las diferencias en el aprendizaje no se manifiestan mediante la alteración de valores paramétricos en el nivel neurocomputacional o sináptico. En este sentido, las funciones de activación y aprendizaje son exactamente las mismas de una unidad a otra y entre redes individuales, pero pueden ocurrir variaciones a nivel neuroanatómico (i.e., de la red), donde se emergen propiedades ausentes del nivel neurocomputacional. Así, se integra el principio general del aprendizaje, que abarca tanto el nivel neurocomputacional en las funciones de aprendizaje y activación, como la especificidad del aprendizaje que se establece a nivel de red.

Esta perspectiva conexionista para integrar las diferencias y similitudes en el aprendizaje podría proporcionar a la psicología comparada un enfoque particular en su búsqueda por comprender la evolución filogenética del comportamiento mediante la comparación entre diversas especies, estímulos y consecuencias. Este enfoque ofrece una descripción abstracta de los mecanismos neurales que subyacen a los fenómenos conductuales en el aprendizaje asociativo, brindando no solo una base teórica, sino también una herramienta práctica para la investigación del comportamiento animal y sus RBA.

El Modelo de DD

El modelo de redes neurales empleado en el presente estudio fue presentado originalmente por Donahoe et al. (1993) como una propuesta conexionista que unifica los principios de aprendizaje pavloviano y operante. El modelo DD ha sido utilizado por más de tres décadas para simular múltiples fenómenos de condicionamiento, por ejemplo, automoldeamiento y automantenimiento (Burgos, 2007), bloqueo (Burgos & Donahoe, 2016), condicionamiento de segundo orden (Sánchez et al., 2010), ensombrecimiento (Ojeda-Aguilar et al., 2023), elección automoldeada (Burgos & García-Leal, 2015), entre otros. El modelo DD ha tenido relevancia en la literatura de condicionamiento y aprendizaje por su valor heurístico y explicativo, lo que propicia la reflexión teórica del aprendizaje. Dado que este modelo está fuertemente inspirado en aspectos neuronales, su utilización para simular restricciones y predisposiciones biológicas en el aprendizaje aporta teórica y conceptualmente al campo de la psicología comparada.

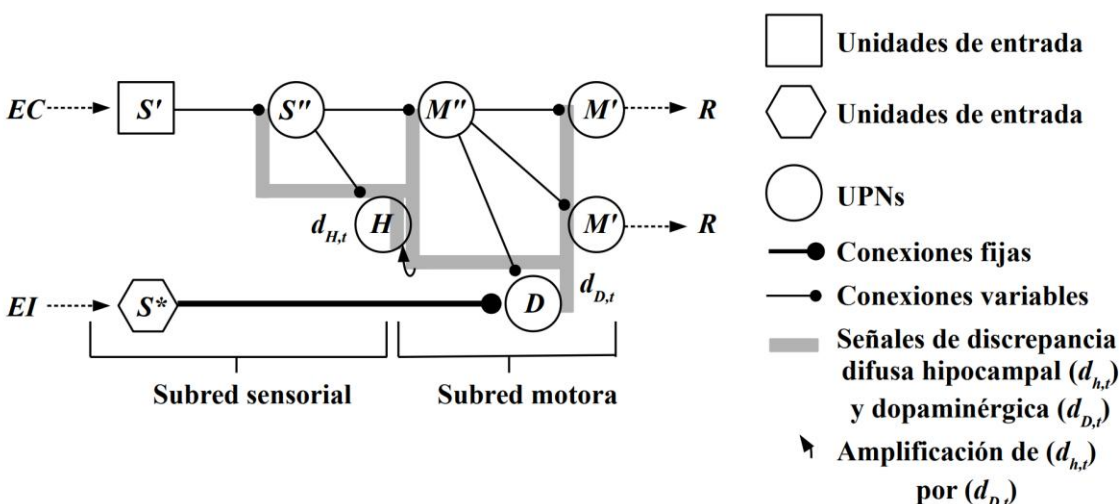
El modelo DD está constituido por el nivel de red y el nivel neurocomputacional que serán detallados a continuación. En el presente estudio se describe una versión abreviada del modelo, en la cual no se incluye un tipo de unidades específicas denominadas “unidades inhibitorias” puesto que no fueron usadas en la presente investigación.

Nivel De Red

Las redes de este modelo contienen tres tipos de unidades interconectadas, las unidades de entrada denominadas unidades S' que simulan estímulos exteroceptivos sensoriales primarios, las unidades de la capa oculta, que son etiquetadas como S'' y M'' y que simulan interneuronas sensoriales y motoras respectivamente, y, finalmente, las unidades de salida denominadas M' , las cuales simulan precursores de respuestas primarias. Esto se puede observar gráficamente en la Figura 1.

Figura 1

Ejemplo de una red sencilla con todos sus elementos en la versión abreviada del modelo.



Nota. Organización espacial de las capas y unidades en una red neural del modelo DD. Los pesos y activaciones se determinan de izquierda a derecha. Los cuadros y hexágono son unidades de entrada las cuales aparecen antecedidas por flechas discontinuas que indican procesos de transducción no simulados por el modelo. La unidad S^* simula áreas sensoriales primarias activadas por un estímulo biológicamente significativo o EI. Los círculos representan unidades neurocomputacionales genéricas. La capa S' (sensorial-primaria) simula áreas sensoriales primarias activadas por ECs. Las capas S'' y M'' simulan áreas asociativas, sensoriales y motoras, respectivamente. La capa M' consta de unidades de salida, cuyas activaciones simulan precursores motores primarios de respuestas. Estas unidades de salida no son activadas por S^* , lo cual simula precursores motores primarios de respuestas que no son incondicionalmente producidas por el reforzador primario. $d_{H,t}$ denota la señal hipocampal (H) que modula cambios en los pesos de las conexiones $S'-S''$ y $S''-H$. $d_{D,t}$ denota la señal dopaminérgica (D), la cual modula cambios en los pesos de las conexiones $S''-M''$, $M''-D$ y $M''-M'$. Los rectángulos sombreados representan las señales de discrepancia difusa hipocampal y dopaminérgica. La

flecha curva sólida indica que la señal dopaminérgica afecta también a la señal hipocampal (descrito en la función de aprendizaje del nivel neurocomputacional del modelo).

Las unidades y sus correspondientes conexiones se organizan en dos tipos de subredes: la subred sensorial y la subred motora. Las redes de este modelo incluyen una unidad denominada S^* que simula el efecto del reforzador y que está conectada directamente con la unidad D que simula áreas dopaminérgicas, esto le da la posibilidad de activar dicha unidad y simula un evento de reforzamiento. La unidad denominada H simula áreas hipocampales y recibe las conexiones de las unidades sensoriales. Al combinarse, las unidades D y H propician las señales de discrepancia difusa que modulan cambios en todos los pesos de las conexiones de la red. Las conexiones van de izquierda a derecha y representan proyecciones axonales que inciden en las unidades y simulan sinapsis con diferente eficacia (llamadas aquí pesos). Tal como sucede en los sistemas nerviosos, la eficacia de la conexión axonal es modificable e influenciada por la experiencia; esta simulación de plasticidad sináptica, en el modelo es determinada a través de la función de aprendizaje (o cambio de peso) misma que depende de la activación de las unidades.

El modelo DD puede incluir dos tipos de unidades de salida: R y R^* . Las unidades R^* no se muestran en la Figura 1, ya que no fueron utilizadas en las simulaciones del presente estudio. La diferencia entre las unidades R^* y las R radica en que las primeras reciben una conexión directa del reforzador S^* y simulan las activaciones primarias sensoriales y motoras que preceden a la respuesta incondicionada ante el estímulo S^* . En cambio, las unidades M' de las redes en este estudio no están conectadas a S^* , por lo que son unidades R , lo que significa que no ocurren activaciones incondicionadas en estas unidades.

Los procedimientos descritos en este estudio se califican como pavlovianos, pero únicamente en referencia al protocolo de entrenamiento utilizado (refuerzo independiente de la

respuesta), y no a la ocurrencia de un reflejo incondicionado. Esto implica que, según el modelo DD, los reflejos incondicionados no son necesarios para que el refuerzo independiente de la respuesta facilite el condicionamiento.

En lugar de hacer una distinción entre respuestas emitidas y elicidadas, el uso de las unidades R en el presente estudio se fundamenta en garantizar que las activaciones de la unidad M' correspondiente se debió únicamente al entrenamiento de las unidades S' específicas. Así, considerando los análisis que sugieren que las respuestas emitidas y elicidadas están relacionadas (Sosa & Alcalá, 2022), se omite la dicotomía entre ambas.

Las redes neurales del modelo DD son una abstracción de un circuito macrocortical grueso. La organización estructural de las unidades y conexiones define lo que en este estudio se entiende por arquitectura, esta puede variar y cada forma arquitectónica pertenece a un conjunto infinito de configuraciones posibles. En este estudio se asume que la diversidad en las configuraciones arquitectónicas puede facilitar la exploración de diversos mecanismos de aprendizaje y la simulación de RBA.

Nivel Neurocomputacional

El nivel neurocomputacional es la formalización matemática del funcionamiento de unidades y conexiones del modelo en el cual se simula de manera abstracta algunos procesos neuronales y sinápticos de vertebrados. Este nivel del modelo se usa para calcular activaciones de unidades y cambios de pesos de conexiones. El nivel neurocomputacional está constituido por la función de aprendizaje y la función de activación. Ambas funciones representan una regla matemática para el funcionamiento de una unidad computacional.

Función De Activación

La activación o el estado momentáneo de una unidad se calcula con la función de activación. Las activaciones son números reales entre 0 y 1, que pueden interpretarse biológicamente como la probabilidad de que un grupo de neuronas se activen en cierto t (el cual indica una ocasión, época o momento en el tiempo).

A continuación, se muestra la ecuación de la función de activación simplificada para el presente estudio (se excluyen unidades inhibitorias y unidades de salida tipo R^*)

$$a_{j,t} = \begin{cases} a_{S^*,t}, & \text{si } a_{S^*,t} > 0 \text{ y } j \text{ es } D \text{ o } R^* \text{ (activación incondicional de } D\text{), de otro modo:} \\ L(exc_{j,t}) + \tau_j L(exc_{j,t-1})[1 - L(exc_{j,t})], & \text{si } L(exc_{j,t}) \geq \theta_{j,t} \text{ (reactivación), o} \\ L(exc_{j,t-1}) - \kappa_j L(exc_{j,t-1}), & \text{si } L(exc_{j,t}) < \theta_{j,t} \text{ (decaimiento)} \end{cases} \quad (1)$$

La función de activación tiene doble modalidad de activación: incondicional y condicional. Estos modos de activación (a en la Ecuación 1) son mutuamente excluyentes para un mismo momento t , por lo que solo uno de estos modos puede estar funcionando en t . El modo incondicional solo se aplica a unidades D y no depende de aprendizaje alguno, entra en funcionamiento solo cuando la activación de la unidad S^* es mayor a 0 (lo que simula la ocurrencia de un EI). En dicho caso, todas las unidades D se activan al mismo nivel. La modalidad condicional de la función de activación se aplica a las unidades ocultas y de salida y entra en funcionamiento cuando la activación de S^* es cero (lo cual simula la ausencia de un EI) o cuando la unidad no está conectada a S^* . En este caso, las activaciones de las unidades dependerán de las activaciones de sus unidades aferentes o presinápticas (unidades denominadas como i), es decir, aquellas que envían conexiones directas a la unidad en cuestión (unidad j), comenzando por las unidades de entrada que simulan efectos sensoriales primarios de estímulos exteroceptivos.

La activación condicional, por su parte, también tiene dos modos: reactivación o decaimiento. En el modo de reactivación, la unidad es activada dependiendo de ciertas condiciones (expresadas en la Ecuación 1), a un nivel mayor o menor que $t-1$, dependiendo de los pesos (expresados en la Ecuación 1 como w) de las conexiones que recaen sobre la unidad y las activaciones de las unidades aferentes. En el modo condicional de decaimiento, la activación de una unidad j en el momento t debe ser una disminución proporcional de la activación en $t-1$ (momento inmediatamente anterior). Ambos modos dependen de la función logística L (expresada en la Ecuación 2), la cual recibe el producto cartesiano de los vectores de activación ($a_{j,t}$) y peso ($w_{j,t}$), que se ve expresado algebraicamente en la Ecuación 3.

$$L(x) = \frac{1}{1 + e^{\frac{-x+\mu}{\sigma}}} \quad (2)$$

$$x = \sum_{i=1}^n a_{i,t} w_{i,j,t} \quad (3)$$

Función De Aprendizaje

La función de aprendizaje determina el modo en el que cambian los pesos (al igual que las activaciones, son números reales entre 0 y 1) de todas las conexiones variables (líneas delgadas en las redes; véase Figura 3) en cada momento t . Con los cambios de pesos se simulan cambios en la eficacia de una sinapsis, modulados por señales de discrepancia difusas provenientes de áreas hipocampales y núcleos dopaminérgicos, como el área tegmental ventral.

En este modelo, la proporción de receptores de la unidad j controlados por las unidades i (que es la que envía conexión a j) simula la cantidad de receptores postsinápticos controlados por un proceso presináptico.

La función de aprendizaje tiene dos modos mutuamente excluyentes en un mismo momento: ganancia (los pesos aumentan) o pérdida (los pesos disminuyen).

$$\Delta w_{i,j,t} = \begin{cases} \alpha_j a_{j,t} d_t p_{i,t} r_{j,t}, & \text{si } d_t \geq 0.001 \text{ (aumento de peso)} \\ -\beta_j w_{i,j,t-1} a_{i,t} a_{j,t}, & \text{de otra manera (decaimiento de peso)} \end{cases} \quad (4)$$

La ganancia de peso es controlada por el parámetro α_j con valores de 0.5 mientras que la pérdida de peso se controla por el parámetro β_j con un valor de 0.1 (ver Ecuación 4). Aunque α_j y β_j son parámetros libres que pudieran variar entre simulaciones, los valores de 0.5 y 0.1 respectivamente son valores habitualmente utilizados en las simulaciones. La Ecuación 5 indica uno de los factores vitales de este modelo, la señal moduladora de discrepancia difusa d_t , que se encarga de modular los cambios de pesos de cualquier modo en que se encuentre la función de aprendizaje en t . A su vez, se distingue entre dos tipos de señales de discrepancia: hipocampal y dopaminérgica.

$$d_t = \begin{cases} d_{H,t} = \bar{X}(|a_{H,t} - a_{H,t-1}|) + d_{D,t}(1 - d_{D,t}), & \text{si } j \text{ es una unidad } S'' \text{ o } H; \\ d_{D,t} = \bar{X}(a_{D,t} - a_{D,t-1}), & \text{si } j \text{ es una unidad } M'', D \text{ o } M' \end{cases} \quad (5)$$

La señal hipocampal ($d_{H,t}$) se calcula como el valor de la diferencia de las activaciones de la unidad H en t y $t-1$. A su vez, la señal dopaminérgica ($d_{D,t}$) se calcula como la diferencia temporal de la activación de unidades dopaminérgicas en t y $t-1$. Los componentes $p_{i,t}$ (Ecuación 6) y $r_{j,t}$ (Ecuación 7) introducen un factor de competencia entre las conexiones que coinciden en una misma unidad j por el peso máximo disponible en j (1.0).

$$p_{i,t} = \frac{a_{i,t} w_{i,j,t-1}}{N} \text{ donde } N = exc_{j,t} \quad (6)$$

$$r_{j,t} = 1 - \sum_{i=1}^n w_{i,j,t} \quad (7)$$

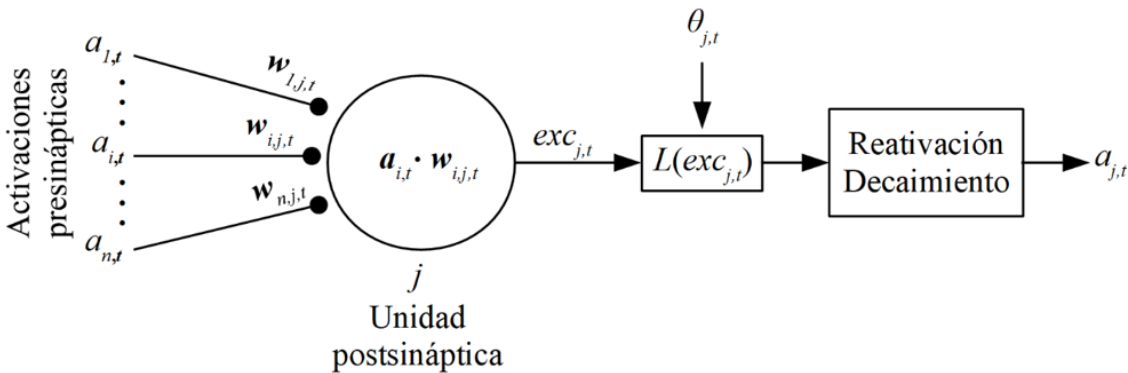
El factor $p_{i,t}$ contiene un componente hebbiano, el cual hace que la ganancia de peso dependa de las co-activaciones de las unidades pre y postsinápticas en t . Algunas redes de este

modelo incluyen una unidad de entrada adicional para simular el contexto; esta unidad introduce una competencia adicional entre esa unidad y las otras unidades de entrada que convergen en las unidades S'' . El factor $r_{j,t}$ hace que el cambio de peso también dependa de la cantidad de peso disponible en j , de manera que a menor peso disponible, menor será el cambio de peso en todas las conexiones que converjan en j . Los pesos iniciales en las conexiones variables suelen ser cercanos a 0, lo cual simula un sujeto ingenuo, por lo tanto, las activaciones condicionales iniciales son también cercanas a 0. Las activaciones pueden aumentar si los pesos aumentan, lo cual depende de que las unidades de entrada se activen de manera que promuevan el aumento, por ejemplo, con relaciones temporales y probabilísticas óptimas entre el EC y el EI.

El aumento de pesos mediante la función de aprendizaje se da cuando la ocurrencia del reforzador (activación de S^*) en un momento t estimula discrepancias dopaminérgicas altas, lo que genera ganancia de pesos en todas las conexiones. Conforme las conexiones van ganando peso, las unidades activan más intensamente las unidades a las cuales están conectadas. Posteriormente, con este proceso de ganancia de peso, las unidades de entrada logran activar fuertemente a las unidades S'' , las cuales, a su vez activan las unidades M'' , y así sucesivamente. Pero si no ocurre el reforzador, la señal de discrepancia dopaminérgica tenderá a ser cero, lo cual indicará que la función de aprendizaje entre en el modo de pérdida de peso. Es importante precisar que el aprendizaje (cambio de pesos) con este modelo solo puede ocurrir si la función de aprendizaje está habilitada, si la función de aprendizaje está deshabilitada (como en las fases de prueba), no hay aprendizaje.

Figura 2

Unidad neurocomputacional genérica.



Nota. Esta unidad aplica para el modo condicional de activación.

La Figura 2 muestra una representación gráfica de como suceden las ecuaciones de cada función. El círculo representa la unidad que recibe conexiones variables representadas por las líneas con determinada fuerza representada por la variable (w). Esas conexiones transmiten activaciones aferentes (a) de unidades previas. Las unidades $1, 2 \dots n$ tienen conexiones determinadas por sus pesos $w_{1,j,t} w_{2,j,t} \dots w_{n,j,t}$ que inciden en la unidad j , de tal forma que la cantidad de excitación de la unidad j depende del producto cartesiano del vector de activaciones aferentes ($a_{j,t}$) y el vector de pesos de las conexiones respectivas ($w_{j,t}$). Dicha cantidad simula la excitación de la unidad que, a su vez, es enviada como producto a la función logística $L(x)$. Si el valor de la función excede un umbral dinámico gaussiano θ (con media de 0.2 y desviación estándar de 0.15), la unidad j se reactiva. Si no, la activación decaerá.

En este estudio, el modelo se define en términos de función de activación y función de aprendizaje. Por lo tanto, las arquitecturas presentadas no se consideran modelos distintos, sino diferentes ejemplares de un mismo modelo. En las simulaciones, el nivel neurocomputacional se mantiene constante; la manipulación en esta investigación se centra en la arquitectura de la red.

La medición se realiza en función del desempeño de las arquitecturas ante diversos procedimientos de condicionamiento, que se describirán a continuación.

Simulaciones: Aspectos Generales

El presente estudio emplea simulaciones computacionales con el modelo DD como estrategia de investigación, debido a la capacidad de este modelo para simular diversos fenómenos de condicionamiento y generar predicciones novedosas (e.g. Aguayo-Mendoza et al., 2024). Según Vogel et al. (2006), un único modelo no puede abarcar la vasta complejidad de los fenómenos de aprendizaje, los mecanismos asociativos y sus variables. En consecuencia, cada modelo aporta de manera diferente aproximaciones teóricas y explicaciones sobre los fenómenos conductuales.

El aspecto de redes del modelo DD contribuye a la predicción en neurociencia conductual desde una perspectiva neuroanatómica gruesa, considerando las unidades no a nivel celular, sino como ensamblajes de neuronas en áreas corticales específicas. Este enfoque permite captar propiedades específicas, que serán detalladas en el método correspondiente a cada simulación.

Para el presente estudio, se llevaron a cabo tres simulaciones que investigaron diferentes fenómenos relacionados con diversas fuentes de restricciones sobre el aprendizaje (ver Tabla 1). Estas simulaciones permitieron analizar cómo variaciones en la arquitectura de las redes del modelo afectan el desempeño en tareas de condicionamiento, proporcionando así datos sobre los mecanismos subyacentes a las RBA.

Tabla 1

Simulaciones según Fuente de restricción sobre el aprendizaje, Fenómeno, Trabajo relevante y Arquitectura de red.

Simulación	Fuente de restricción sobre el aprendizaje	Fenómeno	Trabajo relevante	Arquitectura de red
1	Especificidad estímulo y reforzador	Asociaciones selectivas en aversión condicionada	Revusky y Garcia (1970)	A
2	Especificidad estímulo y respuesta	Ensombrecimiento	Burgos (2014)	B1, B2, B3, B4, B5 y B6
3	Diferencias entre especies	Automoldeamiento	Palm y Powell (1985)	C1 y C2

La primera columna de la Tabla 1 indica el número de la simulación del presente estudio. La segunda columna señala la fuente de restricción simulada, de acuerdo con la clasificación de Shettleworth (1972). La tercera columna muestra el fenómeno simulado, mientras que la cuarta columna indica el trabajo que guía el diseño metodológico de la simulación. Finalmente, la quinta columna especifica la o las arquitecturas de redes utilizada en cada simulación.

Cada arquitectura fue diseñada para modelar circuitos corticales que subyacen a las diferentes fuentes de restricción sobre el aprendizaje para cada fenómeno específico indicado en

la Tabla 1. Para el diseño de las arquitecturas, se siguió el principio de Goltz et al. (2019) sobre anatomías simples, que sugiere comenzar el estudio desde las arquitecturas más simples y avanzar hacia las más complejas. Por lo tanto, las arquitecturas diseñadas representan la forma más simple posible para simular la respectiva RBA.

Simulación 1: Especificidad en la Relación entre Estímulo y Reforzador

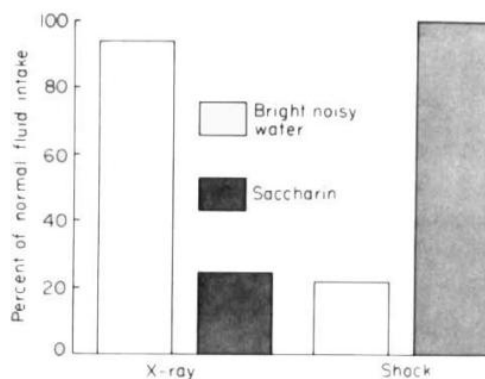
Los estudios de aversión condicionada al sabor han contribuido al desarrollo del movimiento de las RBA (Domjan, 2015). El estudio pionero de Garcia y Koelling (1966) es reconocido como la demostración clásica de las asociaciones selectivas evidenciando una especificidad en la relación entre el estímulo y el reforzador (Bevins, 1992). Esta especificidad también ha sido señalada en otras investigaciones, como las de Foree y LoLordo (1973) y Schindler y Weiss (1985). Las asociaciones selectivas hacen referencia a las predisposiciones de los animales para aprender más sobre ciertas contingencias por sobre otras, lo que puede llevar a preparaciones o restricciones para el aprendizaje (Weiss, 2012).

Esta idea proporciona un marco explicativo para comprender los hallazgos de Revusky y Garcia (1970). En su estudio, evaluaron la especificidad del estímulo con el reforzador en un procedimiento de aversión al sabor. Dividieron a ratas en cuatro grupos con distintas condiciones: consumo de agua con sabor a sacarina seguido de toxicosis (inducida con rayos X), consumo de agua acompañado de luz y tono seguido de toxicosis, consumo de agua con sabor a sacarina seguido de descarga eléctrica, y consumo de agua acompañado de luz y tono seguido de descarga eléctrica. Encontraron que las ratas desarrollaron aversión al sabor (manifestada mediante un menor consumo de líquido) cuando el consumo acompañado de luz y tono era seguido de descarga eléctrica y cuando el consumo acompañado de sacarina era seguido de

toxicosis, pero no en las otras combinaciones (luz y tono con toxicosis o sacarina con descarga eléctrica). En la Figura 3 se muestran los resultados reportados por Revusky y Garcia (1970).

Figura 3

Resultados obtenidos por Revusky y Garcia (1970).



Nota. Imagen tomada de Revusky y Garcia (1970, p. 53). El gráfico presenta el porcentaje de ingesta de fluido normal consumido durante una prueba, en función de la estimulación durante la ingesta de agua (con sacarina o con luz y tono) y el tipo de castigo (radiación X o descarga eléctrica) que siguió a la ingestión. Debido al condicionamiento aversivo y la medición de respuestas de ingesta de fluido, entre menor sea el tamaño de las barras mayor es el grado de condicionamiento.

En su estudio, Revusky y Garcia (1970) sugieren la existencia de restricciones en la capacidad de ciertos estímulos para asociarse con un reforzamiento en el comportamiento de aversión al sabor en ratas. Los experimentos sobre este fenómeno revelan que las ratas muestran una aversión hacia alimentos con un sabor similar al que causó malestar después de experimentar algún tipo de molestia, ya sea por la ingestión de alimentos que provocaron enfermedad o por la administración de inyecciones que resultaron en malestar posterior a la ingesta (Revusky & Garcia, 1970).

Puesto que esta asociación no se extiende a aspectos visuales o auditivos distintivos presentes durante la ingesta, se cree que las señales que el organismo asocia entre el conjunto de estímulos presentes en el entorno de aprendizaje están relacionadas con la consecuencia del refuerzo. Es decir, la capacidad de aprendizaje en ratas se ajusta en función de la contingencia temporal entre la ingesta de alimentos y la posterior aparición de síntomas de enfermedad o bienestar. En el caso de las ratas, los sabores emergen como el estímulo más fiable para la identificación de alimentos, superando en relevancia a otros elementos del entorno (García & Koelling, 1966).

En este sentido, el experimento de Wilcoxon et al. (1971) encontró que codornices muestran aversión al sabor también ante las señales visuales, lo que respalda la perspectiva de Seligman y Hager (1972), quienes sostienen que la selectividad en la asociación entre sabor y enfermedad refleja el principio general de que los organismos están diseñados para asociar selectivamente los estímulos de enfermedad con la modalidad sensorial que usan para reconocer los alimentos (Schwartz, 1974).

