

DIMORFISMO SEXUAL EN EL APRENDIZAJE

José María Calés de Juan

Departamento de Psicobiología.

Universidad Nacional de Educación a Distancia. Madrid.

Introducción

El proceso de diferenciación sexual, que acontece durante la ontogenia, determina la aparición de diferencias morfológicas, fisiológicas y conductuales entre los machos y las hembras de una misma especie. En los mamíferos, este proceso depende de factores genéticos y epigenéticos, entre los que se encuentran los esteroides sexuales.

Durante el desarrollo embrionario, la presencia de un cromosoma Y induce la formación de los testículos desde el ovotestis indiferenciado, mientras que su ausencia determina la formación de los ovarios. Una vez formadas las gónadas, es la propia secreción testicular la responsable de la diferenciación sexual hacia macho, tanto del tracto reproductor masculino como del sistema nervioso y la conducta. En este sentido, el sexo hembra resulta ser el "sexo por defecto", especialmente durante las primeras etapas del proceso de diferenciación sexual, ya que se ha estimado que, al menos en la rata, el ovario no empieza a secretar estrógenos hasta el sexto día de vida extrauterina (Lamprecht y cols., 1976).

El punto de partida en la actual concepción sobre el proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso y la conducta es el trabajo de Phoenix y cols. del año 1959. Estos autores al estudiar la conducta sexual de cobayas machos y hembras cuyas madres habían sido androgenizadas con propionato de testosterona durante la gestación, comprobaron que, mientras que los machos eran capaces de desarrollar una conducta sexual normal y propia de su sexo cuando eran adultos, las hembras a las que se les había administrado testosterona en período adulto, no presentaban conducta lordótica y mostraban conducta de monta típica del macho. Estos resultados les llevaron a proponer que los andrógenos ejercían dos tipos de acción sobre el sistema nervioso y la conducta; una acción prenatal de tipo *diferenciador* sobre las estructuras y vías neurales implicadas en la conducta copulatoria y, posteriormente, una acción *activadora* sobre estas estructuras y vías previamente diferenciadas.

Aunque trabajos posteriores han indicado que esta acción diferenciadora puede acontecer también postnatalmente o perinatalmente, el descubrimiento de

Phoenix y cols. (1959) impulsó toda la investigación posterior sobre el proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso y la conducta a través de preguntas tales como: ¿Durante qué períodos actúan los esteroides gonadales?; ¿actúan realmente organizando y diferenciando el tejido neural?. Si esto es así, ¿existen receptores específicos en el sistema nervioso para los esteroides sexuales? ¿Cuáles son los mecanismos mediante los que los esteroides sexuales pueden producir la diferenciación sexual del sistema nervioso?. Y lo que para nuestro caso resulta más importante, si los esteroides gonadales diferencian el tejido neural, ¿tal diferenciación se produciría exclusivamente en aquellas estructuras o vías neurales implicadas en la conducta reproductora?, o lo que es lo mismo ¿existen otras conductas de carácter no reproductor que sean sexodimórficas? De ser así ¿tales conductas, en su expresión sexodimórfica, estarían controladas por los mismos mecanismos hormonales y de la misma manera que la conducta copulatoria?