Las críticas metodológicas de Bevins (1992) y Damianopoulos (1989) a los experimentos sobre asociaciones selectivas para inferir las RBA, permitieron a los investigadores incluir mejoras en los experimentos de aversión al sabor para abordar las limitaciones metodológicas del estudio original de García y Koelling (1966). Estas mejoras incluyeron grupos control para descartar efectos de pseudocondicionamiento (Domjan & Wilson, 1972), diseños de un solo ensayo para eliminar la posibilidad de que la selectividad influyera en la atención a los estímulos en ensayos posteriores, exposición de todos los sujetos a todos los estímulos en lugar de hacer la división por grupos, para asegurarse de que el efecto de asociación selectiva no se debía a sesgos en la atención o la respuesta (Miller & Domjan, 1981), así como la medición de otras respuestas

como el tiempo que pasaban cerca del bebedero o respuestas como la congelación y los movimientos de cabeza (Miller, 1984).

Abordar las debilidades metodológicas del experimento de Garcia y Koelling (1966) permitió aumentar la validez del efecto de asociación selectiva en el aprendizaje aversivo y situarlo como un efecto ampliamente aceptado en la teoría del aprendizaje asociativo (Domjan, 2015). Incluso se ha encontrado su aplicación como herramienta clínica, por ejemplo, en el manejo de la depredación de vida silvestre, la evaluación y tratamiento de la anorexia en pacientes con cáncer, y el estudio del papel del malestar en la saciedad inducida por fármacos (Riley & Freeman, 2004).

De acuerdo con Chambers (1990), el avance continuo en el campo de la neurociencia del comportamiento y la aplicación de técnicas neurobiológicas en el estudio del aprendizaje proporcionan una aproximación relevante para estudiar la aversión condicionada al sabor. Kiefer (1985) identificó varias estructuras neuronales asociadas con la aversión condicionada al sabor, algunas de las cuales se incluyen en el modelo DD, como el hipocampo, y otras relacionadas a la corteza sensorial primaria. Aunque en el modelo DD no se simulan de manera específica áreas como la corteza sensorial gustativa o la corteza orbitofrontal, estas se representan de manera abstracta mediante las unidades S' , las cuales se interpretan neuroanatómicamente como una simulación de la corteza sensorial primaria.

Otra de las estructuras neuroanatómicas que postula el modelo DD es el sistema dopaminérgico. Fenu et al. (2001) investigaron su implicación y hallaron que el receptor D1 desempeña un papel crucial en la formación de la memoria a corto plazo de estímulos gustativos, lo que resulta esencial para el aprendizaje de la aversión condicionada al sabor.

Chung et al. (2011) realizaron uno de los estudios más recientes sobre asociaciones selectivas en la aversión condicionada al sabor, enfocándose en los elementos moleculares involucrados en este fenómeno. Pese a que el modelo DD no simula estructuras celulares o moleculares, el estudio de Chung presenta hallazgos neurofisiológicos relevantes. En su investigación, condicionaron a ratas para desarrollar aversión al sabor y emplearon técnicas de imágenes celulares para identificar restricciones biológicas en la convergencia del Estímulo Condicionado (EC) y el Estímulo Incondicionado (EI) a nivel neuronal en la amígdala basolateral. Los resultados de su estudio muestran que hay una activación coincidente del ARN mensajero de proteínas Arc en las neuronas de la amígdala basolateral después de combinaciones de EC–EI que resultan en un aprendizaje rápido y eficiente, pero no después de combinaciones que no producen este efecto. Es decir, la cantidad de neuronas de la amígdala basolateral que mostraron expresión de Arc en el ARNm fue consistentemente mayor después de los emparejamientos que resultaron en aprendizaje (Sacarina-Enfermedad producida por LiCl y Contexto-Descarga eléctrica) en comparación con los emparejamientos que no produjeron aprendizaje (Sacarina-Descarga eléctrica y Contexto-Enfermedad producida por LiCl). El estudio de Chung et al. (2011) proporciona el primer correlato molecular de este fenómeno a nivel celular. Los autores argumentan que es probable que las asociaciones biológicamente predispuestas se basen en una variedad de propiedades de circuitos y células, las cuales pueden variar según la naturaleza y la modalidad de los estímulos involucrados.

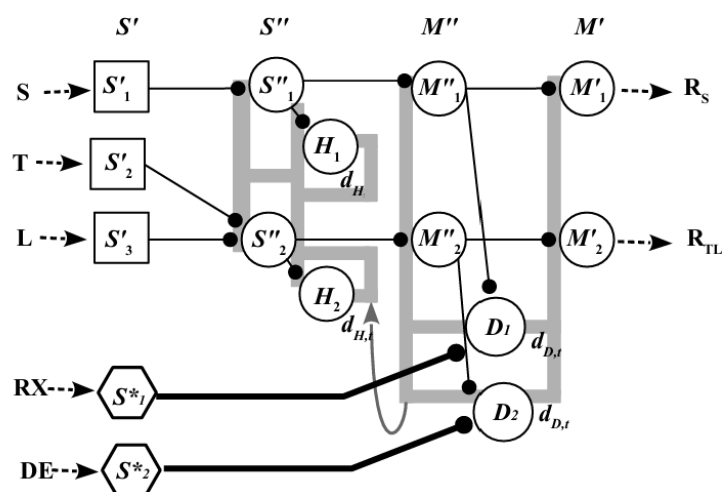
Si se extrapolan los hallazgos moleculares de Chung et al. (2011) al nivel cortical, podría investigarse la presencia de circuitos especializados, la cual podría ser consistente con una modalidad de manipulación factible dentro del modelo DD en las unidades dopaminérgicas. Aunque inicialmente el modelo DD proponía que este tipo de unidades simulaban a las neuronas

dopaminérgicas en el área ventral tegmental, es posible ampliar esta interpretación, ya que estudios indican que subgrupos específicos de estas neuronas reciben señales de áreas asociativas y límbicas, y proyectan extensamente hacia la corteza cerebral y el cuerpo estriado, incluyendo regiones sensoriomotoras. Un conjunto de neuronas dopaminérgicas situadas dorsalmente recibe información del cuerpo estriado ventral, asociado al sistema límbico, así como de la amígdala, y emite proyecciones que se extienden ampliamente por la corteza cerebral (Haber & Fudge, 1997).

Considerando estas evidencias neuronales relacionadas con el fenómeno de las asociaciones selectivas, particularmente en el contexto de la aversión condicionada al sabor, se diseñó una simulación computacional inspirada en el experimento de Revusky y Garcia (1970) con el objetivo de explorar los mecanismos neurales subyacentes a la codificación de dichas asociaciones. La separación de vías anatómicas completamente distintas puede servir como modelo de mecanismos neurales diferentes, ya que una diferenciación estructural podría dar lugar a una diferenciación funcional, es decir, a mecanismos neuronales independientes que dependen de la asociación aprendida.

Arquitectura de Red A

Se diseñó una arquitectura de red para simular el fenómeno de aversión condicionada al sabor con asociaciones selectivas, basada en el experimento de Revusky y Garcia (1970). Sin embargo, es importante resaltar que, debido a su nivel de abstracción, la arquitectura también puede modelar asociaciones selectivas en cualquier modalidad de condicionamiento. La Figura 4 muestra una representación pictórica de un ejemplo de arquitectura A.

Red A**Figura 4***Arquitectura de red A usada en la Simulación 1*

Nota. Las unidades S^* simulan áreas sensoriales primarias activadas por los EI (Toxicosis causada por rayos X denotado con RX y descarga eléctrica denotado con DE). La capa S' (sensorial-primaria) simula áreas sensoriales primarias activadas por estímulos S (sacarina), T (tono) y L (luz). La capa M' consta de las unidades de salida cuyas activaciones simulan precursores motores primarios de respuestas de consumo de agua ante la sacarina (R_S) y ante el tono y luz (R_{TL}). Estas unidades no son activadas por S^* , lo cual simula precursores motores primarios de respuestas que no son incondicionalmente producidas por el reforzador primario (ver más detalles en el texto).

Una de las características principales de la red A es que los estímulos T y L se unen para formar una sola vía ya que en el experimento estos estímulos son presentados como un compuesto. En cambio, el estímulo S tiene su propia vía, lo que plantea que señales distintas afectan vías neurales totalmente independientes bajo el supuesto de que las vías neurales que son estimuladas por S son completamente separadas e independientes de las que son estimuladas por

T y L. Puesto que las unidades M' nunca son activadas por S^* , se muestra cómo la conexión entre las unidades S' y S^* a través de la unidad D correspondiente genera la asociación selectiva. Otra característica fundamental de la arquitectura de red A es que la unidad correspondiente a S se une al EI de rayos X a través de la unidad dopaminérgica 1 (D_1). De manera similar, las unidades T y L se unen al EI de descarga eléctrica a través de la unidad dopaminérgica 2 (D_2).

Método

La simulación de experimentos con el modelo DD en este trabajo no pretende replicar con exactitud los datos obtenidos experimentalmente, sino realizar comparaciones ordinales sobre las tendencias observadas empíricamente. En este sentido, el objetivo de la presente simulación fue modelar el experimento de Revusky y Garcia (1970) y ofrecer una explicación conexionista de las asociaciones selectivas.

Redes

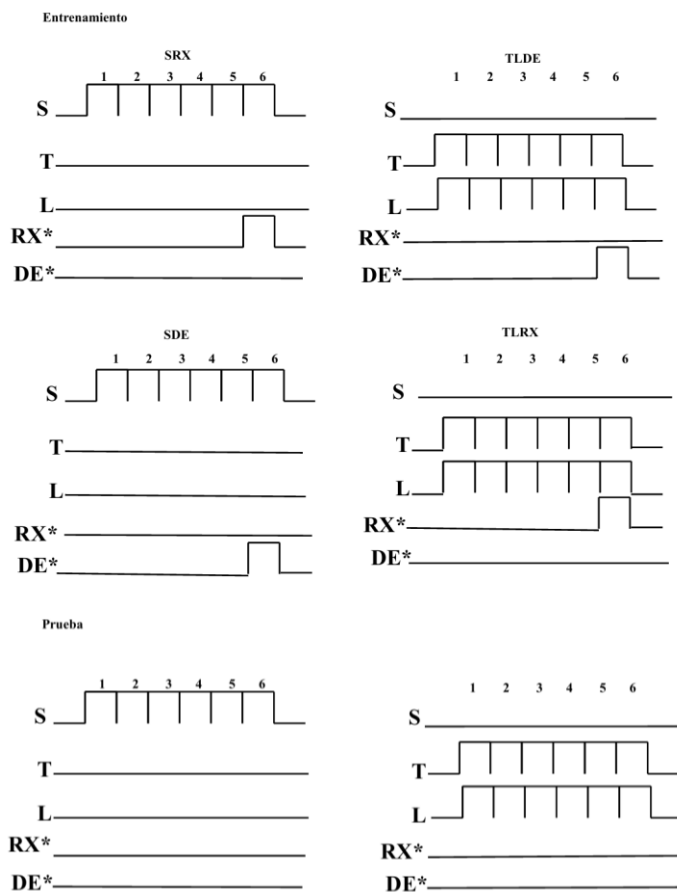
Se usaron un total de 40 redes A. Todas las redes comenzaron con un peso inicial de 0.1 para simular sujetos ingenuos semejantes a los utilizados por Revusky y Garcia (1970).

Aparatos y Materiales

Computadora portátil HUAWEI® con sistema operativo Windows® y programa simulador DBPSimulator escrito en Visual Studio® (diseñado y codificado por Cristiano Valerios Santos). El simulador DBPSimulator es una implementación del modelo DD, utilizado en esta simulación en lugar del simulador SelNet, que también implementa el modelo DD. En las simulaciones 2 y 3, se empleará SelNet. DBPSimulator se seleccionó para esta simulación debido a su interfaz, que permite incorporar dos unidades S^* en las redes, necesarias para simular los EI de radiación X (S^*_1) y descarga eléctrica (S^*_2). Aunque SelNet permite múltiples unidades dopaminérgicas (mediante unidades M'') pero por solo una unidad S^* .

Procedimiento

Se siguió un protocolo de entrenamiento que simula el procedimiento de Revusky y Garcia (1970). Se establecieron cuatro condiciones de entrenamiento y dos de prueba (ver Figura 8). Fueron usadas 10 redes por condición de entrenamiento. En la condición de entrenamiento SRX, se activó el estímulo S durante seis momentos temporales y el reforzador RX en el sexto momento temporal. En la condición de entrenamiento SDE, se activó el estímulo S durante seis momentos temporales y el reforzador DE en el sexto momento temporal. En la condición de entrenamiento TLRX, se activaron los estímulos T y L durante seis momentos temporales y el reforzador RX en el sexto momento temporal. En la condición de entrenamiento TLDE, se activaron los estímulos T y L durante seis momentos temporales y el reforzador DE en el sexto momento temporal. En la primera condición de prueba, se presentó únicamente S y en la segunda condición de prueba se presentó únicamente T y L. En ambos casos con la regla de aprendizaje deshabilitada, para impedir cambios de pesos y apreciar los efectos del entrenamiento solo en términos de las activaciones. Se programaron 200 ensayos por fase de entrenamiento y 30 por fase de prueba. La Figura 5 muestra gráficamente como se constituyeron los ensayos en términos de las activaciones de las unidades de entrada según los momentos temporales, para cada condición de entrenamiento y prueba.

Figura 5*Entrenamiento para la Simulación 1*

Nota. Las ondas cuadradas indican la activación de las unidades de entrada, mientras que su ausencia indica que no hay activación de dichas unidades. Los números en la parte superior de las ondas cuadradas representan los momentos temporales.

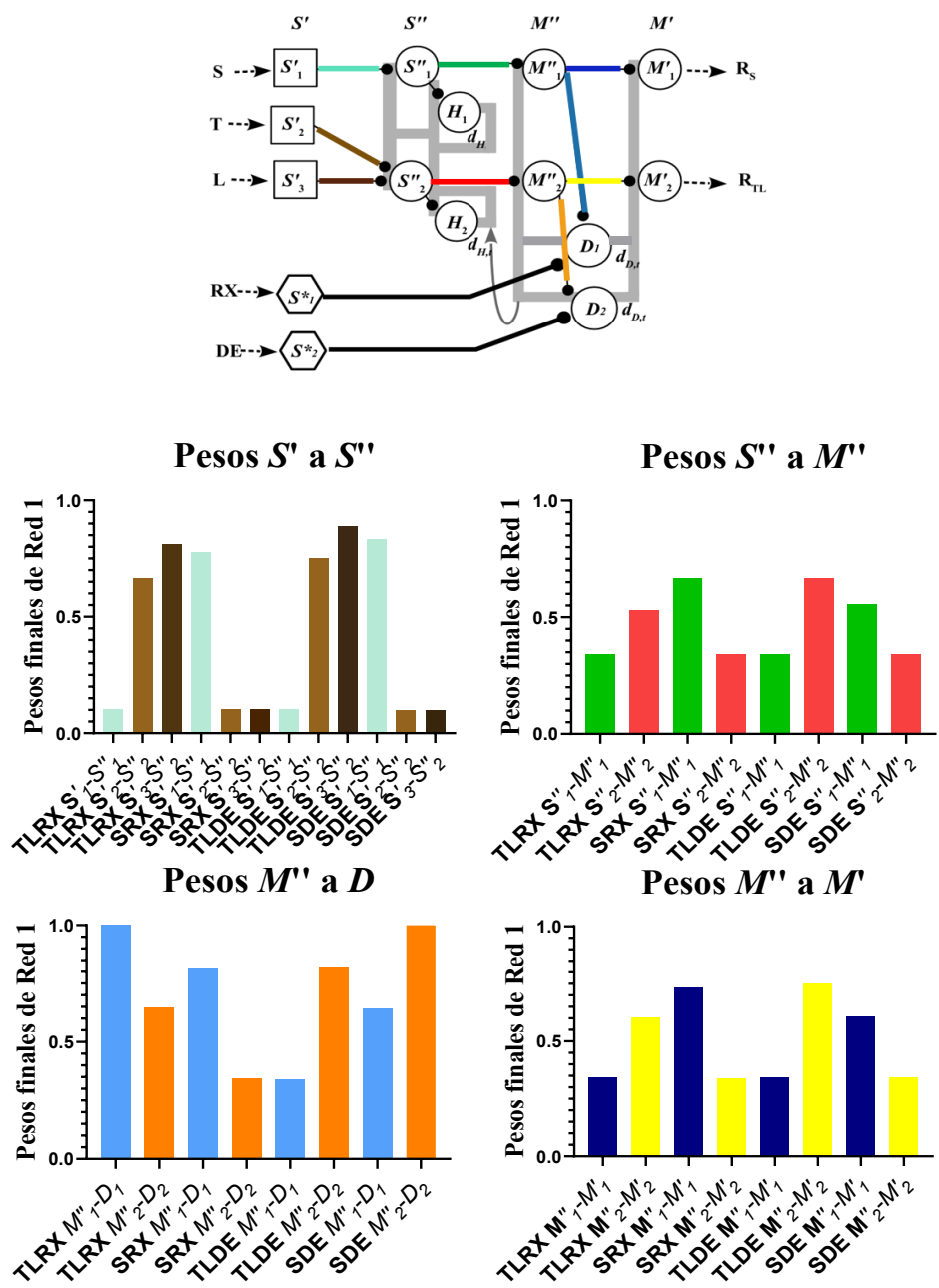
Resultados*Entrenamiento*

Los resultados de las simulaciones pueden ser examinados tanto en términos de los pesos de las conexiones como en términos de las activaciones de las unidades. Para el análisis de los resultados del entrenamiento, se consideraron los pesos de las conexiones, mientras que para el análisis de los resultados de la prueba se atendieron las activaciones de las unidades de salida. En

la Figura 6 se presenta una comparación de los pesos de las distintas conexiones en la arquitectura A para cada una de las condiciones de entrenamiento.

Figura 6

Resultado de pesos en el entrenamiento de las distintas condiciones de la Simulación 1



Nota. En la figura se representan los valores de peso de las conexiones resaltadas en colores específicos dentro de la arquitectura mostrada en el panel superior. Cada barra de la gráfica

corresponde a una conexión particular, y el color de la barra indica la conexión específica que está siendo representada. En el eje X se presentan las condiciones de los cuatro grupos siguiendo el orden establecido por Revusky y Garcia (1970) en su estudio original, es decir, de izquierda a derecha: TLRX, SRX, TLDE y SDE. Los valores de los pesos se obtienen de las fases de entrenamiento de cada grupo en su último ensayo y momento temporal correspondiente.

Se observa que las conexiones con pesos más elevados corresponden a aquellas formadas durante el entrenamiento en las condiciones SRX y TLDE, mientras que las condiciones TLRX y SDE muestran niveles más bajos de pesos finales. El análisis de pesos muestra que las conexiones más fuertes se forman en las condiciones SRX y TLDE, mientras que en TLRX y SDE son más débiles, lo cual sugiere asociaciones selectivas.

Sin embargo, hay dos casos que son excepciones a esta tendencia. El primero, en las conexiones de la capa S' a S'' , se registran altos niveles de pesos en dos conexiones específicas del grupo TLRX (S'_2 a S''_2 y S'_3 a S''_2) y en una conexión del grupo SDE (S'_1 a S''_1). Esto se atribuye al valor de entrada asignado durante el entrenamiento, que es de 1, el máximo posible.

El segundo caso, en los pesos de M'' a D , la ganancia de pesos en los grupos TLRX y SDE puede atribuirse a una mayor integración en la capa profunda, impulsada por la conectividad convergente, puesto que la activación de las unidades D genera discrepancia, lo cual contribuye al aumento de peso sobre todo de las conexiones cuyas unidades postsinápticas tienen mayor activación, como es el caso de las conexiones M'' a D .

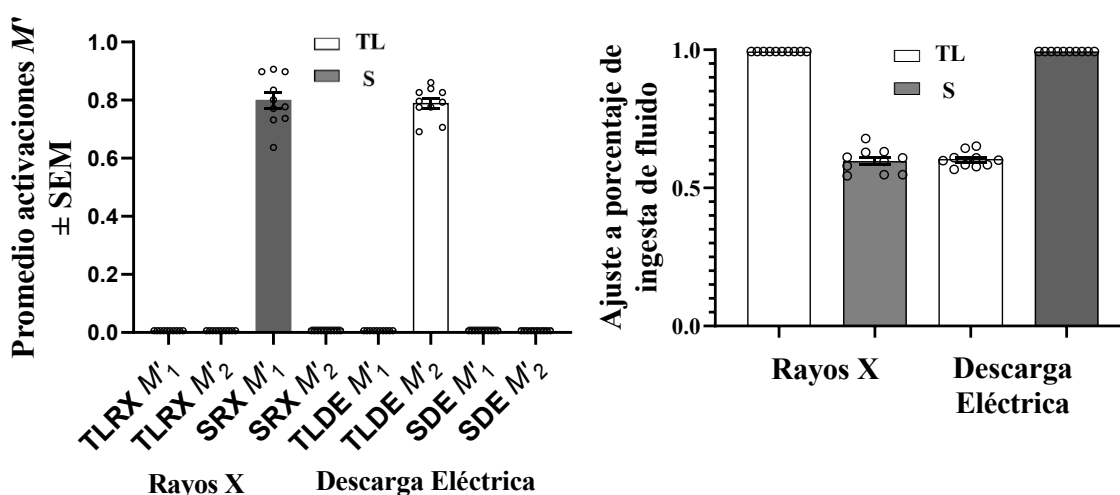
El fenómeno de asociaciones selectivas se atribuye a la configuración intrínseca de la arquitectura, que establece conexiones indirectas, a través de una unidad D , entre el estímulo S y el reforzador RX , así como entre los estímulos T y L y el reforzador DE . Otras pruebas realizadas con arquitecturas de redes completamente conectadas entre las unidades M'' y D no

lograron reproducir asociaciones selectivas similares a las observadas en el experimento de Revusky y Garcia (1970). La ganancia o pérdida de pesos en las conexiones ofrecen una explicación del nivel de activación que se mostrará a continuación.

Prueba

Figura 7

Resultados de activaciones en prueba de la Simulación 1



Nota. Niveles de activación durante la prueba. En la gráfica del panel izquierdo se muestra el promedio de las activaciones de cada una de las unidades de salida (M') de las diez redes en cada grupo de entrenamiento, donde el primer par de barras corresponde a las dos unidades de salida del grupo TLRX, el segundo par a las unidades del grupo SRX, el tercer par a las unidades TLDE y el cuarto par a las unidades del grupo SDE. Las primeras cuatro barras hacen referencia a los entrenamientos con reforzamiento de Rayos X y las últimas cuatro barras hacen referencia a los entrenamientos con reforzamiento de descarga eléctrica. Las barras de color gris indican el estímulo S y las barras de color blanco señalan los estímulos T y L. La gráfica del panel derecho exhibe los resultados de la simulación, donde se promedian los datos de las dos unidades de

salida y se ajusta el valor al porcentaje de ingesta de líquido. Este cálculo de la inversa tiene como objetivo demostrar la concordancia entre los resultados obtenidos en la simulación y los resultados reportados por Revusky y Garcia (1970) en la Figura 1.

Dado que el nivel de activación refleja el grado de condicionamiento, se ajustaron los datos de Revusky y Garcia (1970) calculando el complemento de la activación. Para ello, se promediaron los valores correspondientes a cada par de barras que representan las dos unidades de salida (M'_1 y M'_2) de cada grupo. Este ajuste redujo los 8 valores originales a 4, los cuales se representan en las 4 barras del panel derecho de la Figura 7, mientras que las 8 barras originales aparecen en el panel izquierdo. Por ejemplo, en el caso de la red 1 del ensayo SRX, la unidad M'_1 tiene un valor de 0.268 y la unidad M'_2 tiene un valor de 0.994. El promedio de ambos valores es 0.631. Luego, se calculó el complemento de este promedio dentro del rango de 0 a 1, es decir, $1-0.631=0.369$. Este valor (0.369) corresponde a uno de los puntos individuales de la barra etiquetada como "S en Rayos X" (segunda barra) en el panel derecho de la Figura 7.

Este ajuste se realizó con el objetivo de mantener una correspondencia ordinal en el grado de condicionamiento con el experimento de Revusky y Garcia (1970). En el panel izquierdo de la gráfica, las barras más altas indican un mayor grado de condicionamiento, mientras que, en el panel derecho, las barras más bajas reflejan un mayor nivel de condicionamiento. Este patrón es consistente con los resultados del porcentaje de ingesta de líquido, donde una menor ingesta sugiere una mayor aversión al sabor, lo que a su vez indica un mayor nivel de condicionamiento.

Discusión

El estudio de Revusky y Garcia (1970) sugiere la importancia de determinados estímulos en el aprendizaje asociativo en ratas. El ejemplo paradigmático es el fenómeno de aversión condicionada al sabor, el cual ilustra cómo los organismos pueden desarrollar respuestas

aversivas hacia estímulos específicos luego de experimentar consecuencias negativas asociadas con su ingesta.

La investigación en esta área ha indagado en la influencia de factores biológicos, como la historia filogenética de los organismos y las características estructurales de sus sistemas nerviosos, en la formación y persistencia de asociaciones selectivas. Estos estudios han aportado una comprensión más profunda de las restricciones y predisposiciones inherentes al proceso de aprendizaje asociativo selectivo en la aversión condicionada al sabor.

Los resultados de la simulación sugieren que el modelo DD reproduce la tendencia observada en los hallazgos sobre asociaciones selectivas, lo que ofrece una explicación de cómo el modelo DD puede explicar la selectividad observada en la arquitectura de la red A.

Cuando se activa la unidad S^* , la unidad D conectada a esta se activa con el valor máximo, lo que provoca un incremento en el peso de la conexión de M'' hacia dicha unidad D , en comparación con la conexión de M'' hacia la otra unidad D . En los primeros momentos temporales del ensayo, la activación de los inputs correspondientes a una vía específica genera una activación en cascada de las unidades en las capas ocultas asociadas a esa vía. Esta activación de las capas ocultas aumenta la probabilidad de que se active la unidad D correspondiente a la vía específica, pero de manera más pronunciada cuando el peso de la conexión de M'' a D es alto, como sucede en los ensayos SRX y TLDE.

A medida que los ensayos avanzan, cuando S^*_1 se presenta junto con S'_1 tras múltiples repeticiones, la unidad D_1 tiende a reactivarse con mayor frecuencia durante los intervalos entre ensayos, lo que provoca un incremento en los pesos de la vía que corresponde a S debido a las mayores activaciones de sus unidades. De manera similar, cuando S^*_2 se presenta con S'_2 y S'_3 , la unidad D_2 se reactiva más durante los intervalos entre ensayos, lo que conduce a un aumento en

los pesos de la vía que corresponde a T y L, pues las unidades de esta vía presentan activaciones más elevadas. Sin embargo, cuando S^*_1 se presenta junto con S'_2 y S'_3 , se observa un patrón diferente. En este caso, la activación de S^*_1 incrementa los pesos de la conexión de M''_1 hacia D_1 , pero S'_2 y S'_3 no logran activar M''_1 durante los intervalos entre ensayos, lo que reduce el aumento de los pesos en la vía que corresponde a T y L.

Este mecanismo ilustra cómo la conectividad específica a través de la unidad que simula la dopamina en el modelo DD, modula tanto la activación como el fortalecimiento de las conexiones de la red. Desde una perspectiva conexionista, esto ofrece una aproximación que puede interpretarse en el ámbito de la neurociencia conductual, destacando la posible relevancia de considerar las estructuras neuronales de los organismos. Estas estructuras presentan vías especializadas para la asociación de ciertos estímulos, las cuales podrían haber sido favorecidas por procesos de selección natural, desempeñando así un papel fundamental como facilitadores de asociaciones selectivas.

Esta interpretación podría ser consistente con el estudio de Chung et al. (2011) aunque a un nivel de abstracción diferente, implicando, a su vez, lo que afirma Michael (2021), al indicar que la correlación entre estructura y función se da en distintos niveles de abstracción, desde lo molecular hasta lo conductual.

En su investigación, Chung et al. (2011) señalaron que “los microcircuitos específicos y las dinámicas de señalización celular aseguran que las asociaciones que probablemente proporcionen beneficios significativos para la supervivencia activen las neuronas de manera convergente y generen un aprendizaje rápido” (p. 374).

Las manipulaciones realizadas en esta simulación involucraron estructuras que replican una neuroanatomía cortical más gruesa y menos precisa que las identificadas en el estudio Chung

et al. (2011). En este sentido, los resultados de la simulación sugieren que, a nivel de red también podría haber circuitos especializados relacionados con el aprendizaje de asociaciones selectivas en la aversión condicionada al sabor.

Entre las hipótesis que pueden derivarse de las interpretaciones de esta simulación destaca la conjetura de que las asociaciones selectivas, resultantes de circuitos con alto grado de especialización en la arquitectura de la red, pueden interpretarse como eficacia sináptica. En este contexto, el peso de las conexiones ha sido considerado como una medida de eficacia sináptica (London et al., 2002).

Según London et al. (2002), la comprensión funcional de las sinapsis es limitada y el término "eficacia sináptica" se utiliza frecuentemente en relación con conceptos como mantenimiento y regulación. La eficacia se calcula a partir de parámetros específicos, como el número de quanta de neurotransmisores y la probabilidad de liberación (London et al., 2002).

La conjetura de que la especificidad de las conexiones en las asociaciones selectivas puede interpretarse como eficacia sináptica sugiere también la necesidad de estudiar este concepto más allá del ámbito celular, explorando su manifestación en la estructura de red y en propiedades a un nivel superior, es decir, en redes neuronales. Esto abre nuevas líneas de investigación relevantes para el campo de la neurociencia conductual. En el contexto de exploraciones experimentales con animales, se pueden investigar diferentes definiciones de eficacia sináptica para examinar su relación con las asociaciones selectivas.

Además de la eficacia sináptica, los altos pesos de las conexiones también pueden interpretarse con otros índices empíricos, los cuales hacen referencia a una mayor concentración relativa en regiones cerebrales. Por ejemplo, Bermudez et al. (2009) investigaron el grosor

cortical y la morfometría basada en vóxel en músicos y no músicos, encontrando diferencias significativas que se relacionan funcionalmente con la ejecución musical.

Otros modelos de redes neurales también muestran consistencia con la explicación de especialización estructural que surge de la presente simulación. Por ejemplo, el modelo de red neural propuesto por Chambers (1990) para la adquisición de aversiones condicionadas al sabor implica la identificación de cuatro vías principales. En primer lugar, la vía del estímulo no condicionado, donde la información sobre sustancias químicas detectadas en el tracto gastrointestinal se transmite a través del nervio vago hasta el núcleo del tracto solitario y la corteza insular. En segundo lugar, la vía del estímulo condicionado incluye las vías gustativas periféricas que transmiten información sobre el sabor desde la lengua, pasando por el núcleo del tracto solitario y el núcleo parabraquial pontino, hasta llegar a áreas cerebrales superiores como la corteza insular. La tercera vía se refiere a la respuesta al EC antes del condicionamiento, y la cuarta vía se relaciona con la respuesta al EC después del condicionamiento.

Cada sabor está asociado tanto con respuestas ingestivas como aversivas, y la fuerza relativa de estas conexiones innatas depende del sabor específico. La exposición a un sabor seguido de enfermedad debilita la conexión con el sistema de respuesta ingestiva y fortalece la conexión con el sistema de respuesta aversiva. Factores experienciales, como el número de exposiciones al sabor con y sin enfermedad, pueden modificar estas conexiones innatas (Chambers, 1990).

Una posible deducción que se desprende de la propuesta de Chambers (1990) es que el aprendizaje de asociaciones no predispuestas biológicas podría ser viable, aunque probablemente requiera una mayor cantidad de ensayos para su adquisición. Sin embargo, la predicción formulada por el modelo DD a través de la Simulación 1 sugiere que la cantidad de ensayos por

sí sola no sería suficiente para permitir el aprendizaje de asociaciones que no estén biológicamente favorecidas. Por ejemplo, en el caso del experimento de Revusky y Garcia (1970), el aprendizaje de la asociación entre T y L con RX, o de S con DE, podría ser especialmente desafiante debido a la falta de conexiones completas de las unidades M'' con las unidades D . Por otro lado, en su revisión de literatura sobre aversión condicionada al sabor, Logue (1979) muestra casos en que señales distintas al sabor pueden también asociarse con la enfermedad en ratas, aunque con más ensayos y extinción más rápida, lo que sugiere que es posible el aprendizaje de asociaciones de estímulos ambientales con toxicosis pese a que es un fenómeno menos robusto que las aversiones al sabor.

Futuros estudios sobre los posibles sustratos neuroanatómicos de las asociaciones selectivas podrían orientar aplicaciones para mitigar los efectos de las RBA, especialmente en el ámbito del aprendizaje del miedo. Según Mineka y Öhman (2002), ciertos estímulos y situaciones intrínsecamente evocan miedo, aunque los mamíferos también pueden aprender a temer estímulos inicialmente neutrales mediante el condicionamiento pavloviano. Este proceso se basa en un sistema específico que ha evolucionado para responder selectivamente a estímulos de forma automática, operando en circuitos neurales concretos, especialmente en áreas subcorticales.

Poner a prueba las hipótesis derivadas de la presente simulación en investigaciones aplicadas sobre el aprendizaje del miedo implicaría diseñar experimentos que exploren la eficacia sináptica de organismos en el aprendizaje del miedo utilizando diferentes ECs. El objetivo sería determinar si, al igual que en la aversión condicionada al sabor, existen circuitos neurales específicos que favorecen ciertos estímulos, facilitando una asociación más rápida con el miedo.

Por último, resultaría pertinente profundizar en esta simulación explorando la arquitectura diseñada para modelar asociaciones selectivas, en conjunción con otros fenómenos de condicionamiento, como el ensombrecimiento. Por ejemplo, Mikulka et al. (1982) documentaron evidencia de ensombrecimiento, demostrando que un estímulo olfativo puede ser fácilmente opacado por un estímulo de sabor más “saliente” (p. 103). Específicamente, cuando se utilizaron estímulos de sabor más concentrados, la aversión al olor de almendra no se vio reducida. Estos resultados contrastan con los hallazgos de potenciación, que muestran una mejora correlativa con la intensidad del sabor incrementada. Explorar cómo la arquitectura propuesta aborda estos fenómenos adicionales de condicionamiento podría proporcionar una descripción detallada de su eficacia y aplicabilidad en diversos contextos de aprendizaje.

Simulación 2: Especificidad en la relación entre estímulo y respuesta por restricción neuroanatómica

Las asociaciones selectivas no solo hacen referencia a cómo algunos EI pueden asociarse más fácilmente con ciertos EC, sino también a la idea de que algunos EC pueden ser más susceptibles al entrenamiento ya que su relevancia con el EI se explica mejor por variables contextuales como los mecanismos sensoriales-perceptivos, motivacionales-emocionales o motores (Timberlake, 1994). Esto marca un distanciamiento del principio de equipotencialidad, el cual postula que los mismos mecanismos subyacen en el aprendizaje que involucra cualquier tipo de estímulo o respuesta (Domjan, 1997).

Además, esta visión implica que no todos los estímulos neutros son igualmente neutros. El estímulo neutro se entiende como aquel que, inicialmente, no provoca una respuesta por sí mismo (Silva, 2018), pero, aunque no genere una respuesta inmediata, puede tener una mayor predisposición biológica para formar asociaciones condicionadas. La capacidad de un estímulo neutro para convertirse en un EC depende de su congruencia con los sistemas de comportamiento preorganizados del organismo (Timberlake, 1994). Factores como la relación funcional del EC con el estímulo incondicionado, su ajuste a los modos motivacionales activados y la historia evolutiva de la especie determinan esta asociación. Según Timberlake (1994), el aprendizaje no depende únicamente de las contingencias, sino también de cómo el estímulo se integra dentro de la arquitectura biológica y conductual del animal.

La mera presencia de los mecanismos sensoriales necesarios para detectar estímulos no es suficiente para que la conducta de un organismo esté controlada por un estímulo específico. La efectividad del aprendizaje de un estímulo particular depende de la facilidad con la que otros estímulos presentes en la situación pueden ser condicionados (Domjan, 2010). Es decir, si hay

estímulos en el entorno que, por su intensidad o por factores como una mayor exposición o contingencia temporal con el EI, son más fácilmente asociados, el aprendizaje podría centrarse en esos estímulos en lugar del que se desea entrenar. Además, otras condiciones, como las características fisiológicas y neurológicas del organismo, también pueden influir en qué estímulos se aprenden con mayor facilidad. Esta facilidad para establecer asociaciones entre un EC y un EI puede estar influenciada tanto por el desarrollo ontogenético del organismo como por su historia filogenética (Papini, 2020).

Las características evolutivas han sido un área de interés en la psicología comparada debido a la evidencia que sugiere que ciertas especies muestran predisposiciones para percibir ciertos estímulos, mientras que pueden presentar dificultades con otros. Por ejemplo, en palomas, las asociaciones tono-comida se formaron más lentamente que las asociaciones luz-comida, aunque ambas se convierten en reforzadores condicionados (Shapiro & LoLordo, 1982). En ratas, la respuesta a un estímulo auditivo compuesto fue más fuerte cuando se emparejó con una luz de corta duración en comparación con una luz de larga duración (Darby & Pearce, 1995).

En este sentido, el fenómeno del ensombrecimiento ejemplifica la competencia entre estímulos en situaciones de aprendizaje, donde la presentación contingente de dos estímulos puede resultar en que uno de ellos, por ser "más fácil de entrenar", obstaculice el aprendizaje del otro (Domjan, 2010, p. 267).

Los experimentos de ensombrecimiento de Pavlov (1927) mostraron que, al presentar un compuesto condicionado constituido por dos estímulos pertenecientes a diferentes receptores sensoriales, uno de los estímulos casi invariablemente ensombrece al otro cuando se prueban individualmente. Pavlov relató que, en la mayoría de los perros utilizados en sus experimentos, un compuesto de estímulos visuales y auditivos resultaba en un ensombrecimiento de los

estímulos auditivos sobre los visuales, táctiles y térmicos. Esto podría deberse a que, aunque la visión es importante para los perros, son los sentidos del olfato y del oído los predominantes en su comportamiento predatorio (Bubna-Littitz, 2007).

Pavlov (1927) informó que sus experimentos contradecían la idea común entre sus colegas de que el proceso nervioso era uniforme en todas las fibras nerviosas y que las diferencias en la percepción de estímulos, como la luz y el sonido, tenían una base física en las variaciones de los elementos corticales correspondientes. En sus experimentos, al combinar un estímulo auditivo débil con uno visual fuerte, observó que las relaciones entre los estímulos se invertían por completo excepto en algunos perros, donde la diferencia en la magnitud de la respuesta condicionada a distintos estímulos era inexistente.

Inicialmente, la diferencia en la magnitud del efecto condicionado se atribuyó a peculiaridades individuales de las células receptoras. No obstante, con más estudios empíricos, Pavlov (1927) concluyó que las variaciones en la magnitud de las respuestas condicionadas a estímulos de diferentes receptores dependían principalmente de la intensidad de los estímulos. Así, se llegó a la conclusión de que las diferencias en la respuesta condicionada no se originaban en diferencias estructurales fundamentales de los receptores, sino en la intensidad relativa de los estímulos.

Sin embargo, con base en el avance y desarrollo de la neurociencia, se puede discutir que las diferencias estructurales y funcionales en los sentidos entre especies u organismos podrían explicar por qué, en principio, un estímulo ensombrece a otro cuando la intensidad de estos no varía. En este sentido, Bullock (1984) señaló la importancia de investigar las diferencias cerebrales entre animales con distintos niveles de complejidad, entendida esta como elementos constitutivos de receptores, efectores, glándulas endocrinas, ganglio cefálico y sistema nervioso

en general, tal como lo plantea la neurología comparada, que busca identificar diferencias neurológicas asociadas a fenómenos conductuales, reconociendo que la complejidad cerebral no solo involucra el tamaño o número de componentes, sino también la diversidad de estructuras anatómicas, tipos celulares y la organización cerebral (Young, 1966).

En experimentos de ensombrecimiento con un compuesto de estímulos visuales y auditivos con palomas se ha encontrado que la luz ensombrece al tono (e.g. Miles, 1969; Westbrook & Miles, 1970). Mientras que, en experimentos similares, pero con ratas como sujetos experimentales se ha encontrado que el tono ensombrece a la luz (e.g. Cotton, 1983; Takigasaki, 1995). Jackson et al. (2020) sugirieron que las palomas responden más efectivamente a estímulos visuales ya que utilizan la visión como su modalidad sensorial dominante en comparación con las ratas, las cuales responden de manera más efectiva a estímulos físicos como palancas debido a una predisposición para manipular alimentos. De ser así, se podría afirmar que una restricción sobre el aprendizaje de un estímulo sería la presencia de otro estímulo perteneciente a una modalidad sensorial dominante por parte del organismo en entrenamiento.

Burgos (2014) presentó una simulación de ensombrecimiento utilizando el modelo DD, en la cual manipuló las conexiones dentro de la arquitectura para representar la facilidad de un estímulo sensorial sobre otro a nivel cortical. Uno de los beneficios de este modelo radica en su capacidad para establecer una relación clara con la estructura y función cerebral, lo cual es relevante ya que es probable que la estructura y función cerebral sean parte de los principales determinantes proximales de las RBA.

En el modelo DD, se utiliza exactamente la misma función y parámetros para cambiar los pesos en las conexiones de la red. En contraste, otros modelos podrían simular este sesgo

sensorial si se interpretara algún parámetro libre como una función conjunta de la intensidad física y la significancia biológica, pero esto conllevaría a depender de la manipulación de parámetros libres para simular los sesgos derivados de restricciones biológicas.

Por ello, la presente simulación explora distintas arquitecturas que presentan una condición de sesgo estructural derivado de una conexión extra que se añade a la vía de un estímulo sensorial y que favorece la ganancia de pesos para dicha vía ya que genera que en la otra vía de estímulo se genere una convergencia de conexiones en una unidad lo cual resulta en un mecanismo de competencia de pesos que promueve la disminución de peso de la conexión. Además, se emplea una arquitectura sin sesgo estructural como control para compararla con las demás arquitecturas sesgadas por la conexión extra.

Hallazgos neurológicos sustentan la manipulación de las arquitecturas de redes neurales en términos de ausencia y presencia de conexiones. Por ejemplo, Heimler et al. (2015) analizaron estudios de plasticidad sensorial en poblaciones ciegas y sordas para destacar la importancia de la organización cerebral en la comprensión de la plasticidad sensorial. Concluyeron con que una combinación del sesgo de conectividad y la sensibilidad a características distintivas de la tarea podrían explicar este tipo de plasticidad en las cortezas sensoriales en su conjunto.

Por otro lado, Riek y Woolley (2005) destacaron que la incapacidad de un organismo para ejecutar un movimiento puede originarse en restricciones de diversas fuentes, como los músculos involucrados en la acción motora, los sustratos neuronales a nivel medular y los diferentes componentes corticales. Dado que las redes neurales intentan capturar de manera abstracta estos elementos (Buckner & Garson, 2019), en esta simulación no solo se investigará el sesgo de conectividad entre estímulos de entrada, sino también si el nivel cortical (la capa de la red) en el que se presenta dicho sesgo influye en el fenómeno del ensombrecimiento.

Se analiza este fenómeno utilizando redes neurales con sesgos a favor del tono (que podrían interpretarse como ratas de acuerdo con la evidencia empírica conductual) y redes con sesgos a favor de la luz (que podrían ser interpretadas como palomas). Es así como en esta simulación se busca examinar la fuente de RBA de la relación estímulo-respuesta cuando existe una restricción neuroanatómica.

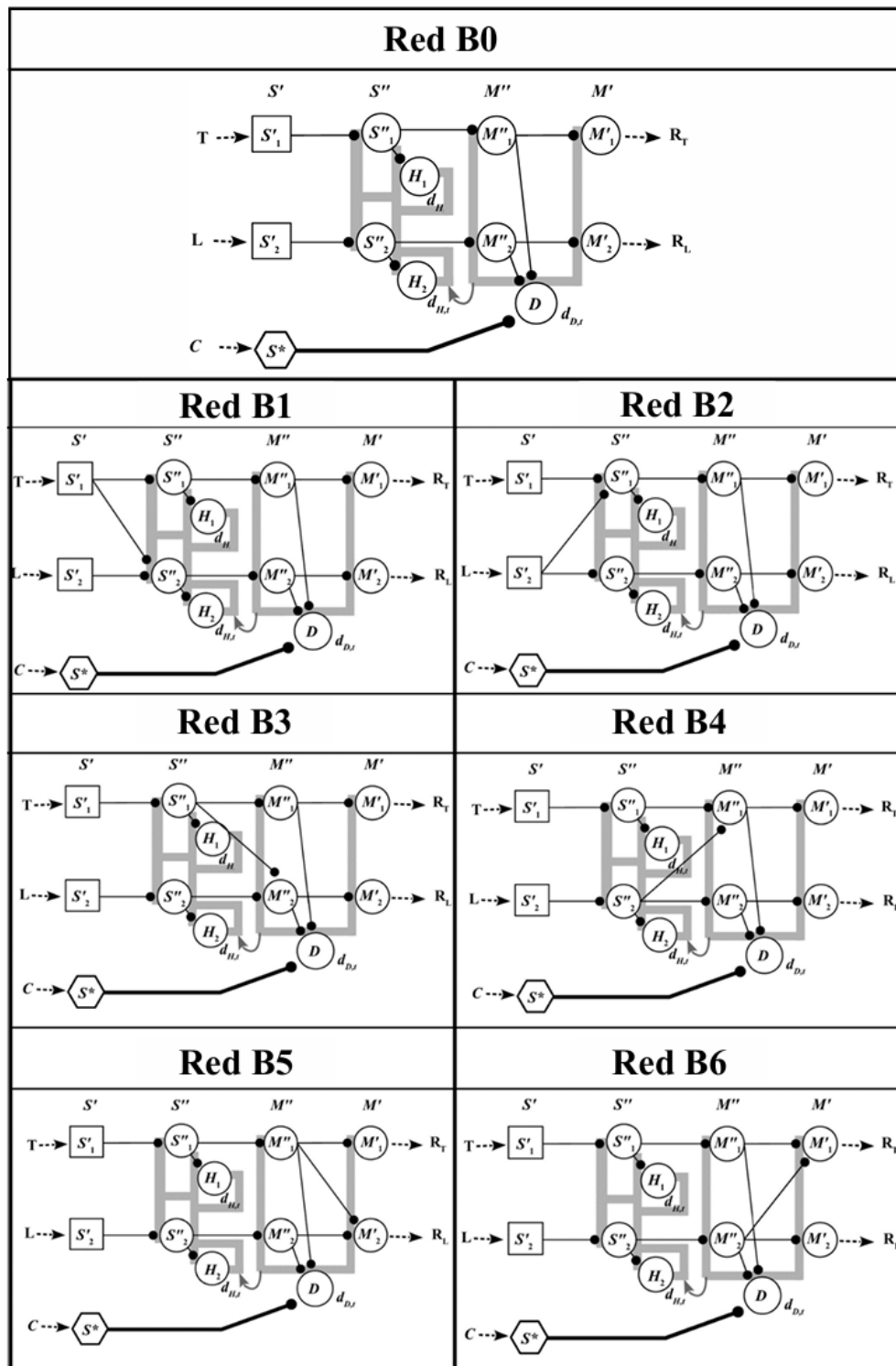
Arquitecturas de Red B

Se usaron siete arquitecturas de redes distintas, seis de las cuales presentan un sesgo estructural provocado por la convergencia de conexiones presinápticas en una unidad específica, mientras que una de ellas no incluye dicha convergencia. Esta convergencia se observa en tres capas distintas de la red neural, distribuida en diferentes unidades, lo que resulta en seis configuraciones arquitectónicas diferentes. En específico, la red B1 exhibe una conexión convergente en la unidad S''_2 , mientras que la red B2 muestra la convergencia en la unidad S''_1 . La red B3 presenta convergencia de conexiones en la unidad M''_2 , mientras que la red B4 la muestra en la unidad M''_1 . Por otro lado, la red B5 presenta convergencia en la unidad M'_2 , y la red B6 presenta convergencia de conexiones en la unidad M'_1 . La red B0 no presenta convergencia en ninguna unidad. La Figura 8 muestra una representación pictórica de siete ejemplos de las arquitecturas B.

Redes B

Figura 8

Arquitecturas de red B0, B1, B2, B3, B4, B5 y B6 usadas en la Simulación 2



Nota. La figura presenta siete casillas, la primera muestra la arquitectura B0 la cual no contiene convergencia de conexiones, las otras seis casillas contienen la representación pictórica de una arquitectura de red B con convergencia de conexiones. En cada red, la unidad S^* simula áreas sensoriales primarias activadas por el EI (Comida denotado con C). La capa S' (sensorial-primaria) simula áreas sensoriales primarias activadas por estímulos T (tono) y L (Luz). La capa M' consta de las unidades de salida cuyas activaciones simulan precursores motores primarios de dos respuestas al tono (R_T) y a la luz (R_L). Estas unidades no son activadas por $S^*(C)$, lo cual simula precursores motores primarios de respuestas que no son incondicionalmente producidas por el reforzador primario.

Todas las arquitecturas representadas en la Figura 8 son semejantes, salvo por una diferencia que varía según la arquitectura en cuestión. Esta discrepancia radica en una conexión convergente, la cual induce un sesgo estructural. En la Red B1, la convergencia ocurre a nivel sensorial asociativo (i.e. la primera capa de la red) concretamente en la conexión que va desde la unidad S''_1 hacia la unidad S''_2 . En contraste, en la Red B2, el sesgo se manifiesta también en la primera capa de la red, pero se localiza en la conexión que va desde S''_2 hacia la unidad S''_1 . En la Red B3, el sesgo se encuentra a nivel motor asociativo, es decir, en la segunda capa de la red, precisamente desde la unidad S''_1 hacia la unidad M''_2 . Asimismo, en la Red B4, el sesgo ocurre también a nivel motor asociativo, pero en la conexión desde S''_2 hacia M''_1 . Respecto a la Red B5, el sesgo se produce a nivel motor primario, concretamente en la conexión que va desde la unidad M''_1 hacia la unidad M'_2 . Por último, en el caso de la Red B6, el sesgo estructural que resulta en una convergencia de conexión tiene lugar en la conexión de M''_2 hacia M'_1 , también a nivel motor primario, es decir, en la tercera capa de la red.

La organización estructural de las siete redes se caracteriza por la peculiaridad de que señales distintas afectan vías neurales totalmente independientes bajo el supuesto de que las vías neurales que son estimuladas por T son completamente separadas e independientes de las que son estimuladas por L. De esa manera se garantiza que un cambio de peso en la unidad M'_2 se debió únicamente a su emparejamiento con la unidad reforzada M'_1 . Este carácter de independencia de vías se mantiene igual en las siete arquitecturas usadas. Las diferencias entre las siete arquitecturas se dan solo en el sesgo estructural que puede ser en una de las dos unidades de cada capa o en uno de los tres niveles de conexión entre capas de la red, o en ningún lugar, como ocurre en el caso de la Red B0, que se utiliza con fines comparativos como control.

Método

El objetivo de esta simulación fue probar el desempeño ante el mismo procedimiento de ensombrecimiento con una arquitectura que no presenta sesgo estructural y seis diferentes arquitecturas que presenten sesgo estructural a través de una conexión convergente en distintos niveles de las redes del modelo DD.

Redes

Se usaron un total de 70 redes, 10 por cada arquitectura. Todas las redes comenzaron con un peso inicial de 0.2 para simular sujetos ingenuos.

Aparatos y materiales

Computadora portátil HUAWEI® con sistema operativo Windows® y programa simulador SelNet escrito en Delphi® (diseñado y codificado por José E. Burgos). El simulador SelNet es una implementación del modelo DD. El código fuente del SelNet está disponible públicamente en: <https://github.com/jeburgos-selnet/source-code>

Procedimiento

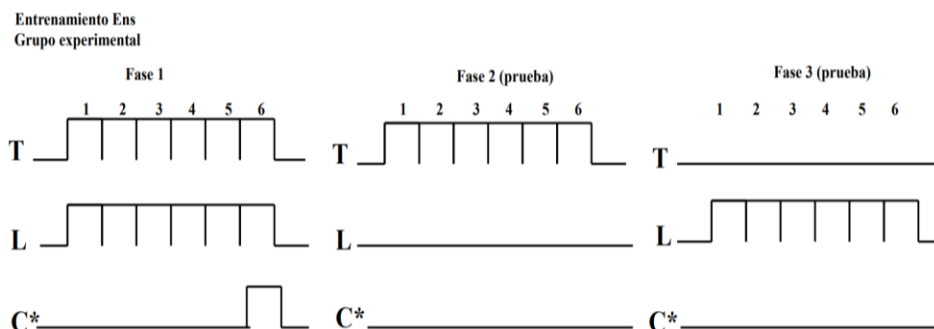
Se diseñaron dos fases experimentales, cada una compuesta por 50 ensayos. La primera fase consistió en el entrenamiento de un compuesto de estímulos T y L, seguida por la segunda fase, que fue una prueba individual de cada estímulo (T y L). Se establecieron seis momentos temporales. Durante la fase de entrenamiento, tanto T como L se activaron en los seis momentos temporales, y se presentó el reforzador C en el último momento temporal, sin intervalo entre ensayos y con la regla de aprendizaje activada para permitir cambios de pesos. Posteriormente, se realizaron 20 ensayos de prueba presentando únicamente L seguido de 20 ensayos de prueba presentando únicamente T, con la regla de aprendizaje desactivada para evitar cambios de pesos, con el fin de evaluar los efectos del entrenamiento únicamente en términos de las activaciones.

Se realizaron dos comparaciones de los resultados. La primera tuvo como objetivo verificar la existencia de una respuesta diferencial ante los estímulos T y L según la ubicación del sesgo. Es decir, las redes B1, B3 y B5, debido a su estructura, favorecían el aprendizaje de T, mientras que las redes B2, B4 y B6 favorecían el aprendizaje de L. Por lo tanto, esta comparación consistió en contrastar los resultados de la Red B1 con la Red B2, la Red B3 con la Red B4 y la Red B5 con la Red B6.

La segunda comparación se planteó para evaluar si la intensidad del sesgo era distinta según la capa en la que se encontrara dicho sesgo o convergencia de conexiones. Por lo tanto, en esta comparación se contrastaron los resultados de las redes B1 y B2, que presentaban el sesgo en la primera capa, con los de las redes B3 y B4, que lo presentaban en la segunda capa, y con las redes B5 y B6, que presentaban el sesgo en la tercera capa de la arquitectura de red.