Se puede decir sin temor a equivocarse que la investigación desarrollada sobre este tema en las tres últimas décadas no ha sido poco fructífera. Gracias a esta investigación proveniente de diversos campos científicos, a modo de índice, se sabe: 1) que existen receptores para esteroides gonadales en un amplio número de estructuras del sistema nervioso (Sar y Stumpt, 1972); 2) que los esteroides gonadales son realmente capaces de organizar y activar el tejido neural, aunque actualmente también se piensa en un tercer modo de acción denominado *reorganización* que acontece en época adulta (Arnold y Breedlove, 1985); 3) que la testosterona es metabolizada tanto en el tejido neural como en el periférico por dos vías; la vía de la 5α -reducción, mediante la que la testosterona es convertida en metabolitos androgénicos como la dihidrotestosterona (DHT), y la vía de las asomatatas, a través de la cual, la testosterona es metabolizada a estradiol (E) (Martini, 1978); 4) que la diferenciación sexual del sistema nervioso y la conducta depende de la acción diferenciadora del estradiol metabolizado en el tejido neural desde la testosterona, mientras que otros metabolitos no aromatizables como la DHT parecen tener poco o ningún efecto sobre tal proceso (McLusky y Naftolin, 1981). A pesar de ello, y en lo que a la conducta copulatoria del macho se refiere, la administración perinatal de testosterona o de E + DHT a machos neonatalmente castrados, se ha visto que resulta más efectiva que la administración de E aisladamente. (Ván der Schoot, 1980); 5) que existe una proteína plasmática, denominada alfa-feto-proteína que es captadora de estrógenos circulantes aunque no es afín con la testosterona plasmática (Núñez y cols., 1971). Esta proteína está presente en plasma en altas concentraciones durante los primeros días de vida postnatal y desaparece gradualmente en las primeras semanas de vida extrauterina, por lo que se le ha atribuido una función protectora de la desfeminización o masculinización en la hembra neonata; 6) que los esteroides gonadales diferencian estructuras neurales tanto del sistema nervioso central como del periférico (Segovia y Guillamón, 1982), y que esta diferenciación está funcionalmente orientada, pudiéndose hablar, al menos en la rata, de “sistemas neurales sexodimórficos” (Segovia y Guillamón, 1986); 7) que existe un amplio número de conductas no orientadas, aparentemente,

con la reproducción que presentan dimorfismo sexual, y que tal dimorfismo, al igual que en el caso de la conducta copulatoria, obedece a mecanismos hormonales similares. Aunque, si bien es cierto, en este caso las diferencias encontradas entre machos y hembras son de carácter cuantitativo más que cualitativo.

En relación a este último punto, se ha demostrado que en varias especies de mamíferos, especialmente en los roedores, machos y hembras difieren en conductas tales como la agresión, el juego, la actividad y la exploración, la ingesta de comida y la regulación del peso corporal, la preferencia a sabores dulces y salados, la forma de marcar el territorio, la reactividad al choque eléctrico y en una amplia gama de tareas de aprendizaje. (Para revisión ver Beatty, 1979; Goy y Mc Ewen, 1980; Guillamón y cols., 1988).

Trabajos realizados con posterioridad al de Phoenix y cols., (1959), han demostrado que las relaciones entre esteroides gonadales y sistema nervioso, en lo que a las conductas sexodimórficas se refiere, eran más complejas de lo que en un principio se pensaba (Goy y Mc Ewen, 1980). Esta circunstancia ha dado lugar al establecimiento de una tipología en la que se recogen las distintas formas de interacción. Así, se denominan conductas Tipo I a aquellas que necesitan para su expresión sexodimórfica de la presencia de esteroides gonadales tanto durante el desarrollo como posteriormente en la edad adulta. Son conductas Tipo I la conducta copulatoria del macho, la agresión, la ingesta y el control de peso corporal y la actividad y exploración. Otro tipo de conductas, las denominadas Tipo II, de las que es característica el bostezo del mono rhesus, necesitan exclusivamente de la presencia de esteroides gonadales en época adulta, mientras que la tercera relación, la que establece el tercer tipo de conductas (Tipo III) requiere de la presencia de hormonas sexuales únicamente durante los períodos de diferenciación sexual del sistema nervioso, no precisándose de la acción activadora de estas hormonas. Son características de este tipo de conductas la monta en el mono rhesus, la postura de orinar en el perro y determinadas tareas de aprendizaje como veremos seguidamente.

Una extensión lógica en el estudio de las diferencias de sexo en conductas no reproductoras ha sido el desarrollo de experimentos encaminados a demostrar la existencia de diferencias entre machos y hembras en situaciones de aprendizaje (Sánchez-Santed, 1991).

Durante las tres últimas décadas del presente siglo y paralelamente a los descubrimientos que se iban obteniendo en los diversos campos científicos encaminados al estudio de la diferenciación sexual del sistema nervioso, fueron surgiendo varios equipos de investigación que tenían por objeto comprobar la existencia de diferencias entre los sexos en tareas o procesos de aprendizaje y memoria. El resultado de tales investigaciones ha dado lugar a una vasta literatura al respecto que se caracteriza por una falta de sistematización en la investigación, por la existencia de una gran diversidad en cuanto al sentido de las diferencias de sexo en función de la tarea estudiada y del tipo de procedimiento y aparatos utilizados y

por una menor investigación, desde el punto de vista cuantitativo en comparación a otras conductas, sobre los mecanismos hormonales que controlan las diferencias sexuales encontradas en las diversas tareas estudiadas. (Para revisión ver Beatty, 1979; Goy y Mc Ewen, 1980; Guillamón y cols., 1988).

Ante este panorama, y con la intención de unificar explicaciones a tal diversidad, surgieron una serie de tentativas explicativas que han tenido la característica común de ser globales y unitarias, expresadas, la mayoría de ellas en términos de constructos como “emocionalidad” (Gray y cols., 1965; Gray, 1971 a y b), “reestructuración perceptual y cognitiva” (Broverman y cols., 1968) e “inteligencia o nivel energético” (Quadagno y cols., 1977).

En todo este marco explicativo, la postura más sorprendente ha venido expresada por William Beatty (1979), quien criticando la anterior manera de entender las diferencias sexuales en el aprendizaje, y basándose en que la hembra es más activa y explora más que el macho (Harrington, 1972; Archer, 1975), ha apuntado que todos los datos indican que el dimorfismo sexual en el aprendizaje es el resultado de la existencia de diferencias de sexo en la actividad y exploración que se manifiestan en las situaciones de aprendizaje. Esta forma de ver las cosas, y que ha sido tomada en consideración por algunos autores (p.e. Stewart y cols., 1975; Joseph y cols., 1978; Van Hest y cols., 1987), aunque diferente a las anteriormente citadas, guarda con todas ellas la coincidencia de intentar explicar las diferencias sexuales según una forma global y unitaria.

A pesar de que estas interpretaciones han gozado de una gran consideración, especialmente las que han entendido las diferencias en el aprendizaje en términos de diferencias en emocionalidad (Gray y cols., 1965; Gray, 1971 a y b) o en términos de diferencias en exploración o actividad (Beatty, 1979), la inspección de la literatura en lo que respecta al sentido de las diferencias entre machos y hembras, así como al control hormonal de las mismas, hace difícil sostener tales interpretaciones. Un ejemplo claro de esto es el caso de las diferencias sexuales en situaciones discriminativas reforzadas positivamente. Aspecto en el que hemos orientado nuestra investigación en los últimos años y sobre el que vertebremos el curso de esta ponencia.

Dimorfismo sexual en el aprendizaje discriminativo de la rata

La existencia de diferencias sexuales en tareas de discriminación espacial es un hecho ampliamente descrito en la literatura (ver para revisión, Beatty, 1979). La mayoría de los experimentos relativos a este tipo de discriminación se han realizado en laberintos complejos (McNemar y Stone, 1932; Barret y Ray, 1970; Stewart y cols., 1975; Krasnoff y Wenston, 1976), y en todos ellos se ha demostrado que la rata hembra presenta un mayor número de errores que los machos a lo largo del período de aprendizaje.

La superioridad de la rata macho para realizar tareas de discriminación espacial no parece depender del tipo de laberinto utilizado, ya que idénticas diferencias de sexo a las apuntadas para los laberintos complejos se han obtenido, en el periodo de adquisición, en laberintos simples en forma de "X" o "Y" (Tryon, 1931) y en las inversiones sucesivas de un hábito espacial llevadas a cabo en el laberinto en "T" (Wong y Judd, 1973).

Sin embargo, en el año 1975, Millar en un experimento sobre discriminación sucesiva en la caja de Skinner (programa múltiple de intervalo variable y extinción (MULT IV-EXT) encontró que, mientras que en la adquisición de la tarea la tasa de respuesta (Respuestas/minuto) diferencial entre los dos componentes del programa era idéntica para machos y hembras, en la inversión de la discriminación, las hembras no sólo presentaban una tasa diferencial mayor, sino que, además, alcanzaban el criterio antes que los machos.

La inexistencia de diferencias sexuales en la adquisición de situaciones discriminativas que implican una ausencia de condicionamiento espacial, también ha sido puesta de manifiesto en experimentos con ratas de ambos sexos sometidas a una tarea de discriminación simultánea en una caja de Skinner con dos palancas (Schulze, 1976), y en aquél de Valencia (1978) en el laberinto en "T" con el mismo tipo de discriminación.