Figura 9

Entrenamiento para la Simulación 2



Nota. Las ondas cuadradas indican la activación de las unidades de entrada, mientras que su ausencia indica que no hay activación de dichas unidades. Los números en la parte superior de las ondas cuadradas representan los momentos temporales.

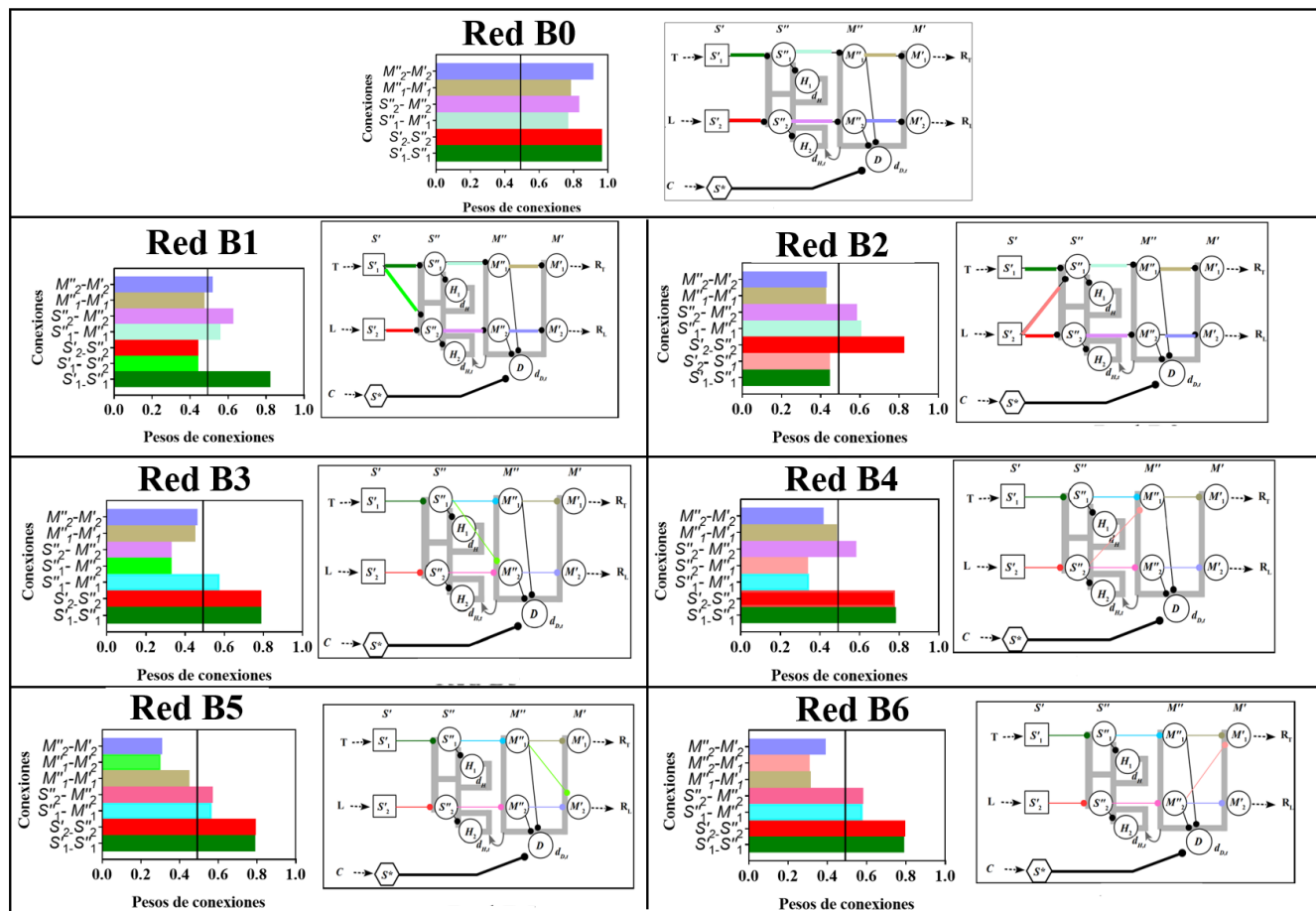
Resultados

Entrenamiento

La Figura 10 muestra una comparativa del peso de cada conexión en las redes B durante la fase de entrenamiento. En la figura, se observan seis casillas organizadas en dos columnas y tres filas, cada una representando los resultados de peso obtenidos durante el entrenamiento para cada arquitectura específica.

Figura 10

Resultados de pesos en el entrenamiento de la Simulación 2



Nota: Se presentan los pesos de las conexiones de una red individual (como muestra) durante el último momento temporal de la última sesión de entrenamiento de ensombrecimiento. En cada casilla, los paneles de la derecha muestran las arquitecturas de redes correspondientes a los pesos presentados en los gráficos de la izquierda. En cada gráfico, el eje X indica el peso de las conexiones (de 0 a 1), mientras que el eje Y señala la conexión. Además, la conexión está representada por diferentes colores, de acuerdo con su referencia en la representación gráfica de la red.

Se observa que en la red B1, la conexión S'_1 a S''_1 (marcada en verde oscuro) y en la red B2, la conexión S'_2 a S''_2 (marcada en rojo) exhiben un peso considerablemente mayor en comparación con las otras conexiones presentes en la misma capa de red, evidenciando así el sesgo en la ponderación de las conexiones a nivel de pesos. Además, se aprecia que las conexiones convergentes S'_1 a S''_2 y S'_2 a S''_2 en la red B1 y S'_2 a S''_1 y S'_1 a S''_1 en la red B2, muestran un nivel de peso idéntico.

Por otro lado, en la red B3, la conexión S''_1 a M''_1 (marcada en verde claro) y en la red B4, la conexión S''_2 a M''_2 (marcada en rosa oscuro) también presentan un peso superior en comparación con otras conexiones en la misma capa de red, resaltando nuevamente un sesgo en el valor de las conexiones. En este par de redes, dado que los sesgos se localizan en la segunda capa oculta, se observa que los pesos de las conexiones previas al sesgo (S'_1 a S''_1 y S'_2 a S''_2) tienen el mismo valor. Es después del sesgo cuando estos valores empiezan a variar dependiendo de la convergencia de las conexiones.

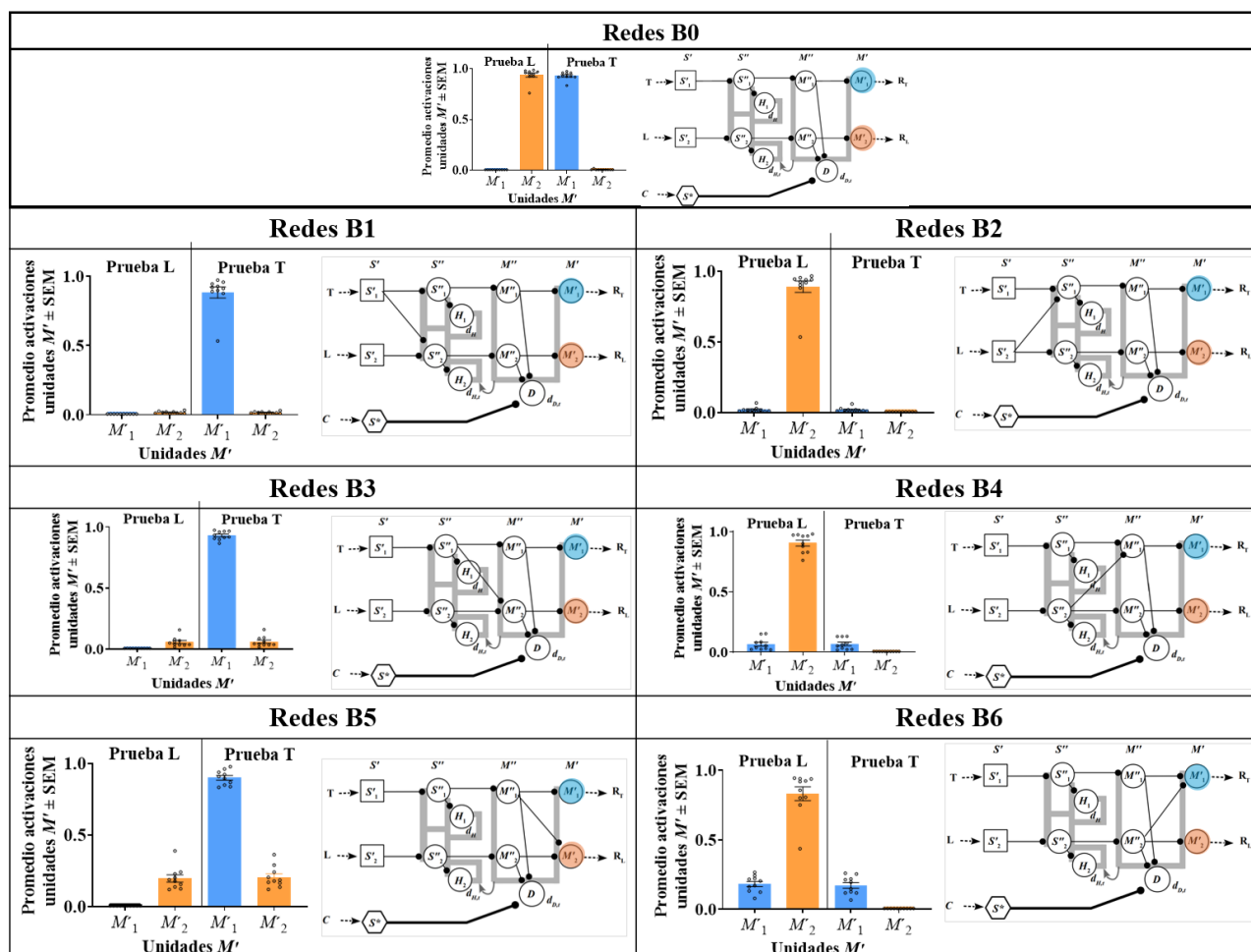
Finalmente, en la red B5, la conexión M''_1 a M'_1 (marcada en marrón claro) y en la red B6, la conexión M''_2 a M'_2 (marcada en morado) también muestran un peso considerablemente mayor en comparación con las otras conexiones presentes en la misma capa de red, lo cual subraya una vez más un sesgo en la ponderación de las conexiones a nivel de pesos. En contraste, la red B0 muestra pesos similares en todas sus conexiones.

Prueba

En la Figura 11 se muestran las comparaciones de los resultados de las activaciones en las fases de prueba a L y a T de las siete arquitecturas de redes.

Figura 11

Resultados de activaciones en las pruebas de la Simulación 2



Nota. En cada casilla se muestran las arquitecturas de redes junto con su gráfica de desempeño correspondiente en las pruebas L y T. Las barras de color azul indican el nivel de activación de la unidad M'_1 (también representada en azul en las arquitecturas), mientras que las barras de color naranja indican la activación de la unidad M'_2 (también representada en naranja en las arquitecturas). Los resultados de las arquitecturas con sesgos estructurales en el mismo nivel de la capa de la red pueden compararse por filas. Por columnas, se puede observar el sesgo a favor de L o T. La columna izquierda muestra las redes con sesgo a favor de T (redes B1, B3 y B5), mientras que la columna derecha muestra las redes con sesgo a favor de L (redes B2, B4 y B6).

La casilla en la parte superior corresponde a la arquitectura sin sesgo. En cada gráfico, el eje Y representa el promedio de las activaciones de las unidades $M' \pm \text{SEM}$ de las 10 redes por arquitectura. El eje X representa las unidades M' específicas. Se muestra el nivel de activación (de 0 a 1) de las dos unidades de salida (M'_1 y M'_2) primero ante la prueba L y luego ante la prueba T.

Esta simulación contempla varias comparaciones arquitectónicas en el procedimiento del ensombrecimiento. La distinción en las arquitecturas radica en una doble conexión de una vía a otra, lo que genera un sesgo estructural que favorece las activaciones de la vía con dos conexiones (es decir, la vía con divergencia de conexiones). Sin embargo, la baja activación se origina debido a la convergencia de conexiones en una unidad, ya que la competencia de pesos de las dos conexiones provoca un agotamiento del valor disponible en la unidad postsináptica. Con base en los resultados de esta simulación, se podría sugerir que las redes del modelo DD tienden a presentar un sesgo a favor de una unidad de entrada cuando su vía presenta divergencia, y un sesgo en contra cuando la vía presenta convergencia.

En la Figura 11 se exhiben arquitecturas con sesgo hacia T en tres niveles de capas distintos de la red neural a la izquierda, dispuestas en forma vertical. Por otro lado, la columna derecha muestra redes con un sesgo invertido que favorece L. Este sesgo estructural se evidencia en el desempeño de las arquitecturas en una prueba de ensombrecimiento entre T y L. En la Figura 11, se observa que en las redes B1, B3 y B5, durante la prueba a L, ninguna de las unidades de salida (M'_1 o M'_2) mostró activaciones. Sin embargo, en la prueba a T, la unidad M'_1 , correspondiente a la vía estimulada por T, presentó un alto nivel de activación, mientras que la unidad M'_2 mostró un bajo nivel de activación. Esto sugiere que, en estos casos, T ensombreció a

L. Otro hallazgo en estas arquitecturas es que, conforme el sesgo estructural avanza de una capa a otra, las activaciones de M'_2 en las pruebas tanto a L como a T tienden a aumentar.

Por otro lado, en las redes con arquitectura B2, B4 y B6 se observa un patrón inverso. En la prueba a T, ninguna de las unidades de salida (M'_1 o M'_2) mostró activaciones. Sin embargo, en la prueba a L, la unidad M'_2 , correspondiente a la vía de activaciones ante L, presentó un alto nivel de activación, mientras que la unidad M'_1 mostró un bajo nivel de activación. Esto se interpreta como un ensombrecimiento de L sobre T. De manera similar, se puede observar que el nivel de activaciones en la unidad M'_1 aumenta conforme el sesgo estructural avanza de una capa a otra. En comparación con la arquitectura B0, que actúa como control debido a la ausencia de sesgo estructural, se observa que no ocurre un ensombrecimiento entre los estímulos, ya que en la prueba con T se activa T y en la prueba con L se activa L.

Estos resultados muestran cómo el sesgo estructural en las arquitecturas afecta el proceso de ensombrecimiento, y cómo la disposición y fortaleza de las conexiones pueden influir en la predominancia de un estímulo sobre otro en diferentes niveles de la red.

Anteriormente se mencionó que Pavlov (1927) manipuló compuestos de estímulos en un procedimiento de ensombrecimiento, debilitando el estímulo auditivo y fortaleciendo el estímulo visual para revertir el efecto observado donde, con sus perros, el estímulo auditivo ensombrecía al estímulo visual cuando ambos tenían igual intensidad. Siguiendo esta lógica, en la presente simulación se realizaron cuatro pruebas adicionales para evaluar si era posible revertir el efecto del sesgo estructural.

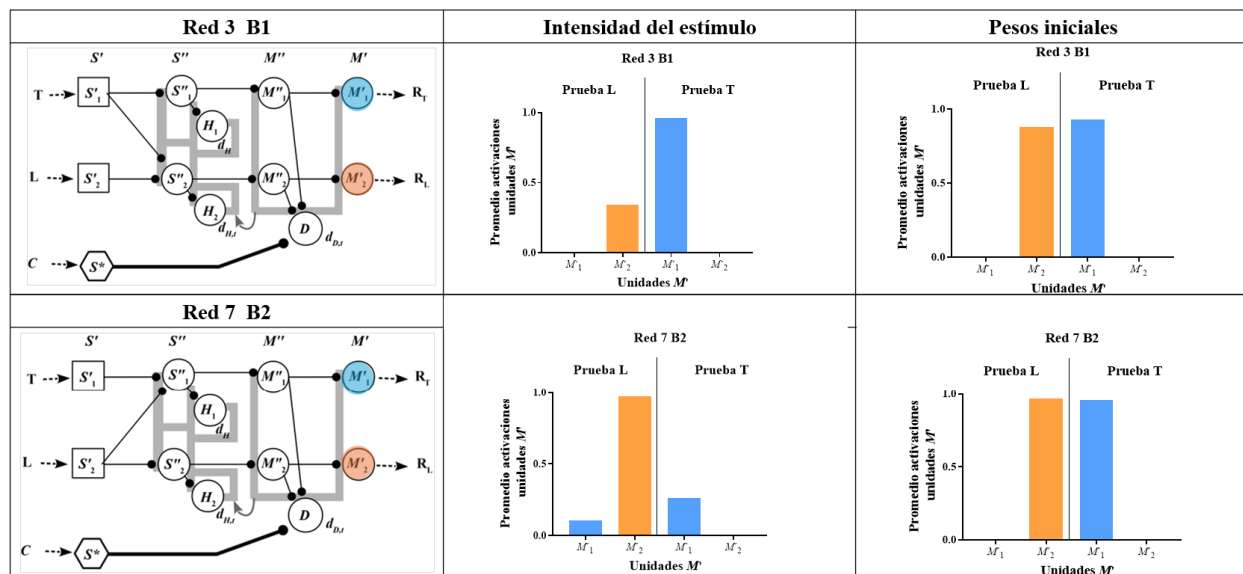
En la primera prueba, se disminuyó la intensidad de T en una red que mostraba un sesgo estructural hacia T (B1). Por otro lado, en una red con sesgo hacia L (B2), se redujo la intensidad de L. En la segunda prueba, en ambas redes mencionadas anteriormente, se ajustaron los pesos

iniciales de las conexiones convergentes en las unidades que presentaban el sesgo estructural en cada caso. Ambas pruebas podrían denominarse “intra-red”, ya que las manipulaciones tanto en la red (a través de los pesos iniciales) como en el protocolo de entrenamiento (a través de la intensidad del estímulo) se llevaron a cabo después del procedimiento de ensombrecimiento previamente descrito.

La Figura 12 ilustra los resultados de una red con sesgo a favor de L y otra con sesgo a favor de T, como ejemplos. Estos resultados muestran los cambios en las activaciones de salida derivados de la manipulación en la intensidad y los pesos iniciales.

Figura 12

Resultados de manipulaciones para la reversión del ensombrecimiento



Nota. En la primera columna se presenta la arquitectura de la red en la que se llevaron a cabo las manipulaciones. La segunda columna muestra los resultados de una prueba de ensombrecimiento en la que se manipuló la intensidad. La tercera columna presenta los resultados de una prueba de ensombrecimiento en la que se ajustaron los pesos iniciales. Cada gráfico muestra el promedio de activaciones en las pruebas L y T de las unidades M' de una red seleccionada aleatoriamente como muestra para ser sometida a las manipulaciones.

La manipulación de la intensidad implicó presentar el estímulo favorecido estructuralmente con un valor de 0.2 y el estímulo con estructura desfavorecida con un valor de 1, a diferencia del entrenamiento inicial donde ambos estímulos se presentaron con una intensidad de 1. En el caso de la red B1, T se presentó con un valor de 0.2, mientras que en el caso de la red B2, L se presentó con un valor de 0.2. La modificación en la intensidad se implementó después de que las redes habían sido entrenadas inicialmente con una intensidad de 1. Es decir, primero se realizó un entrenamiento con intensidad uniforme (1 para ambos

estímulos), lo que resultó en el patrón de pesos y activaciones que se observa en las Figuras 10 y 11. A partir de ese momento, se introdujo la manipulación de intensidad y las redes se sometieron nuevamente al procedimiento de ensombrecimiento.

La manipulación de los pesos consistió en asignar valores iniciales a las conexiones antes de someterlas nuevamente al entrenamiento en ensombrecimiento. En la red B1, las conexiones modificadas fueron de S'_1 a S''_2 y de S'_2 a S''_2 con valores de 0.01 y 0.99 respectivamente. En la red B2, las conexiones ajustadas fueron de S'_2 a S''_1 y de S'_1 a S''_1 con valores de 0.01 y 0.99 respectivamente.

La Figura 12 muestra que las activaciones hacia el estímulo favorecido estructuralmente continuaron siendo más altas, pero aumentaron notablemente las activaciones hacia el estímulo no favorecido estructuralmente. Sin embargo, estas no superaron a las del estímulo favorecido, lo que sugiere que no se observó una reversión del ensombrecimiento mediante estas manipulaciones. No obstante, puesto que el ensombrecimiento se observa aquí en la diferencia entre barras correspondientes a M'_1 y M'_2 en una misma prueba (ya sea a L o a T), parece que la manipulación de los pesos iniciales podría estar más cerca de inducir un efecto de reversión en los estímulos ensombrecidos.

Discusión

En la presente simulación, se investigó cómo la convergencia de conexiones, una característica arquitectónica de las redes neurales, influye en el aprendizaje hacia diferentes estímulos (unidades de entrada en una red neural). En estudios previos con este modelo (Castañeda, 2022), se observó que la convergencia de conexiones puede tanto dificultar la simulación de ciertos fenómenos de condicionamiento como facilitar otros. Por ejemplo, con el modelo DD, el aprendizaje profundo muestra éxito al simular el bloqueo, un fenómeno donde se

observa una baja respuesta ante un segundo estímulo condicionado (EC2). Esto se debe a que la convergencia de conexiones resulta en una competencia de peso en la unidad que recibe ambas conexiones presinápticas lo que propicia un bajo nivel de activaciones de salida.

En la presente simulación, se evaluó el fenómeno de ensombrecimiento mediante seis arquitecturas distintas, cada una con convergencia de conexiones en una unidad diferente. Esta configuración, denominada como "sesgo estructural", resultó en un efecto donde la presencia y ubicación de conexiones dobles sesgó el aprendizaje hacia uno u otro estímulo. Este fenómeno puede interpretarse como una manifestación de la especificidad en el aprendizaje de las asociaciones estímulo-respuesta, inducida por restricciones neuroanatómicas. En este caso particular, dichas restricciones surgieron de la convergencia de conexiones, lo cual dificultó el aprendizaje de un estímulo mientras facilitó el aprendizaje de otro.

Una interpretación de las configuraciones arquitectónicas utilizadas aquí sugiere que diferentes señales ambientales pueden estimular distintos receptores sensoriales, como visuales (mediante una luz) y auditivos (mediante un tono). Estudios han mostrado que las cortezas visual y auditiva primarias pueden ser activadas por estímulos de modalidades distintas a la propia. Por ejemplo, Martuzzi et al. (2007), utilizando fMRI observaron que estímulos auditivos simples activaban las cortezas visuales primarias, mientras que estímulos visuales simples activaban las cortezas auditivas primarias, lo que sugiere la existencia de una convergencia multisensorial en etapas tempranas del procesamiento sensorial.

Se podría hipotetizar que el sesgo estructural podría simular organismos que perciben o procesan estímulos de manera diferencial debido a su historia filogenética u ontogenética (Papini, 2020; Zentall et al., 2019). De este modo, estas arquitecturas podrían representar organismos de diferentes especies que reaccionan de manera diversa ante un mismo estímulo.

Es plausible considerar que algunas configuraciones sesgadas de redes neuronales fueron seleccionadas evolutivamente para adaptarse a necesidades ambientales específicas. Por ejemplo, en primates la percepción de los rostros es crucial y hay evidencia de que una red compleja de áreas cerebrales especializadas subyace esta habilidad (Leopold & Rhodes, 2010). Este ejemplo ilustra cómo la organización estructural influye en los resultados conductuales, una idea que tiene cabida dentro del principio biológico de la correlación estructura y función, el cual subraya la relación intrínseca entre la organización estructural de una entidad biológica y las funciones y mecanismos que realiza (Michael, 2021).

Las arquitecturas presentadas en esta simulación representan al menos dos especies distintas de organismos: una que privilegia la visión sobre la audición y otra que privilegia la audición sobre la visión. Esto podría relacionarse con distintas especies que poseen sentidos más desarrollados, como la agudeza visual en las palomas y una visión menos precisa en las ratas (Brenowitz & Zakon, 2015).

Shettleworth (1972) afirmó que el rango de estímulos que puede influir en el comportamiento de un animal está limitado por la capacidad de sus sistemas sensoriales para responder de manera diferencial. En los animales experimentalmente ingenuos, esta capacidad podría estar determinada por una jerarquía de atención específica para cada especie. Por ejemplo, las palomas parecen prestar más atención al color de una tecla y menos a la inclinación de una línea proyectada sobre ella. Además, pueden requerir un entrenamiento especial para enfocarse en dimensiones auditivas (Westbrook & Miles, 1970).

Debido a que no se encontró evidencia de estudios que hayan investigado el procedimiento de ensombrecimiento en el contexto de las RBA, una sugerencia empírica que surge de esta simulación es comparar animales con diferencias cualitativas en sus estructuras

neuronales en un procedimiento de ensombrecimiento similar al presentado aquí. Estos estudios podrían ser valiosos para investigadores interesados en la rivalidad perceptual, definida por Carter et al. (2020) como las alteraciones perceptuales que suelen resultar de la presentación de entradas sensoriales conflictivas o ambiguas.

En las redes neurales de la presente simulación, la preferencia hacia un estímulo sobre el otro está determinada por la conexión convergente en la estructura de la corteza cerebral, ya sea a nivel sensorial, asociativo o motor. Asumiendo que “el aprendizaje motor, sensorial y cognitivo implica la generación de nuevos patrones de actividad neuronal” (Sadler et al., 2014, p. 423), resulta relevante retomar la interrogante planteada por Riek y Woolley (2005) sobre qué tipo de restricción neural (e.g. motoras, sensoriales o sustrato neural) tendría mayor influencia.

Esta cuestión fue explorada teóricamente de manera abstracta al comparar las redes B1, B3 y B5, que mostraban un sesgo hacia estímulos auditivos, con las arquitecturas B2, B4 y B6, que mostraban un sesgo hacia estímulos visuales. El objetivo fue verificar si el sesgo era más notable dependiendo del nivel en el que se encontraba. Los resultados mostraron que no hubo diferencias en la prominencia del sesgo durante la prueba de ensombrecimiento, pero sí hubo diferencias en las activaciones de otras unidades de acuerdo con el nivel en el que se presentara el sesgo. En todos los casos, se observa un efecto de ensombrecimiento debido al sesgo, siendo más pronunciado en las capas sensoriales, donde las activaciones de la unidad que representa al estímulo ensombrecido son nulas. En contraste, cuando el sesgo estaba presente en la capa motora, las activaciones de la unidad ensombrecida fueron mayores.

Pavlov (1927) explicó que el mecanismo de inhibición externa es responsable del fenómeno de ensombrecimiento y también sugirió que tenía “razones para creer que esta inhibición era en parte cortical” (p. 202), ya que los elementos corticales asociados al estímulo

fuerte inhiben aquellos asociados al estímulo débil. Según Pavlov, el resultado es que el estímulo débil solo puede establecer una conexión débil con el centro no condicionado. En la presente simulación, no se utilizaron unidades inhibitorias, pero se podría argumentar que la convergencia de conexiones mediante el mecanismo de interferencia proactiva produce un efecto similar a la inhibición en el sentido de que reduce el peso de las conexiones postsinápticas debido a la competencia entre conexiones.

La forma tradicional de estudiar el ensombrecimiento es variar la intensidad de los estímulos en un compuesto, encontrando que el estímulo más prominente ensombrece al menos prominente (Jennings et al., 2007; Mackintosh, 1976; Odling-Smee, 1978; Pavlov, 1927; Theodor & Kamin, 1965). En contraste, en esta simulación ambos estímulos tenían la misma intensidad (el mismo valor de entrada), pero fueron ensombrecidos por el sesgo estructural de la red neural.

Siguiendo la tradición, en esta simulación también se verificó si al manipular el protocolo de entrenamiento en términos de intensidad de los estímulos, el ensombrecimiento podría revertirse en redes neurales con sesgos. Sin embargo, se observó que reducir la intensidad del estímulo estructuralmente favorecido no resultó en una reversión del estímulo ensombrecido, en contraste con lo encontrado por Pavlov (1927) en sus estudios con perros. En cambio, al modificar los valores iniciales de las conexiones, se observó lo que podría interpretarse como ausencia de estímulo ensombrecido, ya que ambos mostraron activaciones durante las pruebas L y T.

Según lo propuesto por Ronga et al. (2013), la intensidad (magnitud física) de un estímulo y su capacidad para destacar perceptivamente (carácter saliente) deben considerarse como dimensiones distintas, aunque relacionadas. Los autores argumentan que un estímulo no resalta únicamente por su intensidad, sino que su carácter saliente depende de la interacción con

el contexto sensorial en el que se presenta. En este sentido, aunque la intensidad puede contribuir a que un estímulo sobresalga, no es suficiente por sí sola para garantizarlo. Este planteamiento abre la posibilidad de un análisis conceptual dentro del modelo DD, en el que se podría distinguir entre intensidad y propiedades salientes, entendiendo la primera como el valor asignado a las unidades de entrada y la segunda como el resultado de las conexiones y los pesos entre ellas.

Por otro lado, una interpretación alternativa de las arquitecturas B es que representan organismos con anomalías neuroanatómicas, en lugar de sujetos normales de una especie. Desde una perspectiva clínica, esto podría relacionarse con los efectos de los infartos cerebrales, cuyos impactos dependen de su ubicación (Liepert et al., 2005). Por ejemplo, si el área motora se ve afectada (como en las arquitecturas B5 y B6), podría generar un síndrome de neurona motora superior, caracterizado por pérdida de fuerza, reflejos exagerados y respuestas anómalas, como la extensión plantar, síntomas comunes en infartos cerebrales (Shelton et al., 2001). En cambio, lesiones en áreas sensoriales o del lenguaje, como las simuladas en las arquitecturas B3 y B4, podrían provocar hemiparesia en el lado derecho o izquierdo. Los infartos en el hemisferio izquierdo suelen estar asociados con trastornos del lenguaje, como la afasia, que afecta la comprensión y expresión verbal (Saczynski et al., 2009). Por último, lesiones en áreas sensoriales, como se modela en las arquitecturas B1 y B2, pueden generar alteraciones sensoriales, incluida la pérdida de sensibilidad (Hamzei et al., 2006). En este contexto, los entrenamientos de fenómenos asociativos, como el ensombrecimiento, podrían tener una posible aplicación en el desarrollo de pruebas diagnósticas o de rehabilitación cerebral.

Además, esta interpretación de las arquitecturas podría ofrecer ideas para la experimentación clínica. Por ejemplo, se podría realizar un entrenamiento en ensombrecimiento utilizando estímulos visuales y auditivos en individuos con ceguera o sordera cortical.

Posteriormente, se podría probar la reversión de estímulos mediante la manipulación de la intensidad para explorar si la luz pudiese ensombrecer el tono en personas con ceguera y, en individuos con sordera cortical, si el tono pudiese ensombrecer la luz.

Las propuestas de reversión planteadas en la simulación sugieren que, si la ceguera y la sordera cortical no son completamente severas, podría ser posible revertir el ensombrecimiento. Al manipular la intensidad de los estímulos, no se logró revertir el ensombrecimiento, pero se observó un aumento en las respuestas hacia el estímulo ensombrecido. Por otro lado, al manipular los valores de las conexiones, lo que podría hipotéticamente compararse con una intervención quirúrgica en las conexiones neuronales, se encontró una posible ausencia del efecto de ensombrecimiento.

Los indicios de reversión del ensombrecimiento en esta simulación sugieren que el modelo DD podría capturar la plasticidad sensorial inducida por entrenamiento. Según Garner y Keller (2022) las cortezas sensoriales de individuos ciegos y sordos pueden procesar estímulos perceptuales similares, incluso a través de entradas sensoriales atípicas como el tacto. Esta plasticidad, que se desarrolla tras un breve entrenamiento, permite que una modalidad sensorial, como la audición, interprete información normalmente procesada por la visión. En el modelo DD, las unidades de las capas asociativas podrían estar actuando como mediadores permitiendo simular este tipo de adaptación sensorial.

Estas conjeturas derivadas del modelo DD muestran que la simulación tiene un potencial tanto explicativo como predictivo, con posibles implicaciones prácticas en campos como la rehabilitación neurológica, el cual busca enfoques innovadores para la recuperación sensorial, apoyándose en teorías, evidencias actuales, interrogantes abiertas y predicciones relacionadas (Heimler et al., 2015).

El entrenamiento multisensorial, como la sustitución sensorial propuesta por Garner y Keller (2022), podría ser una estrategia prometedora para la recuperación visual o auditiva. También sería conveniente considerar los principios de la plasticidad propuestos por Kleim y Jones (2008) los cuáles sugieren que la inactividad de ciertos circuitos neurales conduce a su degradación, que el entrenamiento específico induce plasticidad y mejora funciones, que el tipo de entrenamiento determina los cambios neurales, que una mayor intensidad de entrenamiento favorece una mayor plasticidad, que el momento del entrenamiento post-lesión influye en su eficacia, que la plasticidad disminuye con la edad pero persiste, que la plasticidad en una área puede facilitar cambios en otras, y que la plasticidad en un circuito puede inhibir cambios en otros. Estas propuestas apoyan la idea de que la relación entre estructura y función es bidireccional, y que la experiencia es clave en el diseño de planes de rehabilitación tras un daño neural.

Finalmente, un aspecto relevante de esta simulación radica en la comparación estructural de diferentes redes neurales bajo un mismo protocolo de entrenamiento. Según Domjan (2010), un experimento típico de ensombrecimiento implica dos grupos de sujetos y dos estímulos: uno de baja intensidad y otro de alta intensidad. En el grupo experimental se presentan ambos estímulos, mientras que en el grupo control solo se presenta el estímulo de baja intensidad. Posteriormente, se prueba la respuesta al estímulo de baja intensidad.

Inspirados en esta simulación, sería relevante realizar un experimento comparativo entre especies en el que la intensidad de los estímulos sea equitativa, permitiendo evaluar ambos estímulos de manera similar a lo hecho en la simulación actual. Esto podría contribuir al campo de la psicofísica, al examinar cómo la intensidad del estímulo influye en las respuestas de los organismos (Blough, 1958). Si se asume que la comparación neurológica ayuda a entender las

diferencias en el comportamiento (Bullock, 1984), investigar el comportamiento sensorial de los animales y la actividad neuronal proporcionaría información sobre cómo los animales perciben y responden según sus sentidos (Chittka & Brockmann, 2005).

Un desafío metodológico para dicha investigación es equiparar la intensidad de los estímulos, asegurando que estímulos cualitativamente distintos tengan propiedades salientes cuantitativas similares, no solo en términos físicos, sino también de percepción. En principio sería necesario emplear escalas psicofísicas, como la sonoridad para el tono y la brillantez para la luz, tal como se ha hecho en estudios previos (e.g. Hubbard, 1993). Además, se podrían emplear medidas conductuales como la tasa de detección o el tiempo de reacción para igualar la percepción subjetiva, ajustando la intensidad de los estímulos hasta obtener respuestas comparables. Para ello será fundamental controlar el contexto experimental, la atención y la relevancia biológica de los estímulos de acuerdo con los sujetos utilizados. La igualación de magnitud y la estimación de magnitud (Marks, 1988) son técnicas de escalamiento psicofísico que podrían ser utilizadas para cuantificar y equiparar la percepción de los estímulos de diferentes modalidades sensoriales en un contexto experimental (Di Stefano & Spence, 2024; Marks et al., 1986; Wright, 1970).

Además de las escalas psicofísicas, también se podrían incorporar respuestas fisiológicas, como la conductancia de la piel, la frecuencia cardíaca y el reflejo de sobresalto, las cuales se han utilizado para registrar la reacción fisiológica ante distintos estímulos (Ayres et al., 2021). De esta manera, se busca que los estímulos de modalidades sensoriales diferentes generen un nivel similar de respuesta fisiológica.

Por otro lado, medir actividad neural podría ser útil, no solo porque se emplean en estudios sobre integración sensorial (Calvert et al., 1998; Wang et al., 2016), sino porque

permitiría contrastar empíricamente la hipótesis central de esta simulación: que las diferencias en el ensombrecimiento ante estímulos equiparados reflejan un sesgo estructural en las redes neurales, el cual se traduce en funcionalidades perceptivas específicas.

Esta hipótesis respalda la idea de que la arquitectura del procesamiento neural, más allá de la intensidad física del estímulo, determina la dominancia sensorial. Así lo sugieren estudios como el de Shams y Kim (2010), que muestran cómo una modalidad puede influir sobre otra en la corteza visual primaria; el de Ettliger y Wilson (1990), que destacan la asimetría en la participación de estructuras corticales polisensoriales que reciben entradas de múltiples modalidades; el de Lalanne y Lorenceau (2004), quienes consideran que, aunque las vías sensoriales pueden ser independientes, existe interacción entre ellas; y finalmente el de Stein y Meredith (1993) quienes señalan que la convergencia de señales de distintas modalidades sensoriales en neuronas de diversas regiones cerebrales permite una integración multisensorial que influye directamente en la percepción y el comportamiento.

Simulación 3: Diferencias entre especies

Según Shettleworth (1972), el hecho de que los organismos tiendan a repetir acciones que promueven la supervivencia y a abstenerse de aquellas que le resultan perjudiciales es en sí mismo una predisposición adaptativa para el aprendizaje, es decir, una RBA. Aunque esta predisposición generalizada puede ser común a todas las especies que aprenden, algunas predisposiciones para aprender pueden ser específicas de cada especie. Por lo tanto, las demostraciones de que los miembros de diferentes especies aprenden cosas distintas en situaciones similares proporcionan algunas de las pruebas más convincentes de las RBA (Shettleworth, 1972).

Las variaciones entre especies están vinculadas a adaptaciones ecológicas y evolutivas que determinan qué se aprende, cómo se aprende y en qué contextos el aprendizaje resulta adaptativamente valioso (Shettleworth, 1972). Estas diferencias constituyen una restricción sobre el aprendizaje, ya que no son aleatorias, sino que surgen de presiones evolutivas específicas, como la necesidad de evitar venenos o reconocer crías. Además, limitan la generalización de los procesos de aprendizaje, ya que lo que una especie puede aprender con facilidad, puede ser imposible para otra. Un ejemplo de esto son las estrategias de evitación en ranas, especies activas como *Rana clamitans*, aprenden a evitar descargas eléctricas, mientras que especies pasivas, como *Scaphiopus hammondi*, no muestran respuesta de evitación (Boce, 1970).

De acuerdo con la clasificación de las restricciones sobre el aprendizaje propuesta por Shettleworth (1972), las diferencias entre especies constituyen uno de los tipos de restricción sobre el aprendizaje. Sin embargo, estas diferencias no son independientes, sino que interactúan con otras categorías dentro de su clasificación, lo que implica que los tipos de restricciones no son categorías mutuamente excluyentes. Esto implica que, frente a la evidencia de

especificidades en el aprendizaje, es posible analizar los diversos tipos de restricciones sobre el aprendizaje que se están observando. Por ejemplo, las diferencias entre especies se relacionan con la especificidad estímulo-refuerzo, como se observa en estudios que muestran que las ratas asocian sabores con malestar gastrointestinal, mientras que las codornices asocian colores con malestar (Wilcoxon et al., 1971). Esta evidencia sugiere que los organismos no solo asocian estímulos específicos con consecuencias, sino que también presentan variaciones dependientes de su especie en la forma en que perciben y responden a los estímulos en su entorno, lo que refleja adaptaciones evolutivas particulares.

En el contexto de la presente simulación, resulta especialmente relevante considerar la evidencia relacionada con los fenotipos y genotipos característicos de las distintas especies de aves. Una de las evidencias más claras de variabilidad entre especies aviares es el patrón de canto (Catchpole & Slater, 2008). Beach (1960) sugirió que los patrones de canto son exclusivos de cada especie, siendo tan distintivos que es posible identificar a las aves solo por su canto. Estas variaciones podrían reflejar funciones adaptativas relacionadas con la comunicación y la reproducción, estrechamente vinculadas a la filogenia de cada especie (Ball, 2016).

Konishi (1985) propuso abordar el estudio del control vocal en aves desde la neurociencia conductual, ya que considera que integrar enfoques celulares y conductuales podría ofrecer una comprensión más completa del comportamiento vocal, revelando cómo las conexiones neuronales influyen en el aprendizaje del canto. Un ejemplo de investigación empírica es el estudio de Balaban (1997), quien encontró que las diferencias en el cacareo entre especies, como los pollos y las codornices japonesas, se deben a variaciones en grupos celulares localizados en distintas áreas del cerebro.

El estudio de Zador (2019) es otro ejemplo que muestra como la conectividad cerebral estructurada desde el nacimiento facilita un aprendizaje rápido, aunque este proceso no puede ser completamente especificado por el genoma, por lo que sugiere la existencia de un "cuello de botella genómico" en la capacidad de aprendizaje (p. 2), lo que hace referencia a la limitación en la cantidad de información que el genoma puede codificar para especificar la conectividad cerebral. Sin embargo, Zador señala que esta limitación se compensa mediante el desarrollo de reglas de conexión que generan una estructura cerebral innata, la cual facilita el aprendizaje al proporcionar un andamiaje sobre el cual se construyen los comportamientos aprendidos.

Aunque estos estudios se centran en aspectos celulares y áreas no contempladas en el modelo DD, los estudios sugieren que el aprendizaje vocal en aves varía entre especies y refleja adaptaciones específicas en la estructura y función cerebral. A pesar de que los estudios mencionados se enfocan en el patrón de canto, éste puede relacionarse con las diferencias de aprendizaje entre especies, ya que en ambos casos se atribuyen restricciones biológicas que filtran y orientan el aprendizaje. Por ejemplo, en aves como los gorriones, solo los cantos de conspecíficos pueden servir como modelos (Marler, 1970), de forma análoga a cómo en el condicionamiento no todos los estímulos son igualmente asociables ni todas las respuestas igualmente moldeables.

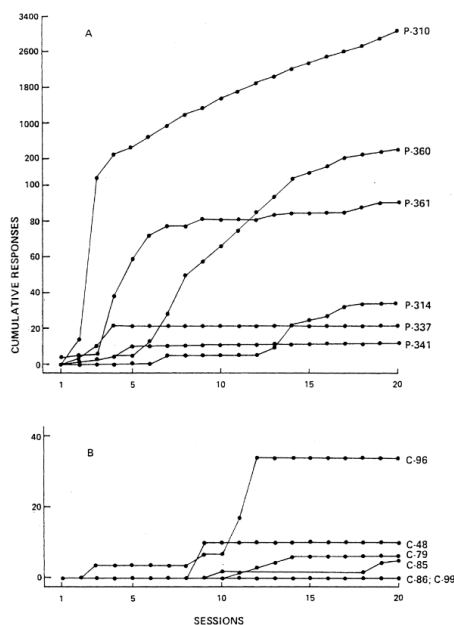
En el ámbito del aprendizaje asociativo, Palm y Powell (1985) investigaron las diferencias entre especies aviares (cuervos y palomas) en el desempeño en un procedimiento de automoldeamiento. Utilizaron seis palomas y seis cuervos adultos, ingenuos y domesticados. Luego de un entrenamiento al dispensador, todas las aves fueron expuestas a la tarea de automoldeamiento que consistió en iluminar una tecla con luz blanca durante 8 segundos, seguida por una presentación de comida durante 2.5 segundos al finalizar la luz, con un intervalo

entre ensayos promedio de 60 segundos con la luz apagada. Entre las 20 sesiones a las que fueron expuestas las aves, se distribuyeron 500 ensayos de prueba en los cuales los picoteos fueron contados por separado y no tenían consecuencia programada.

Los resultados muestran diferencias en el comportamiento de cuervos y palomas durante el entrenamiento en automoldeamiento. Aunque las palomas picoteaban más la tecla, solo una desarrolló una respuesta consistente. Sin embargo, todas las palomas se orientaron hacia la tecla iluminada y realizaron movimientos de picoteo cerca de ella, mostrando un comportamiento de seguimiento de señales. En contraste, los cuervos rara vez se orientaron hacia la tecla iluminada; en su lugar, dirigieron su atención hacia el dispensador de comida. Este comportamiento se caracterizó por una tendencia a posicionarse frente al dispensador hasta que la comida era presentada, indicando una conducta de seguimiento de metas en lugar de señales (ver Figura 13).

Figura 13

Resultados obtenidos por Palm y Powell (1985)



Nota. Imagen tomada de Palm y Powell (1985, p. 431). Registros acumulativos de palomas (panel A) y cuervos (panel B) durante las sesiones de automoldeamiento del experimento de Palm y Powell (1985).

Estos distintos patrones conductuales suelen manifestarse en los experimentos de condicionamiento pavloviano, donde algunos animales exhiben seguimiento de la señal, acercándose a la señal predictiva de recompensa, mientras que otros muestran seguimiento del objetivo, dirigiéndose hacia el lugar donde ocurre la recompensa.

En un estudio, Gillis y Morrison (2019) registraron la actividad de neuronas individuales en el núcleo accumbens durante la adquisición, mantenimiento y extinción de ambos comportamientos en ratas. Encontraron que el seguimiento de señales es un comportamiento dependiente de la liberación de dopamina en el núcleo accumbens y su vía mesoaccumbal debido a la atribución de incentivo a estímulos predictivos (Flagel et al., 2011). En este caso, las neuronas del núcleo accumbens muestran una disminución progresiva de su respuesta a la

recompensa (i.e. comida) durante el entrenamiento, mientras que mantienen una respuesta estable a la señal predictiva (i.e. palanca). En contraste, en el seguimiento de metas se observa una actividad neuronal estable en el núcleo accumbens, sin disminución de dopamina en la respuesta a la recompensa, lo que sugiere que la motivación está dirigida a la recompensa y no a la señal predictiva.

Aunque se consideró la evidencia de la vía dopaminérgica mesoacumbal en el seguimiento de metas y señales, es importante señalar que la dopamina cumple funciones distintas en la vía mesoacumbal y en la mesocortical. La primera está asociada al seguimiento de señales exteroceptivas de recompensa, mientras que la segunda está relacionada con el aprendizaje de excepciones a la regla señal-recompensa (Sosa et al., 2021). No obstante, la observación del mecanismo dopaminérgico en el seguimiento de señales y metas, aunque correspondiente a una vía diferente, puede servir como base para simular un mecanismo análogo en la vía mesocortical, que es el objetivo de la presente simulación.

Por otro lado, la neurociencia comparada en especies aviares ha revelado diferencias estructurales y funcionales relevantes. En un estudio, von Eugen et al. (2020), utilizaron técnicas de inmunohistoquímica y tinción de Gallyas (para visualizar fibras nerviosas mielinizadas) para explorar el nidopallio caudolateral, considerado el equivalente aviar de la corteza prefrontal en mamíferos (Kasties et al., 2016; Veit et al., 2015), y encontraron variaciones entre especies. Mientras que la conexión del nidopallio caudolateral en palomas y gallinas es similar, cuervos y pinzones cebra muestran cuatro subáreas con alta inervación dopaminérgica.

Ströckens et al. (2022) compararon la densidad neuronal en múltiples regiones cerebrales entre varias especies de aves, encontrando que los córvidos presentan un mayor número de neuronas en áreas telencefálicas asociativas como el mesopallio y el nidopallio en comparación

con palomas. Aunque el estudio no aborda explícitamente sistemas dopaminérgicos, sus resultados sugieren que los córvidos poseen una infraestructura neuronal más densa en regiones asociativas.

En la presente simulación, se utilizó el modelo DD para formular una hipótesis específica y con posibilidad de verificación sobre un potencial sustrato neuroanatómico que subyace en las diferencias neuroanatómicas dopaminérgicas entre palomas y cuervos. Según esta hipótesis, la mayor inervación dopaminérgica en cuervos podría inhibir el automoldeamiento. La predicción que esto plantea es que un déficit en el automoldeamiento en cuervos podría deberse en parte a conexiones recurrentes excesivas en el nidopalio caudolateral.

Para simular las diferencias conductuales observadas experimentalmente por Palm y Powell (1985), donde las palomas exhiben automoldeamiento y los cuervos no, se implementó una arquitectura que incorpora conexiones dopaminérgicas recursivas similares a las utilizadas por Burgos y Castiello (2022). Estos autores encontraron que el nivel de condicionamiento pavloviano mostró una relación inversamente proporcional con el número de conexiones D , indicando que un mayor número de conexiones D recurrentes está relacionado con un menor condicionamiento pavloviano.

La conexión dopaminérgica recursiva no pretende representar directamente las subáreas dopaminérgicas observadas en cuervos, sino modelar una consecuencia funcional de una mayor inervación dopaminérgica. De esta manera, se considera la posibilidad de que la dopamina ejerza un efecto prolongado y recurrente sobre unidades motoras asociativas. Esta implementación mínima fue seleccionada como una aproximación funcional a los hallazgos de von Eugen et al. (2020) y Ströckens et al. (2022), sin incrementar sustancialmente la complejidad de la arquitectura. Es importante señalar que esta simulación no tiene como objetivo modelar

explícitamente el seguimiento de señales o metas, sino únicamente reproducir, de manera simplificada, la presencia o ausencia de automoldeamiento, entendido como la activación o no de la unidad de salida, en dos arquitecturas que difieren únicamente en un aspecto de su configuración dopaminérgica.

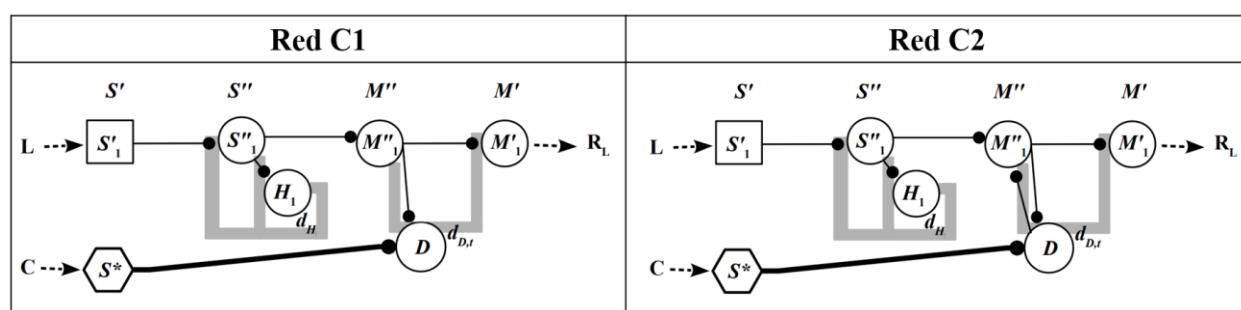
Arquitecturas de Red C

Se diseñaron dos arquitecturas de red para simular los sustratos neuronales de dos especies distintas de aves: palomas y cuervos. La única diferencia entre ambas radica en que una de ellas incluye una conexión recurrente que va desde la unidad D hasta la unidad de la capa M'' . Esta conexión recrea una forma específica de mayor innervación dopaminérgica presente en los cuervos y no en las palomas. Por lo tanto, la red C1, sin conexión recurrente, simula a una paloma, mientras que la red C2, con conexión recurrente, simula a un cuervo.

La Figura 14 muestra una representación pictórica de los ejemplos de arquitecturas C1 y C2.

Figura 14

Arquitecturas de red C1 y C2 usadas en la Simulación 3



Nota. Se muestran dos arquitecturas de redes neurales. En cada una de ellas, la unidad S^* simula áreas sensoriales primarias activadas por los EI (comida denotada con C). La capa S' (sensorial-primaria) simula áreas sensoriales primarias activadas por el estímulo L (luz). La capa M' consta de una unidad de salida cuyas activaciones simulan precursores motores primarios de respuestas

hacia L (R_L). Esta unidad no es activada por S^* , lo cual simula precursores motores primarios de respuestas que no son incondicionalmente producidas por el reforzador primario.

La diferencia entre la red C1 y C2 radica en que la última presenta una recurrencia de conexiones, específicamente la que va de D a M''_1 , lo cual simula la mayor inervación en áreas dopaminérgicas de los cuervos en comparación con las palomas.

Método

El objetivo de esta simulación fue modelar las tendencias del experimento de Palm y Powell (1985) mediante la manipulación de la arquitectura en el área dopaminérgica.

Redes

Se usaron seis redes C1 y seis redes C2. Todas las redes comenzaron con un peso inicial de 0.2 para simular sujetos ingenuos semejantes a los utilizados por Palm y Powell (1985).

Aparatos y materiales

Computadora portátil HUAWEI® con sistema operativo Windows® y programa simulador SelNet escrito en Delphi® (diseñado y codificado por José E. Burgos). El simulador SelNet es una implementación del modelo DD. El código fuente del SelNet está disponible públicamente en: <https://github.com/jeburgos-selnet/source-code>

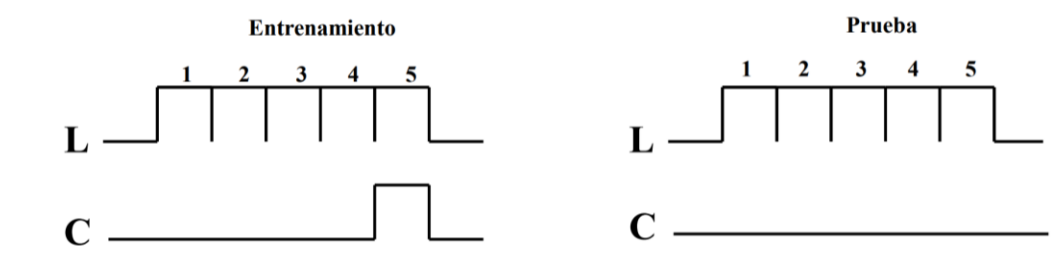
Procedimiento

Se empleó un protocolo de entrenamiento basado en el procedimiento de automoldeamiento de Palm y Powell (1985). Las 12 redes (seis con arquitectura C1 y seis con arquitectura C2) fueron sometidas a un procedimiento donde la unidad L fue activada durante 5 momentos temporales, culminando con la activación de la unidad C como reforzador en el último momento (el cuarto momento temporal). Posteriormente, se llevó a cabo una prueba de extinción ante L con la función de aprendizaje deshabilitada para impedir cambios en los pesos y

evaluar las conexiones adquiridas en el entrenamiento. Se programaron 100 ensayos de entrenamiento y 30 de prueba ya que un número reducido de ensayos es suficiente para medir las activaciones y pesos finales, optimizando la eficiencia computacional y asegurando una evaluación confiable del desempeño de la red durante el protocolo de entrenamiento. La Figura 15 ilustra gráficamente cómo se constituyeron los ensayos en términos de las activaciones de las unidades de entrada según los momentos temporales, para cada condición de entrenamiento y prueba.

Figura 15

Entrenamiento para la Simulación 3



Nota. Las ondas cuadradas indican la activación de las unidades de entrada, mientras que su ausencia indica que no hay activación de dichas unidades. Los números en la parte superior de las ondas cuadradas representan los momentos temporales.