Estos resultados que son difícilmente explicables en términos de una interpretación global y unitaria, hacen suponer, en un principio, que la rata macho presenta una superioridad en relación a la hembra para resolver tareas que impliquen un condicionamiento espacial mientras que, por el contrario, las hembras serían superiores a los machos en la inhibición de un aprendizaje previo en tareas discriminativas que no requieren de tal condicionamiento.

Esta interpretación que vertebra en torno al condicionamiento espacial, nos hizo pensar que podría ser algo contraria si se pudiera atender a las características inherentes a cada una de estas tareas. El análisis interno de las mismas nos llevó a establecer una distinción en cuanto al requerimiento espacial y a la existencia o ausencia de señales discriminativas en cada una de las tareas analizadas. De tal manera que los resultados que existían hasta el momento en la literatura sobre el dimorfismo sexual en el aprendizaje discriminativo podrían ser interpretados en términos de conductas señaladas y no señaladas más que en función de la ausencia o presencia de condicionamiento espacial.

El resultado de este análisis se refleja en la Tabla I.

Como puede comprobarse en la Tabla I el dimorfismo sexual en el aprendizaje discriminativo podría ser el resultado tanto de diferencias de sexo en la habilidad espacial como de dimorfismo sexual en la capacidad para discriminar en presencia o en ausencia de señales externas de tipo discriminativo.

Para resolver esta incógnita Guillamón, Valencia, Calés y Segovia (1986) realizaron un experimento sobre discriminación sucesiva condicional con ratas macho y

APRENDIZAJE DISCRIMINATIVO	INCLUYE	NO INCLUYE	D. SEXO
Espacial	Condic. Espacial	Señal Externa	$\sigma^{\circ} > \rho$
Simultáneo	Señal Externa	Condic. Espacial	$\sigma^{\circ} = \rho$ (Adquisición)
Sucesivo	Señal Externa	Condic. Espacial	$\sigma^{\circ} = \rho$ (Adquisición)
			$\sigma^{\circ} < \rho$ (Inversión)

TABLA I: Análisis interno de las características inherentes a cada tipo de discriminación teniendo en consideración el sentido del dimorfismo encontrado en ellas.

hembra en el laberinto en “T”, la cual requiere de una discriminación compleja visuo-espacial. Los resultados de este experimento demostraron que, en la adquisición, machos y hembras mostraban el mismo número de errores a lo largo del entrenamiento, y alcanzaban el criterio, establecido en el 90% de elecciones correctas durante 5 días consecutivos, al mismo tiempo, pudiendo ser obtenidos estos mismos resultados una semana más tarde en el período de readquisición, realizado con objeto de evaluar la retención de la tarea en ambos sexos. Además, en este mismo experimento, se pudo comprobar que, en el aprendizaje del problema invertido, las hembras mostraban una mejor ejecución que los machos, reflejada ésta en un menor número de errores y en una mayor rapidez en alcanzar el criterio establecido.

Estos resultados son de relevancia en la medida de que en la discriminación sucesiva condicional, que incluye: a) la existencia de un componente espacial, que caracteriza a aquellos experimentos de discriminación en los cuales los machos fueron superiores a las hembras y b) un componente de señal (estimular) propio de los experimentos en los que no se ha podido establecer la existencia de diferencias sexuales en la adquisición de la tarea, pero que, sin embargo, en la inversión del problema discriminativo las hembras muestran un aprendizaje superior a los machos, los resultados han sido idénticos a aquellos obtenidos en las tareas de discriminación simultánea y sucesiva y que presentan una ausencia absoluta de condicionamiento espacial (hembras igual a machos en la adquisición, hembras superiores a machos en la inversión de la tarea).

En función de estos resultados, concluimos (Guillamón y cols., 1986) que la discrepancia constatada en cuanto a la dirección de las diferencias de sexo entre tareas de discriminación espacial y no espacial era debida a la diferencia en la condición estimular externa entre ambos tipos de tareas, más que a diferencias en cuanto a la condición espacial, hipotetizando, en consecuencia, una mejor ejecución de los machos en la inhibición de la respuesta en tareas no señaladas y una

igualdad entre los dos sexos en tareas donde la emisión de la respuesta apropiada fuera dependiente de la presencia de estímulos discriminativos externos (tareas señaladas). Bajo esta hipótesis, la mejor ejecución de las hembras en la inversión del problema en tareas señaladas, sería el resultado de una mayor capacidad por parte de aquellas para inhibir la respuesta ante un estímulo al que previamente se había condicionado.

Además de estos resultados, en un segundo experimento se pudo demostrar que la peor ejecución de la rata macho en la inversión de la tarea de discriminación sucesiva condicional en el laberinto en "T" era dependiente de los niveles de testosterona presentes en el periodo postnatal temprano, ya que la androgenización de la hembra con propionato de testosterona (PT) dentro de las primeras 24 horas de vida postnatal y la castración del macho en el mismo período eran capaces de invertir el sentido del dimorfismo sexual mostrado por machos y hembras intactos en esta fase experimental (Guillamón y cols., 1986).

Si la hipótesis formulada por Guillamón y cols. (1986) es cierta, en la adquisición de una tarea discriminativa que se caracterizara por la ausencia de componentes espaciales y estímulos (señales) externos, los machos deberían presentar una mejor ejecución que las hembras a lo largo del periodo de aprendizaje.

Existe en la literatura una situación discriminativa de este tipo, esto es la discriminación entre ensayos reforzados (R) y no reforzados (N) según una secuencia alternante simple (RNRN...).

Esta secuencia alternante simple de refuerzo, permite el desarrollo de un patrón discriminativo consistente en mayores velocidades de ejecución después de los ensayos N que después de los R (Tyler y cols., 1953; Bloom y Capaldi, 1961; González y cols., 1966); y presentaba una considerable importancia en nuestro caso porque carece de un componente espacial, al igual que aquellos experimentos donde no se han obtenido diferencias sexuales en la adquisición (Millar, 1975; Schulze, 1976; Valencia, 1978), pero que en la inversión de la tarea discriminativa las hembras son superiores a los machos (Millar, 1975); y de un componente estimular externo (la situación estimular externa es idéntica al comienzo de los ensayos R que al comienzo de los N) como los experimentos de discriminación donde los machos fueron superiores a las hembras (Tryon, 1931; McNeman y Stone, 1932; Barret y Ray, 1970; Wong y Judd, 1973; Stewart y cols., 1975; Krasnoff y Wenston, 1976).

Para poner a prueba nuestra hipótesis formulada a partir de aquella de Guillamón y cols. en 1986, sometimos a ratas macho y hembra a esta escala de refuerzo en la caja de Skinner durante 21 días consecutivos a razón de 20 ensayos diarios (10 reforzados y 10 no reforzados alternados en secuencia simple RNRN...).

Los resultados arrojados por este experimento indicaron que la rata macho presentaba unas diferencias mayores entre los dos tipos de ensayos que las hembras (Calés y cols., 1988).

A pesar de estos resultados, que de forma precisa confirmaban la hipótesis de partida, decidimos, en un intento de robustecer aún más nuestra suposición, abordar el estudio del control organizador y activador por parte de los esteroides gonadales sobre esta diferencia de sexo.

Este estudio nos permitiría comprobar completamente nuestra hipótesis, en el sentido de que si nuestra afirmación era cierta (Guillamón y cols., 1986), el control hormonal de esta diferencia encontrada entre machos y hembras en la secuencia alternante simple de refuerzo en la caja de Skinner debería ser igual al obtenido en las tareas de discriminación espacial (consideradas como no señaladas) en el que se había demostrado que la superioridad de la rata macho dependía exclusivamente de la acción organizadora de las hormonas sexuales en época postnatal temprana, siendo despreciable o inexistente el efecto activador de estas hormonas en edad adulta. (Dawson y cols., 1975; Stewart y cols., 1975; Joseph y cols., 1978).

En esta fase de nuestra investigación realizamos dos experimentos. En el primero, dirigido a estudiar el efecto organizador, se compararon, en edad adulta (90 días de edad), ratas hembra androgenizadas en el primer día de vida postnatal con 1 mg de PT y machos orquidectomizados en el mismo periodo con machos y hembras no tratados hormonalmente a los que se les había provocado un simulacro de gonadectomía o se les había inyectado el vehículo del PT (aceite de sésamo), respectivamente. En el segundo experimento, encaminado a estudiar el efecto activador, se compararon hembras y machos gonadectomizados a los 80 días de edad con machos y hembras pseudogonadectomizados.