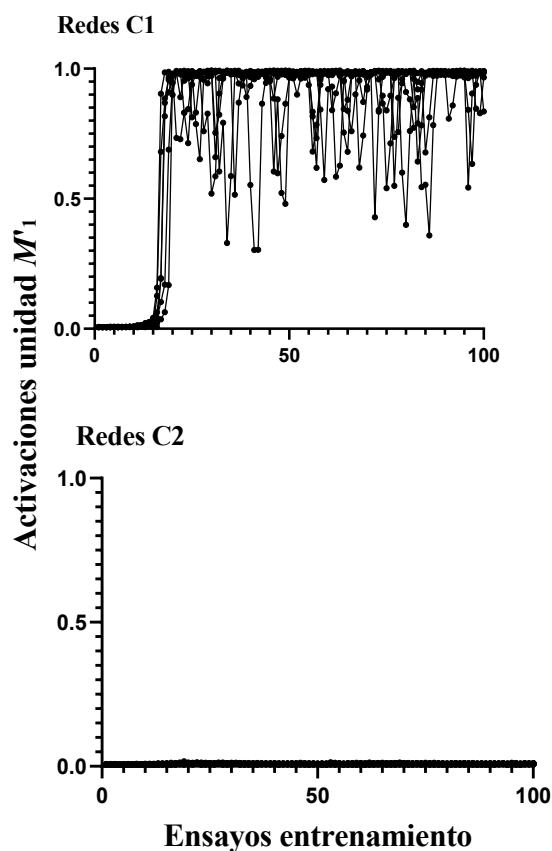
Resultados

Entrenamiento

En la Figura 16 se muestran los resultados en los ensayos de entrenamiento al automoldeamiento en las redes C1 que simulan a las palomas y las redes C2 que simulan a los cuervos en el experimento de Palm y Powell (1985).

Figura 16

Resultado de activaciones en el entrenamiento de la Simulación 3



Nota. El panel superior muestra los resultados de las 6 redes C1 y el inferior los resultados de las 6 redes C2. En ambos paneles el eje Y indica las activaciones de la unidad M_1 y el eje X los ensayos de entrenamiento.

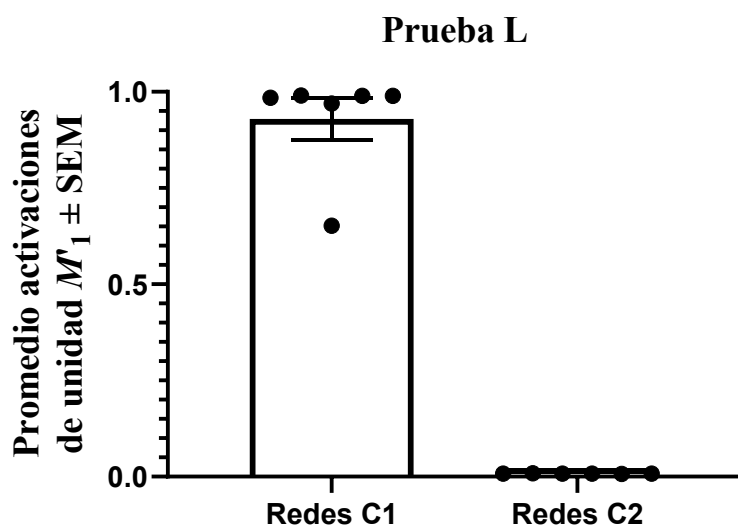
En la Figura 16 se observa que las redes C1 comienzan a mostrar activaciones a partir del ensayo número 15, con un incremento gradual conforme avanzan los ensayos de entrenamiento en automoldeamiento. En contraste, las redes C2 mostraron un bajo nivel de activaciones desde el principio hasta el final de los ensayos de entrenamiento.

Prueba

En la Figura 17 se observa que, en los ensayos de prueba a L, las activaciones de las redes C1 son altas y varían de 0.65 a 0.99, indicando respuestas de automoldeamiento, mientras que las activaciones de las redes C2 en los ensayos de prueba son bajas (0.007 a 0.008), indicando la ausencia de respuestas de seguimiento de señales.

Figura 17

Resultados de activaciones en la prueba de la Simulación 3

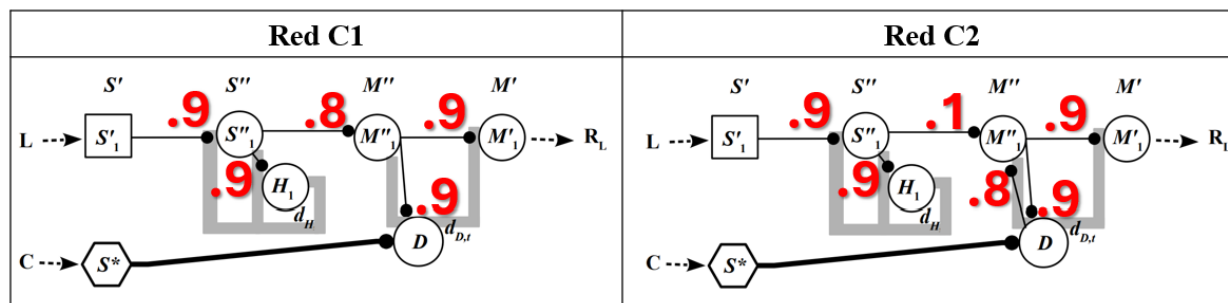


Nota. El eje Y muestra el promedio de activaciones en los 30 ensayos de prueba a L para cada una de las seis redes: C1 (barra izquierda) y C2 (barra derecha).

El análisis de los pesos de las conexiones en el último momento del ensayo de prueba revela que la recurrencia de conexiones influye en la disminución del valor de la conexión $S''-M''$. Como se ilustra en la Figura 18, la arquitectura sin recurrencia (C1) presenta un peso final de 0.7 en dicha conexión, mientras que la arquitectura con recurrencia (C2) muestra un valor de 0.1. Los demás valores finales de los pesos de las conexiones son similares en ambas arquitecturas.

Figura 18

Resultados de pesos en el entrenamiento de la Simulación 3



Nota. Los números en rojo sobre cada conexión representan el peso final de dicha conexión en el último momento temporal del último ensayo de entrenamiento. Cada valor se calcula como el promedio del peso final de las seis redes por arquitectura.

Debido al bajo valor (0.1) de la conexión $S''-M''$ de la Red C2 y su efecto en la prueba de automoldeamiento se puede inferir que ese valor crea una especie de bloqueo o impedimento para que se active M'_1 .

Discusión

La presente simulación buscó modelar las diferencias entre especies, una fuente de RBA. Como se mencionó, en este estudio, las diferencias se asumen a través de variaciones en las arquitecturas. Es importante destacar que estas arquitecturas también podrían ser usadas para representar diferentes organismos de la misma especie o circuitos neurales de un mismo organismo. Sin embargo, en esta simulación, las diferentes arquitecturas son interpretadas como circuitos neurales macro corticales de dos especies distintas de organismos que a su vez comparten ciertas características: las palomas y los cuervos.

Es importante señalar que la red C2 nunca presentaría ningún tipo de condicionamiento pavloviano, debido a que la conexión que llega a M''_1 de D siempre le va a ganar a la conexión que llega a M''_1 de S''_1 (por el valor de p y de r en la regla de ganancia de peso). Esto sugiere que

la red C2, tal como está configurada, podría estar sobre modelando la inhibición del aprendizaje pavloviano. El modelo, en este sentido, no diferencia la respuesta condicionada de otras conductas que podrían ser también condicionadas pavlovianamente. Es decir, la conexión dopaminérgica recurrente parecería impedir el aprendizaje en paradigmas como el de salivación, el condicionamiento palpebral, el condicionamiento de miedo o el condicionamiento de aversión al sabor, entre otros.

No obstante, este resultado no refleja un comportamiento representativo de los cuervos. Como sugieren estudios como el de Veit et al. (2015), los cuervos son capaces de formar asociaciones estímulo-estímulo, lo que sugiere que el condicionamiento pavloviano es posible en esta especie, aunque mediado por mecanismos neuronales más complejos, como la “integración” en el nidopallio caudolateral (Veit et al., 2015, p. 15211). Así, los cuervos podrían desarrollar condicionamiento pavloviano, lo que limita la precisión de la arquitectura C2 en la simulación de ciertos aspectos del comportamiento de esta especie. Es importante, por lo tanto, precisar el contexto específico en que esta simulación se interpreta como una RBA originada por una diferencia entre especies.

Interpretar los circuitos de la arquitectura C2 como definitorios de una especie sería incorrecto. Aunque Björklund y Dunnett (2007) señalan que las vías dopaminérgicas varían entre especies en términos de organización y función, reflejando adaptaciones evolutivas, estas no son exclusivas de ninguna especie. Por ejemplo, en primates "la inervación dopaminérgica cubre toda la corteza cerebral" (p. 194), mientras que en roedores se limita a áreas frontales y límbicas. Sin embargo, en aves no existe evidencia suficiente para hacer una comparación similar.

Por lo tanto, es importante interpretar con cautela las arquitecturas utilizadas en esta simulación. Más allá de generalizar sobre su papel en el condicionamiento, es preferible verlas

como representaciones de las diferencias entre especies en el contexto específico del evento de automoldeamiento de Palm y Powell (1985). En términos de exploración neurocientífica, esta interpretación sugiere investigar la relación entre el menor condicionamiento y la recurrencia dopaminérgica.

Por otro lado, de acuerdo con Palm y Powell (1985), en su estudio comparativo decidieron experimentar con palomas y cuervos debido a sus diferencias ecológicas y similitudes morfológicas. Esta primera consideración sugiere que los principios de comportamiento que rigen ambas especies serían generales. La segunda consideración sugiere la posibilidad de realizar comparaciones bajo condiciones experimentales idénticas. Dado que en su estudio encontraron que las palomas demostraron seguimiento de señales y los cuervos demostraron seguimiento de metas, la influencia biológica en la restricción sobre el aprendizaje de automoldeamiento es evidente.

Estas diferencias conductuales también llevaron a Palm y Powell (1985) a cuestionar la elección de la respuesta de picoteo en palomas como un operante arbitrario ya que advierten que el uso extensivo de este comportamiento en el análisis de las contingencias respuesta-reforzador no es recomendable debido a la influencia de los mecanismos de elicitación de respuesta. Las diferencias en el comportamiento de orientación y picoteo entre cuervos y palomas están relacionadas con el comportamiento alimentario estereotípico de las palomas granívoras, en contraste con las diversas estrategias de forrajeo de los cuervos, que son oportunistas y omnívoros.

Sería pertinente investigar si estas diferencias se correlacionan con los sustratos neurales propuestos por esta simulación, dado que la neurología comparada también revela diferencias en la inervación dopaminérgica de la corteza cerebral de palomas y cuervos. von Eugen et al. (2020)

investigaron la intensidad de esta inervación, evaluando tanto el número de fibras presentes como su morfología, que abarca la dirección de las fibras (lineal o dispersa). Las áreas se definieron principalmente en función de la densidad de fibras de tirosina hidroxilasa. Asimismo, analizaron la trayectoria de la vía dopaminérgica, observando tanto la proyección de las fibras como la morfología de las rutas mielinizadas. De esta manera encontraron evidencia de una mayor inervación dopaminérgica en cuervos que en palomas.

La presente simulación podría indicar que el déficit en el seguimiento de señales en cuervos se debe, en parte, a un déficit de aprendizaje asociado con un tipo específico de inervación dopaminérgica. Dicha inervación se expresaría como conexiones recurrentes excesivas entre el área tegmental ventral y el nidopalio caudolateral de las aves. Sin embargo, la interpretación precisa de estas conexiones en el ámbito neuronal aún está pendiente de investigación. Se necesita un mayor análisis para clarificar este aspecto, aunque algunas exploraciones preliminares sugieren que las inervaciones recurrentes podrían aludir tanto a diferentes tipos de sinapsis neuronales como a circuitos reverberantes u oscilatorios.

En cuanto a los tipos de sinapsis, las señales de discrepancia del modelo DD podrían simular la discrepancia difusa bajo un soporte sináptico neuromodulador, mediante sinapsis axodendríticas o axosomáticas. Por otro lado, una conexión distinta sería la recurrente, que podría ser un ejemplo de sinapsis axoaxónica, ya que este tipo de sinapsis permite la modulación de la señal en circuitos neuronales, posibilitando una comunicación específica entre neuronas (Cover & Mathur, 2021).

Por otro lado, la conexión recurrente prevista en esta simulación podría estudiarse empíricamente a través de circuitos oscilatorios. Treviño y Gutiérrez (2007) afirmaron que los circuitos neuronales pueden exhibir actividad eléctrica sincronizada, dando lugar a oscilaciones

relacionadas con funciones fisiológicas como el procesamiento sensorial. Esta actividad oscilatoria es influenciada por las propiedades intrínsecas de las neuronas, la arquitectura de sus conexiones y la dinámica de sus interacciones sinápticas. A nivel celular, las señales sinápticas provocan “oscilaciones subumbrales en el potencial de membrana” (Treviño & Gutiérrez, 2007, p. 12) y controlan la frecuencia del disparo, lo que permite modular la respuesta de las neuronas ante estímulos sinápticos de ciertas frecuencias, dando lugar a distintos ritmos cerebrales. Estructuralmente, las proyecciones axonales de diferentes longitudes permiten que módulos neuronales interconectados oscilen de manera sincronizada en amplias regiones cerebrales (Treviño & Gutiérrez, 2007).

Estas investigaciones destacan la relevancia de las interacciones sinápticas en la regulación de la sincronización de disparo en grupos neuronales. Aunque este modelo no aborda directamente las cuestiones celulares de la neuroanatomía, su interpretación puede extenderse a un nivel de abstracción superior, como el de redes compuestas por ensamblajes neuronales, que es lo que contempla el modelo DD. De manera análoga a los mecanismos observados a nivel celular en investigaciones previas, este proceso podría restringir la actividad neuronal frente a incrementos en la excitabilidad, lo que afectaría negativamente el aprendizaje. Este fenómeno podría explicar cómo la conexión recurrente en la simulación actual limitó el automoldeamiento en el contexto del aprendizaje asociativo dentro de redes neuronales.

Finalmente, esta simulación se vincula con estudios que exploran el papel de la dopamina en el seguimiento de señales. Sosa (2025) plantea que, además de facilitar el aprendizaje de señales predictivas de recompensa, la dopamina también puede generar conductas patológicas cuando estas señales resultan engañosas. Para contrarrestar estos sesgos, la inhibición conductual habría evolucionado como un mecanismo adaptativo. En este marco, la ausencia de

automoldeamiento en cuervos, a diferencia de las palomas, puede interpretarse en el modelo DD como efecto de la conexión recurrente en la arquitectura C2, que actúa como inhibidor. El estudio de Sosa (2025) también destaca por integrar evidencia neuroconductual en simulaciones y por su proyección en áreas como psicopatología, diseño ambiental y cognición comparada, de forma semejante a la propuesta que se plantea en esta investigación.

Discusión general

En la presente investigación se llevaron a cabo tres simulaciones sobre distintos fenómenos que muestran diversas fuentes de restricción sobre el aprendizaje. Estas simulaciones proporcionan una explicación conexionista de las RBA y ofrecen predicciones específicas y verificables en el ámbito de la neurociencia conductual. Las simulaciones se construyeron a partir de dos tipos de evidencia. Por un lado, se consideró la evidencia conductual del desempeño de los animales en diversas tareas de condicionamiento. Por otro lado, se incluyeron los correlatos neuroanatómicos observados en los animales identificados. El modelo implementado en esta investigación integra estas evidencias ofreciendo un enfoque conexionista que propone una relación entre las estructuras corticales consideradas en el modelo y sus efectos en los procesos de condicionamiento.

En esta investigación se asumió que las arquitecturas de redes neurales propician que sucedan las RBA, así que se investigó el papel de estas arquitecturas mediante la implementación de arquitecturas mínimas con características estructurales específicas. Cada simulación generó explicaciones técnicas dentro del modelo DD, las cuales pueden ser interpretadas desde una perspectiva neuronal, ofreciendo así predicciones relevantes para la neurociencia conductual. Los resultados obtenidos se resumen en la Tabla 2.

Tabla 2*Resumen de hallazgos explicativos y predictivos*

Simulación	Explicación teórica	Interpretación neuronal	Predicción experimental
1	Las conexiones entre TL-DE y S-RX a través de <i>D</i> en la arquitectura de la red facilitan un condicionamiento diferenciado.	Las conexiones que sustentan las asociaciones selectivas pueden entenderse como una manifestación de mayor eficacia sináptica en los circuitos neuronales involucrados.	Al caracterizar la eficacia sináptica y realizar un experimento de aversión condicionada al sabor, se predice que los organismos mostrarán mayor eficacia sináptica en las asociaciones selectivas (descargas eléctricas con tono y luz, y toxicosis con sacarina) en comparación con asociaciones no selectivas (descargas eléctricas con sabor y toxicosis con estímulos visuales). El modelo DD sugiere que esta mayor eficacia sináptica mejora la transmisión de señales, vinculando de manera más eficiente el estímulo con su consecuencia.

2	<p>La convergencia de conexiones impide el aumento de peso en la unidad postsináptica por el mecanismo de competencia. Las redes con convergencia de pesos en una vía generan un sesgo estructural que favorece la vía sin dicho sesgo.</p>	<p>Las unidades de entrada representan estímulos de diferentes modalidades sensoriales, y el sesgo estructural determina cuál será ensombrecido. Este ensombrecimiento no depende del nivel del sesgo (sensorial o motor). El contraste en el sesgo puede disminuir aumentando la intensidad del estímulo ensombrecido o al intervenir en los sustratos neurales sesgados.</p>	<p>Al caracterizar la convergencia neuronal, se podría experimentar con un procedimiento de ensombrecimiento sin modificar la intensidad de los estímulos, comparando dos especies o individuos con alteraciones corticales en los circuitos neuronales. Se predice que, sin alterar la intensidad, los individuos ensombrecerán según especializaciones estructurales. Además, al evaluar las alteraciones en niveles sensoriales o motores, no se encontrarán diferencias, pero los efectos del ensombrecimiento podrían revertirse mediante manipulaciones neurales y procedimentales.</p>
3	<p>Las conexiones recurrentes impiden el cambio de pesos</p>	<p>El desempeño diferencial en el automoldeamiento entre especies podría</p>	<p>Al caracterizar la recurrencia de las conexiones en el ámbito neuronal, podrá evaluarse la</p>

entre las unidades ocultas.	explicarse, en parte, por las conexiones dopaminérgicas recurrentes.	hipótesis de que la mayor inervación dopaminérgica en cuervos, en comparación con palomas, presenta un patrón recurrente que inhibe el seguimiento de señales.
--------------------------------	---	---

Más allá de las explicaciones, interpretaciones y predicciones particulares derivadas de las simulaciones realizadas en este estudio, el hallazgo principal fue la eficacia del modelo DD para simular exitosamente casos específicos de RBA, lo que abre la posibilidad de desarrollar una línea de investigación que puede ser denominada "conexionismo comparado".

La aproximación conexionista a los fenómenos conductuales permite analizar el comportamiento como una serie ordenada de reacciones encadenadas que conducen a la ejecución de ciertas respuestas. Así, las simulaciones con modelos conexionistas facilitan la comprensión de mecanismos y eventos específicos que subyacen a la conducta.

La principal implicación de este trabajo se encuentra en las variables estructurales propias de las redes utilizadas, que pueden representar de forma abstracta las RBA, entendidas aquí como guías o sesgos en el aprendizaje derivados de características estructurales determinadas filogenética u ontogenéticamente. En este modelo, dichas variables estructurales están representadas por los componentes neurales propuestos por el modelo DD.

Este estudio resalta la importancia de seguir investigando desde el enfoque del conexionismo comparado, ya que cada simulación reveló aspectos que merecen ser explorados más a fondo. Por ejemplo, los mecanismos principales que inhibieron la activación en algunas

simulaciones en comparación con otras arquitecturas, como la conexión entre EIs y Ecs (simulación 1), la conexión convergente (simulación 2), y la recurrencia dopaminérgica (simulación 3). Las implicaciones de estos aspectos abren nuevas posibilidades de estudio, tanto con nuevas simulaciones como con experimentación en animales.

En línea con esta perspectiva, se retoma la recomendación de Domjan y Galef (1983) de abordar el estudio del aprendizaje desde una perspectiva comparativa que considere las restricciones biológicas como una variable central. Explorar estas restricciones mediante el modelo DD podría ser una estrategia útil para identificar y explicar “especializaciones adaptativas en el aprendizaje” (Domjan & Galef, 1983, p. 151).

Al integrar la psicología comparada y el conexionismo, el enfoque de conexionismo comparado permite contrastar simulaciones entre especies, sistemas de respuesta o especializaciones con configuraciones cerebrales distintas. El modelo DD resulta especialmente útil en este contexto por su capacidad de manipulación arquitectónica, lo que permite construir redes que reflejan las particularidades de cada cerebro y explorar regiones corticales vinculadas a funciones específicas, contribuyendo al estudio de las variaciones cerebrales (Pulvermüller et al., 2021).

El enfoque del conexionismo comparado también puede contemplar estudios como el de Sadtler et al. (2014), quienes entrenaron macacos Rhesus para controlar un cursor mediante la modulación de la actividad neuronal en la corteza motora primaria, utilizando una interfaz cerebro-computadora intracortical. Sus hallazgos indican que la configuración inicial de la red neuronal del animal influye en el aprendizaje, y que generar patrones de actividad neuronal no alineados con la estructura preexistente de la red resulta desafiante a corto plazo. Estos resultados podrían interpretarse como una RBA.

El modelo DD, aplicado en el estudio del conexionismo comparado, permite formular hipótesis específicas que pueden evaluarse mediante técnicas neurológicas como las interfaces cerebro-computadora. Por ejemplo, los altos pesos de las conexiones podrían indicar mayor plasticidad neuronal, entendida como la capacidad cerebral para modificar su estructura y función en respuesta a la experiencia (Kolb & Whishaw, 1998). Las predicciones podrían incluir la búsqueda de indicadores de plasticidad en áreas sugeridas por el modelo, como la corteza sensorial primaria, la corteza multisensorial, la corteza motora primaria y no primaria, los sistemas dopaminérgicos y el sistema hipocampal. Las implicaciones de este y futuros estudios sobre el modelado de la plasticidad neuronal podrían ayudar a comprender la relación de estas estructuras en el aprendizaje, incluyendo sus predisposiciones y restricciones.

Al integrar la estructura y función neuronal en un modelo explicativo, se puede caracterizar la plasticidad neuronal como una RBA, ya que no solo depende de características filogenéticas, sino también de las ontogenéticas (Damianopoulos, 1989). Las RBA derivadas de los ajustes cerebrales modulados por la experiencia tienen un sustrato neurológico relacionado con la plasticidad, como se ha observado en estudios que muestran que la plasticidad morfológica inducida por la experiencia se refleja en cambios en el número y la forma de las sinapsis (Markham & Greenough, 2004). Del mismo modo, el estudio de Zatorre et al. (2012) mostró que el entrenamiento de habilidades motoras en humanos provoca modificaciones en la materia gris y blanca del surco interparietal. A medida que se exploran las relaciones entre los cambios anatómicos y los comportamientos resultantes, se hace evidente que factores como el desarrollo ontogénico deben considerarse para estudiar las restricciones y predisposiciones sobre el aprendizaje.

Para alcanzar estos objetivos, es relevante considerar distintos niveles de abstracción en los fenómenos del condicionamiento. El conexionismo comparado, con el modelo DD, puede servir como una herramienta interdisciplinaria para explorar los aspectos corticales en relación con el condicionamiento. Se podría adoptar un enfoque pluralista, similar a lo que señala Striedter (2005) respecto a la neurociencia evolutiva, que conecte la genética molecular con la psicología comparativa, buscando relacionar la anatomía y fisiología cerebral con el comportamiento animal y su contexto ecológico.

Logan et al. (2018) también propusieron que un enfoque comparativo centrado en rasgos neuroanatómicos y conductuales específicos, dentro de contextos ecológicos y evolutivos, puede ofrecer una comprensión más profunda de la relación entre cerebro y comportamiento. Las implicaciones de esta investigación no solo apoyan la colaboración interdisciplinaria, sino que también invitan al desarrollo de la investigación en conexionismo comparado, con el modelo DD como un punto de partida.

Limitaciones

La naturaleza de este estudio es teórico y conceptual, lo que requiere una lectura cautelosa para considerar sus implicaciones y limitaciones. Es fundamental señalar que el modelo DD se basa en varias suposiciones relevantes que deben tenerse en cuenta al utilizarlo, como se puede consultar en Burgos (en preparación). Las arquitecturas de red empleadas son altamente abstractas, por lo que es importante enfatizar que las arquitecturas utilizadas en las simulaciones de este estudio representan las formas más simples bajo las condiciones de los experimentos a recrear. Manipulaciones adicionales en las arquitecturas de red podrían producir efectos diferentes y relevantes para futuras exploraciones, como la inclusión de unidades inhibitorias, unidades contextuales o unidades de salida tipo R^* . Estas posibles manipulaciones

siguen siendo a nivel de red dentro del modelo DD, lo que forma parte del interés de la línea de investigación aquí propuesta.

Si bien podría debatirse la naturaleza de la manipulación arquitectónica, en esta investigación no se considera que dicha manipulación sea una operación sobre los parámetros libres del modelo. Como se indicó, los parámetros libres se mantuvieron constantes, y las funciones de aprendizaje y activación fueron las mismas; los cambios se limitaron a la organización de unidades y conexiones. En este sentido, es necesario continuar probando diversos procedimientos de condicionamiento con las arquitecturas utilizadas para verificar el alcance de las RBA simuladas.

Aunque el modelo DD opera a partir de abstracciones y omite consideraciones ecológicas que son fundamentales para una comprensión integral de los fenómenos conductuales, su vigencia en este estudio persiste debido a su utilidad para explorar las causas materiales del aprendizaje, es decir, los sustratos y mecanismos neurales involucrados. Como señaló Killeen (2001), una explicación científica adecuada de la conducta integra causas formales (modelos teóricos), causas materiales (bases neurobiológicas), causas eficientes (estímulos y condiciones ambientales) y causas finales (funciones evolutivas). Sin embargo, debido al carácter exploratorio del estudio y al uso instrumental del modelo, las causas finales fueron omitidas para centrar el análisis en las causas materiales. Esto no implica negar su relevancia, específicamente, en el caso de las RBA, se reconocen como parte fundamental de una explicación teórica más amplia que no se aborda directamente aquí, pero que subyace a las estructuras modeladas. Las causas eficientes se representan de manera abstracta mediante la ocurrencia de estímulos en las simulaciones, y las causas formales están dadas por el propio modelo DD, en tanto este permite

describir transiciones entre estados conductuales y proporciona un marco predictivo para guiar la investigación empírica.

Desde otra perspectiva, la omisión de consideraciones ecológicas mínimas en ciertos estudios puede justificarse dentro del marco del reduccionismo psiconeural. De acuerdo con Bickle (1993), los modelos conexionistas permiten evaluar si las entidades postuladas por la neurociencia conductual deben ser eliminadas, retenidas o redefinidas, en función de si los modelos ofrecen un poder explicativo superior al de las teorías tradicionales. Aunque Bickle (2006) propone un reduccionismo centrado en mecanismos moleculares como base suficiente para explicar la conducta, sin necesidad de apelar a niveles intermedios como redes o sistemas, no sugiere desechar el reduccionismo de redes neurales por completo, sino reconocer su utilidad de forma heurística. Su propuesta busca conservar únicamente aquellas entidades con sustratos físicos identificables, en línea con un eliminativismo riguroso respaldado por la práctica científica contemporánea (Bickle, 1993).

Por otro lado, también se reconoce como limitación la amplia capacidad de simulación que permite el modelo DD. Sin embargo, la estrategia de iniciar con configuraciones simples sigue siendo valorada, ya que un mayor número de limitaciones inherentes a la modelización se evidencian cuando se utilizan modelos excesivamente complejos o carentes de valor heurístico, lo que puede resultar en conclusiones poco útiles. Esta paradoja subraya que el modelo ideal, aunque inalcanzable, sería aquel que se alinee isomórficamente con la realidad misma (Burgos & García-Leal, 2015). Por lo tanto, el desafío consiste en encontrar un equilibrio entre la simplicidad necesaria para la comprensión y la complejidad que capture la esencia del fenómeno estudiado.

Además, es fundamental reconocer que, a pesar de su utilidad, los modelos computacionales presentan limitaciones inherentes y deben ser complementados con métodos experimentales tradicionales. La validación empírica sigue siendo esencial para verificar las predicciones generadas por estos modelos y para enriquecer nuestra comprensión de los procesos de aprendizaje asociativo en diversos contextos biológicos.

Finalmente, es importante destacar que las interpretaciones de las arquitecturas presentadas en este trabajo representan solo una de las múltiples posibles interpretaciones de una misma arquitectura. El modelo DD no ofrece una única interpretación, ya que distintas arquitecturas pueden simular diversos circuitos neuronales, cada una con el potencial de generar representaciones distintas. En cada caso, se ha elegido una interpretación específica para explorar posibles explicaciones dentro de un marco hipotético.

Futuros estudios

La propuesta de esta línea de investigación en conexionismo comparado parte de la premisa de que un enfoque conexionista dentro de la psicología comparada puede ofrecer explicaciones y predicciones fundamentadas sobre la estructura y el funcionamiento de los mecanismos conductuales. Existen dos razones principales que sustentan el potencial impacto de esta investigación en el campo del conexionismo comparado: primero, se inspira en la teoría biológica, lo que permite explorar las restricciones biológicas en los procesos de aprendizaje; segundo, el modelo utilizado ha demostrado su eficacia al ofrecer una sólida capacidad explicativa y predictiva, facilitando así el diseño de experimentos más precisos y fundamentados teóricamente.

Este estudio formaliza la posibilidad de investigar las RBA mediante la manipulación de arquitecturas de redes neurales, abriendo así una línea de investigación integral para explorar

cómo estas arquitecturas pueden desempeñar un papel crucial en la simulación de fenómenos conductuales a través del modelo propuesto.

Vogel et al. (2006) señalaron que los mecanismos celulares de circuitos neuronales implicados en ciertas formas de condicionamiento están empezando a ser identificados por diversos estudios. Estos hallazgos presentan nuevos desafíos para las teorías existentes, que, además de explicar los fenómenos conductuales, deben cumplir con criterios de plausibilidad biológica. Los estudios en conexionismo comparado que intentan imitar las estructuras biológicas de especies específicas podrían contribuir a enfrentar estos desafíos al diseñar arquitecturas que no solo reproduzcan patrones conductuales observables, sino que también reflejen las limitaciones y características neurobiológicas propias de cada especie.

Se sugiere que futuros estudios sobre RBA con el enfoque de conexionismo comparado incluyan la investigación de la especificidad en la relación respuesta y reforzador, simulando estudios como el de Allan y Zeigler (1994) quienes encontraron diferencias en la topografía de la respuesta de las palomas cuando se utilizó agua como reforzador, en comparación con el alimento. Se propone simular el estudio de Allan y Zeigler (1994) utilizando una arquitectura en la que las unidades de la capa M'' están conectadas a las dos unidades dopaminérgicas asociadas con los estímulos incondicionados empleados en el procedimiento de automoldeamiento (agua y comida). De este modo, las conexiones diferenciales podrían explicar las variaciones en las respuestas observadas. Sin embargo, el modelo DD enfrenta desafíos conceptuales debido a la ambigüedad de la regla de respuesta. Por ello, se sugiere explorar nuevas formas de caracterizarla, y en futuros estudios, investigar tanto consideraciones adaptativas como neurológicas para identificar reglas de respuesta que permitan una mejor representación de la simulación de respuestas en este modelo.

Otro estudio potencialmente relevante dentro del conexionismo comparado consiste en explorar las diferencias individuales en el comportamiento, entendidas como las variaciones observadas entre individuos de una misma especie expuestos a condiciones experimentales idénticas. Investigaciones como la de Iliescu et al. (2020) han analizado las conductas de seguimiento de señales y metas como manifestaciones de variaciones individuales en ratas durante procedimientos de condicionamiento. En el modelo DD, las variaciones entre redes provienen de la aleatoriedad en el umbral gaussiano y un algoritmo de actualización aleatoria. Para investigar estas variables, podría realizarse una simulación de automoldeamiento utilizando redes con diferentes niveles de complejidad (i.e. número de unidades y capas ocultas), observando las variaciones en los patrones de activación de las unidades y los cambios en los pesos de las conexiones.

Esas simulaciones también podrían interpretarse como estudios comparativos sobre la complejidad neural entre organismos. Según datos como los de Finlay et al. (2011) las diferencias entre especies están relacionadas con la complejidad neural. En el modelo DD, esta complejidad se puede simular mediante la comparación de arquitecturas más profundas, es decir, redes con más capas ocultas. Datos preliminares sugieren que la mayor profundidad de la red genera una mayor complejidad, resultando en diferencias más marcadas en la activación de la unidad de salida. También se señala el rol de los intervalos entre ensayos, hipotetizando que un mayor número de intervalos podría correlacionarse positivamente con las diferencias individuales. El análisis de esta correlación entre la complejidad de la red y los intervalos entre ensayos podría generar predicciones valiosas para el estudio empírico del comportamiento. Otra forma de interpretar la comparación entre arquitecturas con distintos niveles de complejidad es considerarlas como sistemas de respuesta diferentes, en los que algunos sistemas neurales son

más simples que otros. Esto plantea la pregunta de cuál de estos sistemas resulta más fácil de condicionar. Esta cuestión se fundamenta en la propuesta de Timberlake (1994), quien, basándose en los estudios de Fanselow y Lester (1988) y Hogan (1988), destaca la importancia de establecer vínculos entre la expresión conductual de un sistema defensivo de respuesta y sus bases neurofisiológicas. Timberlake (1994), abogó por integrar explícitamente su modelo de sistema de comportamiento con los mecanismos específicos del aprendizaje, así como con sus bases evolutivas y neurofisiológicas.

Otro posible estudio para futuras investigaciones en esta línea es el del aprendizaje en condiciones naturales y controladas, ya que, según Shettleworth (1972), considerar el aprendizaje en su entorno natural ayuda a prever cómo y qué aprenderá una especie en particular.

En su revisión, Shumway (2008) analizó cómo la complejidad del hábitat influye en el cerebro y el comportamiento de especies con variabilidad en la relación entre el tamaño del cerebro y el cuerpo. En su estudio con peces, encontró una correlación positiva entre el tamaño del cerebro y la complejidad del hábitat, además de mejoras en la agudeza visual y la memoria espacial en ambientes más complejos. Concluyó que, para entender mejor la influencia del hábitat en el cerebro y el comportamiento, es esencial realizar estudios comparativos entre especies, cuantificar la complejidad y explorar los cambios funcionales en la estructura cerebral a través de nuevos paradigmas experimentales, tanto en laboratorios como en la naturaleza.

En este contexto, se sugiere realizar simulaciones de condicionamiento simple utilizando redes neurales con valores asignados a la unidad contextual, representando tanto condiciones controladas como ambientes naturales. Valores elevados en la unidad contextual simularían un entorno natural y enriquecido, mientras que valores bajos representarían condiciones controladas, como las de un laboratorio. Esta simulación también permitiría llevar a cabo estudios empíricos

que comparen las diferencias conductuales en el condicionamiento de organismos en un entorno controlado, enriquecido o en su hábitat natural.

Otros estudios futuros, manipulando los valores de entrada de ciertas unidades, podrían incluir simulaciones con interpretaciones sobre la motivación. Para un futuro estudio en este ámbito, se propone diseñar una arquitectura de red simple centrada en simular la asociación EC-EI. La variación se centraría en modificar el valor de la unidad dopaminérgica, que mantiene una conexión fija tanto con la unidad S^* (el reforzador) como con la unidad M' , en el caso de utilizar una salida tipo R^* . Otros estudios han variado el valor de S^* para simular la magnitud del reforzamiento, pero una variación de la unidad D podría simular el nivel de reforzamiento con el que se recibe el EI.

De este modo, se podría representar una variabilidad en el estímulo biológicamente significativo que condiciona a los organismos. Un ejemplo de esto es el experimento de Laude et al. (2012), que demostró cómo el nivel de motivación influye en el desempeño en tareas de condicionamiento. En su estudio, encontraron que las palomas hambrientas elegían un refuerzo del 50 % de manera subóptima, mientras que las palomas menos hambrientas preferían un refuerzo óptimo del 75 %. Estos hallazgos sugieren la posibilidad de considerar y variar los factores motivacionales en el diseño de simulaciones.

La manipulación de los valores de entrada, tanto en las unidades como en las conexiones sigue siendo una intervención a nivel de red, sin alterar los parámetros que constituyen el nivel neurocomputacional del modelo, lo que permite mantener la integridad del análisis en términos de estructura y función. Si bien anteriormente se abordó la posibilidad de manipular unidades en estudios futuros, a continuación se discuten los resultados de pruebas preliminares centradas

específicamente en la manipulación de conexiones, las cuales han producido hallazgos susceptibles de análisis desde el marco de las RBA.

En una de estas simulaciones, se manipuló el peso de todas las conexiones en una vía de la red neural, simulando una mayor eficacia sináptica en comparación con otra vía que se mantuvo con un peso bajo. Esto podría interpretarse como organismos ingenuos ante un estímulo y entrenados ante otro. Los resultados mostraron que, a pesar de las diferencias en el peso de las conexiones, ambas vías lograron condicionarse con activaciones de salida similares. Esto se mantuvo incluso cuando el protocolo de entrenamiento cambiaba y se suspendía el refuerzo (activación de S^*) en la unidad con mayor peso. Observaciones de este tipo sugieren que, para una comprensión más profunda de los procesos de aprendizaje, resultaría útil explorar no solo las conexiones y unidades de la arquitectura neural, sino también los valores de entrada asignados en el protocolo de entrenamiento.

Finalmente, una propuesta para un estudio futuro que podría ser relevante en el ámbito clínico es la investigación de los correlatos neurales y el desempeño en tareas de condicionamiento en poblaciones autistas. Este enfoque, que compara estructuras neurales, permite integrar el estudio de la “neurodiversidad” (Baron-Cohen, 2017, p. 744) en el marco del conexionismo comparado, comenzando con un análisis del Trastorno del Espectro Autista. La premisa del conexionismo comparado es que los cerebros presentan tanto similitudes como diferencias, lo que facilita la comparación entre arquitecturas típicas y atípicas en tareas de condicionamiento específicas.

Ejemplos de estudios sobre condicionamiento en individuos autistas incluyen el realizado por Powell et al. (2016), quienes encontraron que las personas con autismo requerían más ensayos para mostrar una respuesta condicionada similar a la de niños con desarrollo típico. Por

otro lado, el estudio de Oristaglio et al. (2013) reveló que los niños con autismo se desempeñaban de manera comparable a sus pares típicamente desarrollados en el condicionamiento de parpadeo ocular, aunque presentaban un condicionamiento anómalo en la modalidad demorada. Los autores atribuyen este hallazgo a disfunciones en la corteza motora en intervalos cortos. Esta hipótesis podría explorarse a través de simulaciones que impliquen manipulaciones en la capa M' e incremento de momentos temporales en los ensayos con el modelo DD.

El estudio de Freitas et al. (2020) también investigó el condicionamiento en poblaciones autistas mediante una tarea de automoldeamiento confirmando hallazgos previos en estudios con animales que sugieren que los emparejamientos anterógrados promueven niveles más bajos de respuesta condicionada en comparación con los emparejamientos retrógrados.

Por otro lado, existen diversos estudios que analizan la relación entre los sustratos neuronales y el condicionamiento en poblaciones autistas (e.g. Martínez-Sanchis, 2014; Sumiya et al., 2020; Top Jr. et al., 2016). Estas investigaciones presentan correlaciones de datos conductuales y neurales que podrían explorarse a través de manipulaciones en arquitecturas de red. Las simulaciones en el modelo DD podrían incluir manipulaciones de arquitecturas basadas en los correlatos neurales de las poblaciones autistas durante procedimientos de condicionamiento. Un ejemplo sería variar los valores de la unidad hipocampal para evaluar su contribución en el autismo, como sugieren los estudios de Banker et al. (2021). El estudio de Burgos y Galeazzi (2021) presenta un antecedente ya que manipularon la unidad H del modelo DD y encontraron una adquisición más lenta del condicionamiento, lo cual es consistente con los hallazgos experimentales en niños autistas (Freitas et al., 2020).

Otra posible manipulación sería aumentar la conectividad, dado que la evidencia sugiere una mayor densidad sináptica en individuos autistas (Fornito et al., 2015). También se podría eliminar una de las conexiones hacia la unidad *D*, que representa áreas dopaminérgicas en la zona tegmental ventral, dado que se ha observado que esta zona presenta conectividad reducida con el giro postcentral en poblaciones autistas, lo que podría influir en la modulación de la función de la corteza somatosensorial por dopamina (Huang et al., 2021).

Estas simulaciones son solo algunos ejemplos de las diversas manipulaciones que se pueden realizar con el modelo DD para continuar explorando las RBA y proponer variables implicadas en fenómenos neuroconductuales, proporcionando predicciones que podrían ser probadas experimentalmente en procedimientos de condicionamiento.

Se puede concluir que, al fusionar dos áreas de interés en la ciencia de la conducta surge la propuesta de la línea de investigación en conexionismo comparado. Esta podría definirse como el estudio científico de las diferencias y similitudes neuroconductuales entre organismos, utilizando diversas arquitecturas de redes neurales para simular y comparar animales con diferentes estructuras cerebrales (Burgos, 2014) con el fin de ofrecer explicaciones y predicciones sobre la estructura y función de los mecanismos neuroconductuales.

Con esta propuesta, se retoman las reflexiones de Bowers (2022) sobre la necesidad de que la psicología se base en teorías sólidas respaldadas por métodos comparativos. Dado que las restricciones biológicas incluyen factores evolutivos y fisiológicos, este estudio, como parte de la línea de conexionismo comparado, se enfoca en explorar los factores fisiológicos a través de la neuroanatomía, considerando el principio biológico de correlación entre estructura y función, mismo que es respaldado por los resultados generales de las simulaciones: la estructura de la red está relacionada con su función. Además de ofrecer explicaciones sobre cómo las redes neurales

modelan las especificidades en los procedimientos de condicionamiento, este trabajo también forma parte de la evaluación continua del modelo DD con la intención de contribuir a un programa de investigación en el análisis de la conducta.

Como conclusión, en los estudios sobre aprendizaje, se ha observado que los organismos pueden desarrollar aprendizajes distintos incluso bajo condiciones de condicionamiento equivalentes (Weiss, 2012). Estas variaciones han sido tradicionalmente denominadas "restricciones al aprendizaje" (Shettleworth, 1972). Según Bowers (2022), frente a las diferencias observadas en el aprendizaje, los defensores de las leyes generales intentaron incorporar estas variaciones mediante ajustes en parámetros o diseños experimentales, mientras que quienes defienden principios particulares, a través del movimiento de las RBA, argumentaron que las especificidades reflejan adaptaciones evolutivas que propician el aprendizaje específico.

Sin embargo, Bowers (2022) critica que ambas posturas comparten la limitación de un déficit teórico, al carecer de explicaciones mecanicistas sólidas y de marcos comparativos bien establecidos. Como alternativa, Bowers propone explorar otras vías. Por un lado, sugiere retomar la teoría de sistemas de conducta de Timberlake (1994), que estudia el aprendizaje en contextos motivacionales naturales, donde las especificidades emergen de la interacción entre el organismo y su entorno. Por otro lado, el enfoque comparativo de Domjan (1987) aboga por la aplicación de métodos rigurosos para analizar las diferencias entre especies mediante diseños informados filogenéticamente.

La tesis que se presenta aquí, basada en la discusión de simulaciones, propone una tercera alternativa a través del modelo DD, que integra las perspectivas general y específica del aprendizaje. Siguiendo la idea de Logue (1979), se parte del supuesto de que el aprendizaje específico o cualitativamente diferente implica diferentes ecuaciones. Sin embargo, el modelo

DD demuestra que esta variabilidad no requiere alterar las ecuaciones ni los parámetros, sino que se puede explicar a partir de las diferencias en las arquitecturas de redes neuronales, es decir, en la configuración de conexiones y unidades. De este modo, el aprendizaje se muestra como general a nivel neurocomputacional, pero específico a nivel de red.

Con la aproximación del conexionismo comparado, se presenta un marco integrador en el que la interacción entre principios universales y restricciones biológicas, reflejadas en la causa material del sustrato neural, permite explicar tanto las regularidades como las variaciones en el aprendizaje. De este modo, se propone un puente teórico entre las explicaciones generales y específicas, al mismo tiempo que se identifican hipótesis sobre los mecanismos neurales subyacentes a las diferencias conductuales. Además, se sugiere que el debate sobre generalidad y especificidad podría resolverse no eligiendo entre leyes universales o excepciones, sino desarrollando teorías integradoras que expliquen cómo patrones diversos surgen de principios comunes.

Referencias

- Aguayo-Mendoza, M., Buriticá, J., & Burgos, J. E. (2024). Autoshaped impulsivity: Some explorations with a neural network model. *Behavioural Processes*, 218. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2024.105040>
- Åhs, F., Rosén, J., Kastrati, G., Fredrikson, M., Agren, T., & Lundström, J. N. (2018). Biological preparedness and resistance to extinction of skin conductance responses conditioned to fear relevant animal pictures: A systematic review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 95, 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.10.017>
- Aldarondo, D., Merel, J., Marshall, J. D., Hasenclever, L., Klibaite, U., Gellis, A., Tassa, Y., Wayne, G., Botvinick, M., & Ölveczky, B. P. (2024). A virtual rodent predicts the structure of neural activity across behaviours. *Nature*, 632(8025), 594–602. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07633-4>
- Allan, R. W., & Zeigler, H. P. (1994). Autoshaping the pigeon's gape response: acquisition and topography as a function of reinforcer type and magnitude. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 62(2), 201–223. <https://doi.org/10.1901/jeab.1994.62-201>
- Ayres, P., Lee, J. Y., Paas, F., & van Merriënboer, J. J. G. (2021). The Validity of Physiological Measures to Identify Differences in Intrinsic Cognitive Load. *Frontiers in Psychology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.702538>
- Balaban, E. (1997). Changes in multiple brain regions underlie species differences in a complex, congenital behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(5), 2001–2006. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.2001>

- Ball, G. F. (2016). Species variation in the degree of sex differences in brain and behaviour related to birdsong: adaptations and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1688). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0117>
- Banker, S. M., Gu, X., Schiller, D., & Foss-Feig, J. H. (2021). Hippocampal contributions to social and cognitive deficits in autism spectrum disorder. *Trends in Neurosciences*, 44(10), 793–807. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2021.08.005>
- Baron-Cohen, S. (2017). Editorial Perspective: Neurodiversity – a revolutionary concept for autism and psychiatry. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 58(6), 744–747. <https://doi.org/10.1111/jcpp.12703>
- Beach, F. A. (1960). Experimental investigations of species-specific behavior. *American Psychologist*, 15(1), 1–18. <https://doi.org/10.1037/h0043668>
- Bermudez, P., Lerch, J. P., Evans, A. C., & Zatorre, R. J. (2009). Neuroanatomical Correlates of Musicianship as Revealed by Cortical Thickness and Voxel-Based Morphometry. *Cerebral Cortex*, 19(7), 1583–1596. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn196>
- Bevins, R. A. (1992). Selective Associations: A Methodological Critique. *The Psychological Record*, 42(1), 57–73. <https://doi.org/10.1007/BF03399587>
- Bickle, J. (1993). Connectionism, eliminativism, and the semantic view of theories. *Erkenntnis*, 39(3), 359–382. <https://doi.org/10.1007/BF01128508>
- Bickle, J. (2006). Reducing mind to molecular pathways: explicating the reductionism implicit in current cellular and molecular neuroscience. *Synthese*, 151(3), 411–434. <https://doi.org/10.1007/s11229-006-9015-2>

- Bitterman, M. E. (1960). Toward a comparative psychology of learning. *American Psychologist*, *15*(11), 704–712. <https://doi.org/10.1037/h0048359>
- Björklund, A., & Dunnett, S. B. (2007). Dopamine neuron systems in the brain: an update. *Trends in Neurosciences*, *30*(5), 194–202. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.03.006>
- Blough, D. S. (1958). A method for obtaining psychophysical thresholds from the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *1*(1), 31–43. <https://doi.org/10.1901/jeab.1958.1-31>
- Boce, R. (1970). Avoidance learning in active and passive frogs and toads. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *70*(1), 154–156. <https://doi.org/10.1037/h0028411>
- Bowers, R. I. (2022). Taming the boojum: Being theoretical about peculiarities of learning. *Learning & Behavior*, *50*(3), 433–440. <https://doi.org/10.3758/s13420-022-00535-3>
- Breland, K., & Breland, M. (1961). The misbehavior of organisms. *American Psychologist*, *16*(11), 681–684. <https://doi.org/10.1037/h0040090>
- Brenowitz, E. A., & Zakon, H. H. (2015). Emerging from the bottleneck: benefits of the comparative approach to modern neuroscience. *Trends in Neurosciences*, *38*(5), 273–278. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.02.008>
- Bubna-Littitz, H. (2007). Sensory physiology and dog behaviour. En *The behavioural biology of dogs* (pp. 91–104). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845931872.0091>
- Buckner, C., & Garson, J. (2019). Connectionism. En *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. <https://plato.stanford.edu/archives/fall2019/entries/connectionism/>

- Bullock, T. H. (1984). Comparative Neuroscience Holds Promise for Quiet Revolutions. *Science*, 225(4661), 473–478. <https://doi.org/10.1126/science.6740319>
- Burgos, J. E. (2007). Autoshaping and automaintenance: a neural-network approach. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 88(1), 115–130.
<https://doi.org/10.1901/jeab.2007.75-04>
- Burgos, J. E. (2014, septiembre 10). General Processes versus Biological Constraints of Learning: A Computational Approach. *XVII Encuentro Bienal de la Sociedad Internacional de Psicología Comparada*.
- Burgos, J. E. (2015). Misbehavior in a Neural Network Model. *International Journal of Comparative Psychology*, 28. <https://doi.org/10.46867/ijcp.2015.28.01.02>
- Burgos, J. E. (2022). Un melodrama de la psicología. *Revista de Psicología Universidad de Antioquia*, 14(2), 35–63. <https://doi.org/10.17533/udea.rp.e350101>
- Burgos, J. E. (en preparación). *Animal conditioning without cognition: Connectionist explorations*. Routledge.
- Burgos, J. E., & Castiello, S. (2022). *More is Less: A Connectionist Interpretation of Weak Pavlovian Conditioning in Schizophrenia*.
- Burgos, J. E., & Donahoe, J. W. (2016). Unified principle of reinforcement in a neural-network model: Reply to N. T. Calvin and J. J. McDowell. *Behavioural Processes*, 126, 46–54.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.03.003>

- Burgos, J. E., & Galeazzi, J. M. (2021). Neural Network Simulations of a Possible Role of the Hippocampus in Pavlovian Conditioning. En *Psychiatry and Neuroscience Update* (pp. 303–325). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61721-9_23
- Burgos, J. E., & García-Leal, Ó. (2015). Autoshaped choice in artificial neural networks: Implications for behavioral economics and neuroeconomics. *Behavioural Processes*, *114*, 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.01.010>
- Calvert, G. A., Brammer, M. J., & Iversen, S. D. (1998). Crossmodal identification. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(7), 247–253. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01189-9](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01189-9)
- Cantania, K. C. (2004). Correlates and Possible Mechanisms of Neocortical Enlargement and Diversification in Mammals. *International Journal of Comparative Psychology*, *17*(1). <https://doi.org/10.46867/IJCP.2004.17.01.02>
- Carter, O., van Swinderen, B., Leopold, D. A., Collin, S. P., & Maier, A. (2020). Perceptual rivalry across animal species. *Journal of Comparative Neurology*, *528*(17), 3123–3133. <https://doi.org/10.1002/cne.24939>
- Castañeda, G. M. (2022). *Aprendizaje Profundo en Condicionamiento de Segundo Orden y Bloqueo según un Modelo de Redes Neurales* [Tesis de Maestría]. Universidad de Guadalajara.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (2008). *Bird Song*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754791>
- Chambers, K. C. (1990). A Neural Model for Conditioned Taste Aversions. *Annual Review of Neuroscience*, *13*(1), 373–385. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.13.030190.002105>

- Chittka, L., & Brockmann, A. (2005). Perception Space—The Final Frontier. *PLoS Biology*, 3(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030137>
- Chung, A., Barot, S. K., Kim, J. J., & Bernstein, I. L. (2011). Biologically predisposed learning and selective associations in amygdalar neurons. *Learning & Memory*, 18(6), 371–374. <https://doi.org/10.1101/lm.2053711>
- Cotton, M. M. (1983). Overshadowing in a Two-Way Shuttlebox. *Psychological Reports*, 53(2), 367–373. <https://doi.org/10.2466/pr0.1983.53.2.367>
- Cover, K. K., & Mathur, B. N. (2021). Axo-axonic synapses: Diversity in neural circuit function. *Journal of Comparative Neurology*, 529(9), 2391–2401. <https://doi.org/10.1002/cne.25087>
- Damianopoulos, E. N. (1989). Biological constraints revisited: A critique. *Animal Learning & Behavior*, 17(2), 234–242. <https://doi.org/10.3758/BF03207639>
- Darby, R. J., & Pearce, J. M. (1995). Effects of context on responding during a compound stimulus. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21(2), 143–154. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.21.2.143>
- Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. En *The descent of man, and selection in relation to sex* (1a ed., Vol. 1, pp. 34–69). John Murray. https://pure.mpg.de/rest/items/item_2309881_7/component/file_2309880/content
- Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals* (1a ed.). John Murray. <https://historiesdrawingsprints.com/wp-content/uploads/2013/11/darwin-the-expression-of-emotion-1872.pdf>