Los resultados de estos dos experimentos, demostraron que, al igual que en el caso de la discriminación espacial o de carácter no-señalado, la mayor discriminación de la rata macho entre ensayos R y N era dependiente exclusivamente de la acción organizadora de los esteroides sexuales en periodo postnatal temprano, resultando inexistente el efecto activador de estas hormonas en edad adulta, (Calés y cols., 1988).

Todos estos resultados indicaban, además, que el dimorfismo sexual encontrado por nosotros en las tareas discriminativas estudiadas obedecía a la existencia de diferencias de sexo en el proceso de aprendizaje y no al resultado de la expresión de las diferencias entre machos y hembras en actividad locomotora o exploración. Así, en el caso de la discriminación sucesiva condicional en el laberinto en "T" se obtuvo una diferencia de sexo después de la no existencia de la misma en el periodo de adquisición o readquisición y, además, el sentido de esta diferencia era el contrario al que cabría esperar según la hipótesis de la actividad o exploración (Beatty, 1979). En lo que respecta a la discriminación entre ensayos R y N, la diferencia de sexo encontrada por nosotros, tampoco podría ser interpretada bajo el dimorfismo sexual en actividad o exploración, ya que las mayores diferencias obtenidas en el macho entre ensayos R y N obedecía a los mayores tiempos de latencia mostrados por este sexo en los ensayos N con respecto a la hembra, siendo

similares las latencias en los ensayos R entre ambos sexos y, además porque el control hormonal de esta diferencia era distinto al encontrado en la conducta de actividad o exploración, en la que se sabe que los esteroides sexuales ejercen tanto un efecto activador como organizador. (Beatty, 1979).

Conclusiones

A raíz de estos resultados y atendiendo a otros existentes en la literatura como los relativos al dimorfismo sexual encontrado en la adquisición y extinción de tareas de evitación activa y pasiva (la rata macho adquiere mejor en la evitación pasiva y extingue mejor en la activa, mientras para la hembra es al contrario), así como en la extinción de la respuesta reforzada bajo refuerzo continuo (el macho extingue antes que la hembra), hemos ampliado y completado nuestra hipótesis, y así, en un intento de ordenar la literatura sobre el dimorfismo sexual en el aprendizaje hemos propuesto que la rata macho sería más eficiente que la hembra en tareas de aprendizaje que requirieran una inhibición de la respuesta, mientras que la hembra lo sería en aquellas tareas que requirieran una activación conductual en respuesta a estimulación aversiva o apetitiva y en situaciones donde fuera necesaria la supresión de la respuesta previamente adquirida bajo condiciones de discriminación estimular (Enríquez y cols., 1991; Calés y cols., 1992).

En otro orden de cosas, los experimentos disponibles que demuestran una acción diferenciadora de los esteroides sexuales han sido realizados utilizando un diseño básico que incluye a machos gonadectomizados y hembras androgenizadas en el período postnatal temprano. La interpretación de los resultados de estos experimentos, como los aquí reflejados, apunta a que es la testosterona la hormona responsable de la diferenciación sexual del macho para los procesos de aprendizaje. Sin embargo se sabe, como ya se apuntó en la introducción, que la testosterona es metabolizada en el tejido neural a dihidrotestosterona o a estradiol (Martini, 1978) y que el estradiol metabolizado desde la testosterona por la vía de la aromatización, es el agente responsable de la diferenciación sexual del macho (Mc Lusky y Naftolin, 1981). A pesar de ello, y aunque hay pocos trabajos en la literatura sobre el dimorfismo sexual en el aprendizaje que aborden si el proceso diferenciador del macho es debido a una acción directa de la testosterona o a los metabolitos derivados de ella por aromatización o reducción, algunos han indicado que la DHT tendría una función principal en el establecimiento de las diferencias entre machos y hembras en algunas tareas de aprendizaje. (Dawson y cols., 1975; Joseph y cols., 1978). Actualmente en nuestro laboratorio venimos abordando este problema y hasta el momento, utilizando un diseño combinado de hormonas y antihormonas (antiestrógeno tamoxifén y antiandrógeno acetato de cyproterona), hemos descubierto que existe una clara interacción entre los distintos metabolitos de la testosterona y el tipo de aprendizaje estudiado (Calés y cols., 1992; Sánchez-Santez y cols., en preparación).

Finalmente, los resultados que hemos aportado provienen de experimentos realizados con la especie rata. Sin embargo, creemos que la interpretación de estos resultados no debe circunscribirse a esta especie. Nuestra opinión se basa en que también ha sido demostrada la existencia de dimorfismo sexual en el sistema nervioso de otras especies de mamíferos incluida la nuestra y que los procesos de aprendizaje estudiados son comunes, al menos, a todos los mamíferos.

BIBLIOGRAFIA

ARCHER, J (1975). Rodent sex differences in emotional and behavior. *Behav. Biol.*, 14, 451-479.

ARNOLD, A.P. y BREEDLOVE, S.M. (1985) Organizational and activational effects of steroids on brain and behavior: a reanalysis. *Horm. Behav.*, 19, 469-498.

BARRET, R.J. y RAY, O.S. (1970). Behavior in the open field, Lashley III maze, shuttle-box, and Sidman avoidance as a function of strain, sex, and age. *Dev. Psychol.*, 3, 73-77.

BEATTY, W.W. (1979). Gonadal hormones and sex differences in non reproductive behaviors in rodents: organizational and activational influences. *Horm. Behav.*, 12, 112-163.

BLOOM, J.M. y CAPALDI, E.J. (1961). The behavior of rats in relation to complex patterns of partial reinforcement. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 54, 261-265.

BROVERMAN, D.M., KLAIBER, E.L., KOBAYASHI, Y. y VOGEL, W. (1968). Roles of activation and inhibition in sex differences in cognitive abilities. *Psychol. Rev.*, 75, 23-50.

CALES, J.M., SANCHEZ-SANTED, F., PEREZ-LASO, C., RODRIGUEZ-ZAFRA, M., SEGOVIA, S. Y GUILLAMON, A. (1992). Effects of early postnatal sex steroids on acquisition and extinction of a continuously reinforced lever-pressing response *Brain. Res. Bull.*, en prensa.

CALES, J.M., SEGOVIA, S., ENRIQUEZ, P. y GUILLAMON, A. (1988). Effects of early postnatal gonadal steroids on a single alternation response in discrete trials lever pressing. *Physiol. Behav.*, 43, 747-753.

DAWSON, J.L., CHEUNG, Y.M. y LAU, R.J.S. (1975). Developmental effect of neonatal sex hormones on spatial and activity skills in the white rat. *Biol. Psychol.* 3, 213-229.

ENRIQUEZ, P., CALES, J.M., SANCHEZ-SANTED, F. y GUILLAMON, A. (1991). Effects of early postnatal gonadal steroids on extinction of a continuously food-rewarded running response. *Physiol. Behav.*, 49, 57-61.

GONZALEZ, R.C., BAINBRIDGE, P. y BITTERMAN, M.E. (1966). Discrete-Trials lever pressing in the rat as a function of pattern of reinforcement, effortfulness of response and amount of reward. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 61, 110-122.