- Di Stefano, N., & Spence, C. (2024). Perceptual Similarity: Insights From Crossmodal Correspondences. *Review of Philosophy and Psychology*, 15(3), 997–1026.
<https://doi.org/10.1007/s13164-023-00692-y>
- Domjan, M. (1985). Cue-consequence Specificity and Long-delay Learning Revisited ^a. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 443(1), 54–66. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1985.tb27063.x>
- Domjan, M. (1987). Comparative psychology and the study of animal learning. *Journal of Comparative Psychology*, 101(3), 237–241. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.101.3.237>
- Domjan, M. (1997). Behavior systems and the demise of equipotentiality: historical antecedents and evidence from sexual conditioning. En M. E. Bouton & M. S. Fanselow (Eds.), *Learning, Motivation and Cognition* (pp. 31–55). American Psychological Association.
- Domjan, M. (2010). *Principios de aprendizaje y conducta*. Wadsworth.
- Domjan, M. (2015). The Garcia-Koelling Selective Association Effect: A Historical and Personal Perspective. *International Journal of Comparative Psychology*, 28.
<https://doi.org/10.46867/ijcp.2015.28.01.08>
- Domjan, M., & Galef, B. G. (1983). Biological constraints on instrumental and classical conditioning: Retrospect and prospect. *Animal Learning & Behavior*, 11(2), 151–161.
<https://doi.org/10.3758/BF03199643>
- Domjan, M., & Wilson, N. E. (1972). Specificity of cue to consequence in aversion learning in the rat. *Psychonomic Science*, 26(3), 143–145. <https://doi.org/10.3758/BF03335461>

- Donahoe, J. W., Burgos, J. E., & Palmer, D. C. (1993). A selectionist approach to reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *60*(1), 17–40.
<https://doi.org/10.1901/jeab.1993.60-17>
- Eagly, A. H., & Wood, W. (2013). The Nature–Nurture Debates. *Perspectives on Psychological Science*, *8*(3), 340–357. <https://doi.org/10.1177/1745691613484767>
- Estes, W. K. (1950). Toward a statistical theory of learning. *Psychological Review*, *57*(2), 94–107. <https://doi.org/10.1037/h0058559>
- Ettlinger, G., & Wilson, W. A. (1990). Cross-modal performance: behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms. *Behavioural Brain Research*, *40*(3), 169–192. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(90\)90075-P](https://doi.org/10.1016/0166-4328(90)90075-P)
- Fanselow, M. S., & Lester, L. S. (1988). A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. En *Evolution and learning* (pp. 185–212). Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Fenu, S., Bassareo, V., & Di Chiara, G. (2001). A Role for Dopamine D1 Receptors of the Nucleus Accumbens Shell in Conditioned Taste Aversion Learning. *The Journal of Neuroscience*, *21*(17), 6897–6904. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-17-06897.2001>
- Finlay, B. L., Hinz, F., & Darlington, R. B. (2011). Mapping behavioural evolution onto brain evolution: the strategic roles of conserved organization in individuals and species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1574), 2111–2123. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0344>

- Flagel, S. B., Clark, J. J., Robinson, T. E., Mayo, L., Czuj, A., Willuhn, I., Akers, C. A., Clinton, S. M., Phillips, P. E. M., & Akil, H. (2011). A selective role for dopamine in stimulus–reward learning. *Nature*, *469*(7328), 53–57. <https://doi.org/10.1038/nature09588>
- Foree, D. D., & LoLordo, V. M. (1973). Attention in the pigeon: Differential effects of food-getting versus shock-avoidance procedures. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *85*(3), 551–558. <https://doi.org/10.1037/h0035300>
- Fornito, A., Zalesky, A., & Breakspear, M. (2015). The connectomics of brain disorders. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(3), 159–172. <https://doi.org/10.1038/nrn3901>
- Freeman, K. B., & Riley, A. L. (2009). The origins of conditioned taste aversion learning: A historical analysis. En S. Reilly & T. R. Schachtman (Eds.), *Conditioned taste aversion: Behavioral and neural processes* (pp. 9–33). Oxford University Press.
- Freitas, L., Henry, J. E., Kelley, M. E., & Tonneau, F. (2020). The effects of stimulus pairings on autistic children’s vocalizations: Comparing forward and backward pairings. *Behavioural Processes*, *179*. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104213>
- Fricke, H., Hissmann, K., Schauer, J., Erdmann, M., Moosa, M. K., & Plante, R. (2000). Biogeography of the Indonesian coelacanths. *Nature*, *403*(6765), 38–38. <https://doi.org/10.1038/47400>
- Garcia, J., & Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, *4*(1), 123–124. <https://doi.org/10.3758/BF03342209>
- Garner, A. R., & Keller, G. B. (2022). A cortical circuit for audio-visual predictions. *Nature Neuroscience*, *25*(1), 98–105. <https://doi.org/10.1038/s41593-021-00974-7>

- Gillis, Z. S., & Morrison, S. E. (2019). Sign Tracking and Goal Tracking Are Characterized by Distinct Patterns of Nucleus Accumbens Activity. *eneuro*, 6(2).
<https://doi.org/10.1523/ENEURO.0414-18.2019>
- Goltz, J., Grossberg, M., & Etemadpour, R. (2019). Exploring simple neural network architectures for eye movement classification. *Proceedings of the 11th ACM Symposium on Eye Tracking Research & Applications*, 1–5. <https://doi.org/10.1145/3314111.3319813>
- Haber, S. N., & Fudge, J. L. (1997). The Interface Between Dopamine Neurons and the Amygdala: Implications for Schizophrenia. *Schizophrenia Bulletin*, 23(3), 471–482.
<https://doi.org/10.1093/schbul/23.3.471>
- Hamzei, F., Liepert, J., Dettmers, C., Weiller, C., & Rijntjes, M. (2006). Two different reorganization patterns after rehabilitative therapy: An exploratory study with fMRI and TMS. *NeuroImage*, 31(2), 710–720. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.035>
- Heimler, B., Striem-Amit, E., & Amedi, A. (2015). Origins of task-specific sensory-independent organization in the visual and auditory brain: neuroscience evidence, open questions and clinical implications. *Current Opinion in Neurobiology*, 35, 169–177.
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.09.001>
- Hinde, R. A., & Stevenson-Hinde, J. (1973). *Constraints on Learning: Limitations and Predispositions*. Academic Press.
- Hinton, G. E. (1992). How Neural Networks Learn from Experience. *Scientific American*, 267(3), 144–151. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0992-144>

- Hogan, J. A. (1988). *Cause and Function in the Development of Behavior Systems* (pp. 63–106).
https://doi.org/10.1007/978-1-4684-5421-5_3
- Huang, Y., Yu, S., Wilson, G., Park, J., Cheng, M., Kong, X., Lu, T., & Kong, J. (2021). Altered Extended Locus Coeruleus and Ventral Tegmental Area Networks in Boys with Autism Spectrum Disorders: A Resting-State Functional Connectivity Study. *Neuropsychiatric Disease and Treatment, Volume 17*, 1207–1216. <https://doi.org/10.2147/NDT.S301106>
- Hubbard, T. L. (1993). Cross-Modality Matching in Memory Psychophysics: Brightness and Loudness. *Perceptual and Motor Skills, 76*(3_suppl), 1339–1357.
<https://doi.org/10.2466/pms.1993.76.3c.1339>
- Hull, C. L. (1945). The place of innate individual and species differences in a natural-science theory of behavior. *Psychological Review, 52*(2), 55–60. <https://doi.org/10.1037/h0056383>
- Iliescu, A. F., Dwyer, D. M., & Honey, R. C. (2020). Individual differences in the nature of conditioned behavior across a conditioned stimulus: Adaptation and application of a model. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition, 46*(4), 460–469.
<https://doi.org/10.1037/xan0000270>
- Jackson, S. M., Lo, G. K.-H., MacPherson, K., Martin, G. K., & Roberts, W. A. (2020). Information preferences across species: Pigeons, rats, and dogs. *Behavioural Processes, 170*, 104016. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.104016>
- Jennings, D. J., Bonardi, C., & Kirkpatrick, K. (2007). Overshadowing and stimulus duration. *Journal of experimental psychology. Animal behavior processes, 33*(4), 464–475.
<https://doi.org/10.1037/0097-7403.33.4.464>

- Kaas, J. H. (2004). Evolution of the Large, Complex Sensorimotor Systems of Anthropoid Primates. *International Journal of Comparative Psychology, 17*(1).
<https://doi.org/10.46867/IJCP.2004.17.01.04>
- Kasties, N., Starosta, S., Güntürkün, O., & Stüttgen, M. C. (2016). Neurons in the pigeon caudolateral nidopallium differentiate Pavlovian conditioned stimuli but not their associated reward value in a sign-tracking paradigm. *Scientific Reports, 6*(1).
<https://doi.org/10.1038/srep35469>
- Kiefer, S. W. (1985). Neural Mediation of Conditioned Food Aversions ^a. *Annals of the New York Academy of Sciences, 443*(1), 100–109. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1985.tb27066.x>
- Killeen, P. R. (2001). The Four Causes of Behavior. *Current Directions in Psychological Science, 10*(4), 136–140. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.00134>
- Kleim, J. A., & Jones, T. A. (2008). Principles of Experience-Dependent Neural Plasticity: Implications for Rehabilitation After Brain Damage. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research, 51*(1). [https://doi.org/10.1044/1092-4388\(2008/018\)](https://doi.org/10.1044/1092-4388(2008/018))
- Kolb, B., & Whishaw, I. Q. (1998). Brain Plasticity and Behavior. *Annual Review of Psychology, 49*(1), 43–64. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.49.1.43>
- Konishi, M. (1985). Birdsong: From Behavior to Neuron. *Annual Review of Neuroscience, 8*(1), 125–170. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.08.030185.001013>
- Lalanne, C., & Lorenceau, J. (2004). Crossmodal integration for perception and action. *Journal of Physiology-Paris, 98*(1–3), 265–279. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2004.06.001>

- Laude, J. R., Pattison, K. F., & Zentall, T. R. (2012). Hungry pigeons make suboptimal choices, less hungry pigeons do not. *Psychonomic Bulletin & Review*, *19*(5), 884–891.
<https://doi.org/10.3758/s13423-012-0282-2>
- Leopold, D. A., & Rhodes, G. (2010). A comparative view of face perception. *Journal of Comparative Psychology*, *124*(3), 233–251. <https://doi.org/10.1037/a0019460>
- Liepert, J., Restemeyer, C., Kucinski, T., Zittel, S., & Weiller, C. (2005). Motor Strokes. *Stroke*, *36*(12), 2648–2648. <https://doi.org/10.1161/01.STR.0000189629.10603.02>
- Logan, C. J., Avin, S., Boogert, N., Buskell, A., Cross, F. R., Currie, A., Jelbert, S., Lukas, D., Mares, R., Navarrete, A. F., Shigeno, S., & Montgomery, S. H. (2018). Beyond brain size: Uncovering the neural correlates of behavioral and cognitive specialization. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *13*, 55–89. <https://doi.org/10.3819/CCBR.2018.130008>
- Logue, A. W. (1979). Taste aversion and the generality of the laws of learning. *Psychological Bulletin*, *86*(2), 276–296. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.86.2.276>
- London, M., Schreibman, A., Häusser, M., Larkum, M. E., & Segev, I. (2002). The information efficacy of a synapse. *Nature Neuroscience*, *5*(4), 332–340. <https://doi.org/10.1038/nn826>
- Mackintosh, N. J. (1976). Overshadowing and stimulus intensity. *Animal Learning & Behavior*, *4*(2), 186–192. <https://doi.org/10.3758/BF03214033>
- Marino, L. (2004). Cetacean Brain Evolution: Multiplication Generates Complexity. *International Journal of Comparative Psychology*, *17*(1).
<https://doi.org/10.46867/IJCP.2004.17.01.06>

- Markham, J. A., & Greenough, W. T. (2004). Experience-driven brain plasticity: beyond the synapse. *Neuron Glia Biology*, *1*(4), 351–363. <https://doi.org/10.1017/S1740925X05000219>
- Marks, L. E. (1988). Magnitude estimation and sensory matching. *Perception & Psychophysics*, *43*(6), 511–525. <https://doi.org/10.3758/BF03207739>
- Marks, L. E., Szczesiul, R., & Ohlott, P. (1986). On the cross-modal perception of intensity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *12*(4), 517–534. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.12.4.517>
- Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *71*(2, Pt.2), 1–25. <https://doi.org/10.1037/h0029144>
- Martínez-Sanchis, S. (2014). Neurobiological foundations of multisensory integration in people with autism spectrum disorders: the role of the medial prefrontal cortex. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00970>
- Martuzzi, R., Murray, M., Michel, C., Thiran, J., Maeder, P., Clarke, S., & Meuli, R. (2007). Multisensory interactions within human primary cortices revealed by BOLD dynamics. *Cerebral cortex*, *17*(7), 1672–1679. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhl077>
- McClelland, J. L., Rumelhart, D. E., & Hinton, G. E. (1988). The Appeal of Parallel Distributed Processing. En *Readings in Cognitive Science* (pp. 52–72). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-1446-7.50010-8>
- McNamara, K. J. (1986). A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology*, *60*(1), 4–13. <https://doi.org/10.1017/S0022336000021454>

Michael, J. (2021). What do we mean when we talk about “structure/function” relationships?

Advances in Physiology Education, 45(4), 880–885.

<https://doi.org/10.1152/advan.00108.2021>

Mikulka, P. J., Pitts, E., & Philput, C. (1982). Overshadowing not potentiation in taste aversion conditioning. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 20(2), 101–104.

<https://doi.org/10.3758/BF03330094>

Miles, C. G. (1969). A demonstration of overshadowing in operant conditioning. *Psychonomic Science*, 16(3), 139–140. <https://doi.org/10.3758/BF03336340>

Miller, V. (1984). Selective association learning in the rat: Generality of response system.

Learning and Motivation, 15(1), 58–84. [https://doi.org/10.1016/0023-9690\(84\)90016-X](https://doi.org/10.1016/0023-9690(84)90016-X)

Miller, V., & Domjan, M. (1981). Specificity of cue to consequence in aversion learning in the rat: Control for US-induced differential orientations. *Animal Learning & Behavior*, 9(3), 339–345. <https://doi.org/10.3758/BF03197841>

Mineka, S., & Öhman, A. (2002). Phobias and preparedness: the selective, automatic, and encapsulated nature of fear. *Biological Psychiatry*, 52(10), 927–937.

[https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(02\)01669-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(02)01669-4)

Mossio, M., Montévil, M., & Longo, G. (2016). Theoretical principles for biology: Organization. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 122(1), 24–35.

<https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2016.07.005>

Nilsson, S. (2011). Comparative anatomy of the autonomic nervous system. *Autonomic Neuroscience*, 165(1), 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.autneu.2010.03.018>

- Odling-Smee, F. J. (1978). The Overshadowing of Background Stimuli: Some Effects of Varying Amounts of Training and UCS Intensity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 30(4), 737–746. <https://doi.org/10.1080/14640747808400698>
- Ojeda-Aguilar, Y. L., Burgos Triano, J., García-Leal, Ó., & Buriticá, J. (2023). Ensombrecimiento posterior al preentrenamiento de cada EC en redes neurales artificiales y ratas. *Acta Comportamentalia*, 31(3), 441–465. <https://doi.org/10.32870/ac.v31i3.86449>
- Oristaglio, J., Hyman West, S., Ghaffari, M., Lech, M. S., Verma, B. R., Harvey, J. A., Welsh, J. P., & Malone, R. P. (2013). Children with autism spectrum disorders show abnormal conditioned response timing on delay, but not trace, eyeblink conditioning. *Neuroscience*, 248, 708–718. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.06.007>
- Palm, L. J., & Powell, R. W. (1985). Crows and pigeons differ under autoshaping. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 23(4), 430–432. <https://doi.org/10.3758/BF03330206>
- Papini, M. R. (2002). Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109(1), 186–201. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.109.1.186>
- Papini, M. R. (2020). *Comparative Psychology*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781003080701>
- Pavlov, I. (1927). *Conditioned reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex*. Oxford University Press.
- Powell, P. S., Travers, B. G., Klinger, L. G., & Klinger, M. R. (2016). Difficulties with multi-sensory fear conditioning in individuals with autism spectrum disorder. *Research in Autism Spectrum Disorders*, 25, 137–146. <https://doi.org/10.1016/j.rasd.2016.02.008>

- Pribram, K. H. (1985). Comparative neurology and the evolution of behavior. En A. Roe & G. G. Simpson (Eds.), *Behavior and evolution* (pp. 140–164). Yale University Press.
- Pulvermüller, F., Tomasello, R., Henningsen-Schomers, M. R., & Wennekers, T. (2021). Biological constraints on neural network models of cognitive function. *Nature Reviews Neuroscience*, 22(8), 488–502. <https://doi.org/10.1038/s41583-021-00473-5>
- Raff, R. A., & Kaufman, T. C. (1991). *Embryos, genes, and evolution: The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change*. Indiana University Press.
- Ratcliffe, J. M., Fenton, M. B., & Galef, B. G. (2003). An exception to the rule: common vampire bats do not learn taste aversions. *Animal Behaviour*, 65(2), 385–389. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2059>
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II* (pp. 64–99). Appleton-Century-Crofts.
- Revusky, S., & Garcia, J. (1970). *Learned Associations Over Long Delays* (pp. 1–84). [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60429-6](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60429-6)
- Riek, S., & Woolley, D. (2005). Hierarchical organisation of neuro-anatomical constraints in interlimb coordination. *Human Movement Science*, 24(5–6), 798–814. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2005.10.002>
- Riley, A. L., & Freeman, K. B. (2004). Conditioned taste aversion: a database. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 77(3), 655–656. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2004.01.002>

- Ronga, I., Valentini, E., Mouraux, A., & Lannetti, D. (2013). Novelty is not enough: laser-evoked potentials are determined by stimulus saliency, not absolute novelty. *Journal of Neurophysiology*, *109*(3), 692–701. <https://doi.org/10.1152/jn.00464.2012>
- Rosenblueth, A., & Wiener, N. (1945). The Role of Models in Science. *Philosophy of Science*, *12*(4), 316–321. <https://doi.org/10.1086/286874>
- Saczynski, J. S., Sigurdsson, S., Jonsdottir, M. K., Eiriksdottir, G., Jonsson, P. V., Garcia, M. E., Kjartansson, O., Lopez, O., van Buchem, M. A., Gudnason, V., & Launer, L. J. (2009). Cerebral Infarcts and Cognitive Performance. *Stroke*, *40*(3), 677–682. <https://doi.org/10.1161/STROKEAHA.108.530212>
- Sadtler, P. T., Quick, K. M., Golub, M. D., Chase, S. M., Ryu, S. I., Tyler-Kabara, E. C., Yu, B. M., & Batista, A. P. (2014). Neural constraints on learning. *Nature*, *512*(7515), 423–426. <https://doi.org/10.1038/nature13665>
- Sánchez, J. M., Galeazzi, J. M., & Burgos, J. E. (2010). Some structural determinants of Pavlovian conditioning in artificial neural networks. *Behavioural Processes*, *84*(1), 526–535. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.01.018>
- Sanes, J. R., & Scheller, R. H. (1998). Synapse formation: a molecular perspective. In *Molecular and Cellular Approaches to Neural Development* (pp. 179–219). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195111668.003.0005>
- Schindler, C. W., & Weiss, S. J. (1985). Modification of a stimulus-reinforcer interaction by blocking. *Behavioural Processes*, *11*(2), 123–130. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(85\)90054-3](https://doi.org/10.1016/0376-6357(85)90054-3)

- Schwartz, B. (1974). On going back to nature: a review of seligman and hager's biological boundaries of learning. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *21*(1), 183–198. <https://doi.org/10.1901/jeab.1974.21-183>
- Seidenberg, M. S. (1993). Connectionist Models and Cognitive Theory. *Psychological Science*, *4*(4), 228–235. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00266.x>
- Seligman, M. E. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, *77*(5), 406–418. <https://doi.org/10.1037/h0029790>
- Seligman, M., & Hager, J. L. (1972). *Biological boundaries of learning*. Appleton-Century-Crofts.
- Shams, L., & Kim, R. (2010). Crossmodal influences on visual perception. *Physics of Life Reviews*, *7*(3), 269–284. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2010.04.006>
- Shapiro, K. L., & LoLordo, V. M. (1982). Constraints on Pavlovian conditioning of the pigeon: Relative conditioned reinforcing effects of red-light and tone CSs paired with food. *Learning and Motivation*, *13*(1), 68–80. [https://doi.org/10.1016/0023-9690\(82\)90029-7](https://doi.org/10.1016/0023-9690(82)90029-7)
- Shelton, F. de N. A. P., Volpe, B. T., & Reding, M. (2001). Motor Impairment as a Predictor of Functional Recovery and Guide to Rehabilitation Treatment After Stroke. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *15*(3), 229–237. <https://doi.org/10.1177/154596830101500311>
- Shettleworth, S. J. (1972). *Constraints on Learning* (pp. 1–68). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60006-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60006-6)

- Shumway, C. A. (2008). Habitat Complexity, Brain, and Behavior. *Brain, Behavior and Evolution*, 72(2), 123–134. <https://doi.org/10.1159/000151472>
- Silva, F. J. (2018). The puzzling persistence of “neutral” conditioned stimuli. *Behavioural Processes*, 157, 80–90. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.07.004>
- Soori, M., Arezoo, B., & Dastres, R. (2023). Artificial intelligence, machine learning and deep learning in advanced robotics, a review. *Cognitive Robotics*, 3, 54–70. <https://doi.org/10.1016/j.cogr.2023.04.001>
- Sosa, R. (2024). Beyond belongingness: Rethinking innate behavioral predispositions, learning constraints, and cognitive capacities. *Adaptive Behavior*, 32(1), 71–93. <https://doi.org/10.1177/10597123221097451>
- Sosa, R. (2025). The adaptive value of behavioral inhibition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 63, 101523. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2025.101523>
- Sosa, R., & Alcalá, E. (2022). The nervous system as a solution for implementing closed negative feedback control loops. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 117(3), 279–300. <https://doi.org/10.1002/jeab.736>
- Sosa, R., Mata-Luévanos, J., & Buenrostro-Jáuregui, M. (2021). The Role of the Lateral Habenula in Inhibitory Learning from Reward Omission. *eneuro*, 8(3). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0016-21.2021>
- Stein, B. E., & Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. The MIT Press.
- Striedter, G. F. (2005). *Principles of brain evolution*. Sinauer Associates.

- Ströckens, F., Neves, K., Kirchem, S., Schwab, C., Herculano-Houzel, S., & Güntürkün, O. (2022). High associative neuron numbers could drive cognitive performance in corvid species. *Journal of Comparative Neurology*, *530*(10), 1588–1605. <https://doi.org/10.1002/cne.25298>
- Sumiya, M., Okamoto, Y., Koike, T., Tanigawa, T., Okazawa, H., Kosaka, H., & Sadato, N. (2020). Attenuated activation of the anterior rostral medial prefrontal cortex on self-relevant social reward processing in individuals with autism spectrum disorder. *NeuroImage: Clinical*, *26*. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2020.102249>
- Takigasaki, T. (1995). Overshadowing between two contextual stimuli in rats. *Japanese Psychological Research*, *37*(4), 247–251. <https://doi.org/10.4992/psycholres1954.37.247>
- Terrace, H. S. (1984). Animal Learning, Ethology, and Biological Constraints. En *The Biology of Learning* (pp. 15–45). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70094-1_2
- Theodor, L. H., & Kamin, L. J. (1965). *Conditioning to the elements of a compound stimulus as a function of the intensity of one of the elements*. McMaster University.
- Thorndike, E. L., & Lorge, I. (1935). The influence of relevance and belonging. *Journal of Experimental Psychology*, *18*(5), 574–584. <https://doi.org/10.1037/h0063132>
- Timberlake, W. (1994). Behavior systems, associationism, and Pavlovian conditioning. *Psychonomic Bulletin & Review*, *1*(4), 405–420. <https://doi.org/10.3758/BF03210945>
- Top Jr., D. N., Stephenson, K. G., Doxey, C. R., Crowley, M. J., Kirwan, C. B., & South, M. (2016). Atypical Amygdala Response to Fear Conditioning in Autism Spectrum Disorder.

Biological Psychiatry: Cognitive Neuroscience and Neuroimaging, 1(4), 308–315.

<https://doi.org/10.1016/j.bpsc.2016.01.008>

Treviño, M., & Gutiérrez, R. (2007). Las bases celulares de las oscilaciones neuronales. *Salud Mental*, 30(2), 11–18. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=58230202>

Veit, L., Pidpruzhnykova, G., & Nieder, A. (2015). Associative learning rapidly establishes neuronal representations of upcoming behavioral choices in crows. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(49), 15208–15213.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1509760112>

Vogel, E. H., Soto, F. A., Castro, M. E., & Solar, P. A. (2006). Modelos matemáticos del condicionamiento clásico: evolución y desafíos actuales. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 38(2), 215–243.

http://pepsic.bvsalud.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-05342006000200001&lng=pt&tlng=es.

von Eugen, K., Tabrik, S., Güntürkün, O., & Ströckens, F. (2020). A comparative analysis of the dopaminergic innervation of the executive caudal nidopallium in pigeon, chicken, zebra finch, and carrion crow. *Journal of Comparative Neurology*, 528(17), 2929–2955.

<https://doi.org/10.1002/cne.24878>

Wang, X., Guo, X., Chen, L., Liu, Y., Goldberg, M. E., & Xu, H. (2016). Auditory to Visual Cross-Modal Adaptation for Emotion: Psychophysical and Neural Correlates. *Cerebral Cortex*. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv321>

Weiss, S. J. (2012). Selective Associations. En *Encyclopedia of the Sciences of Learning* (pp. 2983–2987). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1428-6_1040

- Weiss, S. J., & Panlilio, L. V. (1999). Blocking a Selective Association in Pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *71*(1), 13–24. <https://doi.org/10.1901/jeab.1999.71-13>
- Westbrook, R. F., & Miles, C. G. (1970). The effect of a fading procedure upon the acquisition of control by an overshadowed auditory feature. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *13*(2), 179–185. <https://doi.org/10.1901/jeab.1970.13-179>
- Wilcoxon, H. C., Dragoin, W. B., & Kral, P. A. (1971). Illness-Induced Aversions in Rat and Quail: Relative Salience of Visual and Gustatory Cues. *Science*, *171*(3973), 826–828. <https://doi.org/10.1126/science.171.3973.826>
- Wright, J. M. von. (1970). Cross-Modal Transfer and Sensory Equivalence. *Scandinavian Journal of Psychology*, *11*(1), 21–30. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.1970.tb00713.x>
- Young, J. Z. (1966). Structure and function in the nervous systems of invertebrates. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *20*(5), 538. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(66\)90114-3](https://doi.org/10.1016/0013-4694(66)90114-3)
- Zador, A. M. (2019). A critique of pure learning and what artificial neural networks can learn from animal brains. *Nature Communications*, *10*(1), 3770. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11786-6>
- Zatorre, R. J., Fields, R. D., & Johansen-Berg, H. (2012). Plasticity in gray and white: neuroimaging changes in brain structure during learning. *Nature Neuroscience*, *15*(4), 528–536. <https://doi.org/10.1038/nn.3045>

Zentall, T. R., Smith, A. P., & Beckmann, J. (2019). Differences in rats and pigeons suboptimal choice may depend on where those stimuli are in their behavior system. *Behavioural Processes*, *159*, 37–41. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.11.012>

Zhou, S. K., Greenspan, H., Davatzikos, C., Duncan, J. S., Van Ginneken, B., Madabhushi, A., Prince, J. L., Rueckert, D., & Summers, R. M. (2021). A Review of Deep Learning in Medical Imaging: Imaging Traits, Technology Trends, Case Studies With Progress Highlights, and Future Promises. *Proceedings of the IEEE*, *109*(5), 820–838. <https://doi.org/10.1109/JPROC.2021.3054390>