- GOY, R.N. y MC EWEN, B.S. (1980). *Sexual Differentiation of the Brain*. Cambridge, Massachussets: MIT Press.
- GRAY, J.A. (1971 a). Sex differences in emotional behaviour in mammals including man: Endocrine bases. *Acta Psychol.*, 37, 29-46.
- GRAY, J.A. (1971 b). *The Psychology of Fear and Stress*, New York, Mc Graw-Hill.
- GRAY, J.A., LEVINES, S., BROADHURST, P.L. (1965). Gonadal hormone injections in infancy and adult emotional behavior. *Anim. Behav.*, 13, 33-45.
- GUILLAMON, A., CALES, J.M. y ENRIQUEZ, P. (1988). Dimorfismo sexual en el aprendizaje. en Segovia, S. y Guillamón, A. (eds.) *Psicobiología del Desarrollo*. Ariel Psicología. Madrid.
- GUILLAMON, A., VALENCIA, A., CALES, J.M. y SEGOVIA, A. (1986). Effects of early postnatal gonadal steroids on the successive conditional discrimination reversal learning in the rat. *Physiol. Behav.*, 38, 845-849.
- HARRINGTON, G.M. (1972). Strain differences in open field behavior of the rat. *Psychon. Sci.*, 27, 51-53.
- JOSEPH, R., HESS, S. y BIRECREE, E. (1978). Effects of hormone manipulations and exploration on sex differences in maze learning. *Behav. Biol.*, 24, 364-377.
- KRASNOFF, A. y WENSTON, L.M. (1976). Puberal status and maze behavior in rats *Dev. Psychobiol.*, 9, 261-269.
- LAMPRECHT, S.A., KOHEN, F., AUSHER, J., ZOR, U. y LILNDNER, H. (1976). Hormonal stimulation of estradiol-17 beta release from the rat ovary during early postnatal development. *J. Endocrinol.*, 68, 343-344.
- MARTINI, L. (1978). Role of the metabolism of steroid hormones in the brain in sex differentiation and sexual maturation. en G. Dörner y M. Kawakami (eds.), *Hormones and Brain Development*, Elsevier, North-Holland Biomedical Press, 3-12. Amsterdam.
- MC LUSKY, N.J. y NAFTOLIN, F. (1981). Sexual differentiation of the central nervous system. *Science*, 211, 1294-1302.
- MC NEMAR, Q. y STONE, C.P. (1932). The sex differences in rats on three learning tasks. *J. Comp. Psychol.*, 14, 171-180.
- MILLAR, R.D. (1975). Free-Operant comparisons of wild and domestic norway rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 913-922.
- NUÑEZ, E., SAVU, L., ENGELMANN, F., BENASSAYAG, C., CREPY, O. y JAYLE, M.F. (1971). Origine embryonnaire de la proteine sesique fixant l'oes-tradiol chez la ratte impubère. *C.R. Acad Sci. Paris*, 273, 242-245.

PHOENIS, C.H., GOY, R.W. GERRALL, A.A. Y YOUNG, C.W. (1959). Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the female guinea pig. *Endocrinology*, 65, 369-382.

QUADAGNO, D.M., BRISCOE, R. y QUADAGNO, J.S. (1977). Effects of perinatal gonadal hormones on selected nonsexual behavior patterns: a critical assessment of the non human and human literature. *Psychol. Bull.*, 84, 62-80.

SANCHEZ-SANTED, F. (1991). *Estudio Comparado del Control Hormonal Organizador del Dimorfismo Sexual en dos Tareas de Aprendizaje*, Tesis Doctoral, UNED, Madrid.

SAR, M. y STUMPF, N.E. (1972). Celular localization of androgens in the brain and pituitary after the injection of tritiated testosterone, *Experimentia*, 28, 1364-1366.

SCHULZE, I. (1976). Sex differences in the acquisition of appetitively motivated learning in rats. *Physiol. Behav.*, 17, 19-22.

SEGOVIA, S. y GUILLAMON, A. (1982). Effects of sex steroids on the development of the vomeronasal organ in the rat. *Develop. Brain Res.* 5, 209-212.

SEGOVIA, S. y GUILLAMON, A. (1986). Effects of sex steroids on the development of the vomeronasal system in the rat. en W. Breipohl (ed.) *Ontogeny of olfaction*, Springer-Verlag, 35-41, Berlín.

STEWART, J., SKVARENINA, A. y POTTIER, J. (1975). Effects of neonatal androgens on open field and maze learning in the prepubescent and adult rat. *Physiol. Behav.*, 14, 291-295.

TRYON, R.C. (1931). Studies in individual differences in maze ability: II. The determination on individual differences by age, weight, sex and pigmentation. *J. Comp. Psychol.*, 12, 1-22.

TYLER, P.W., WORTZ, F.C. y BITTERMAN, M.F. (1953). The effect of random and alternating partial reinforcement on resistance to extinction in the rat *Am. J. Psychol.*, 66, 57-65.

VALENCIA, A. (1978). *Diferencias de Sexo y Raza en la Discriminación Simultánea y Sucesiva Condicional*. Memoria de Licenciatura. U.A.M., Madrid,

VAN DER SCHOOT, P. (1980). Effects of dihydrotestosterone and oestradiol on sexual differentiation in male rats. *J. Endocrinol.*, 84, 397-407.

VAN HEST, A., VAN HAAREN, F. y VAN DE POLL, N.E. (1987). Behavioral differences between male and female wistar rats in food rewarded leverholding. *Physiol. Behav.*, 39, 263-267.

WONG, R. y JUDD, M. (1973). Infantile handling and successive spatial reversal learning in rats. *Behav. Biol.*, 8, 391-398.