

# CONSERVACIÓN DE APRENDIZAJE EN PLANARIAS DESPUÉS DE SUFRIR DECAPITACIÓN Y REGENERACIÓN DEL TEJIDO NERVIOSO: UNA REVISIÓN DE LA CONTROVERSIA Y PERSPECTIVAS PARA EL FUTURO.

Juán Gefael Borrás, Hécto Fernández Nieto, Braís Piñeiro Fernández  
 e- mail: jgefaell@alumnos.uvigo.es, efigue22h@gmail.com, pineirobrais1a@gmail.com

## Resumen

Trabajo Zoología I:  
 Invertebrados no artrópodos.  
 Alumnos 2º Grado en Biología  
 Profesora:  
 - Fuencista Mariño Callejo  
 Facultad de Biología  
 Universidad de Vigo.

El presente artículo pretende ser una revisión introductoria a la investigación experimental pasada y presente acerca de la conservación del aprendizaje en planarias que previamente han sufrido decapitación y regeneración de la cabeza (de ahora en adelante, CADD, por Conservación del Aprendizaje Después de Decapitación). Para ello, y después de una breve introducción, en primer lugar tratamos de forma sucinta la biología del sistema nervioso de las planarias. A continuación, comentamos los trabajos pioneros de James V. McConnell en esta área de investigación, recalcando las múltiples polémicas que rodearon a su persona. Por último, exponemos brevemente la segunda generación de estudios en este tópico, que queda inaugurada con el trabajo de Shomrat y Levin (2013). Valoraremos de él las perspectivas que abre para llegar a comprender los mecanismos neurobiológicos que subyacen a dicho proceso.

**Palabras clave:** *planarias, aprendizaje, regeneración, neurobiología, McConnells*

## INTRODUCCIÓN

Hagamos un poco de ciencia-ficción e imaginemonos la siguiente situación: Fulanito se encuentra en una ciudad que no es la suya y quiere ir a visitar un monumento artístico del que desconoce la ubicación precisa. Toma un mapa, localiza el monumento y traza una ruta para ir a él desde el hotel en el que se aloja. A continuación, toma su cámara de fotos y se dirige a él. Finalmente, lo encuentra sin mayores problemas tras recorrer el camino marcado en el mapa.

Al cabo de un par de días en la ciudad, Fulanito recuerda perfectamente el trayecto desde el hotel al monumento, de forma tal que no necesita el mapa con las indicaciones para llegar al mismo. Podemos decir, pues, que Fulanito ha aprendido algo (la trayectoria desde el hotel al monumento) y ha retenido dicho aprendizaje.

Continuando con Fulanito, imaginémos ahora una situación un tanto más extravagante. Pongamos que nuestro protagonista tiene la capacidad de regenerar sus tejidos si estos se pierden, tal y como hacen estrellas de mar, salamandras u otros muchos animales. Imaginémos que en la propia ciudad que visita, Fulanito es atropellado por un camión y toda la parte anterior de su cuerpo, en particular su cabeza,

queda completamente destrozada. El médico del hospital al que acude decide, conociendo la capacidad autorregenerativa de Fulanito, amputar su cabeza, de modo que una nueva cabeza estará disponible en unos pocos días.

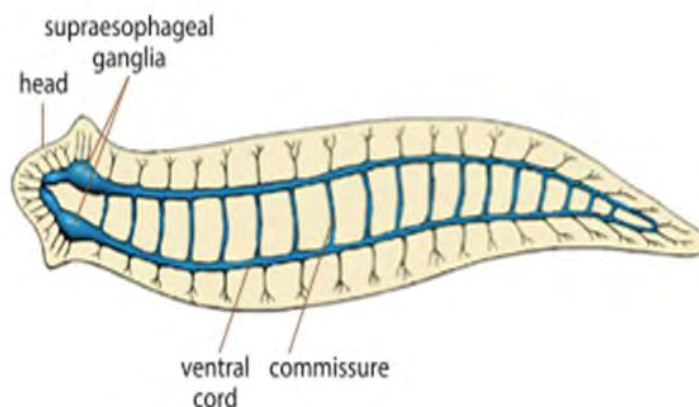
Pasado el tiempo de regeneración, el médico da el alta a Fulanito, que ahora dispone de una nueva cabeza. Fulanito vuelve al hotel en el que se hospeda y, cuando se dispone a marchar hacia su monumento preferido constata que, sin saber ni cómo ni por qué, recuerda perfectamente cómo llegar al mismo. Es decir, después de haber perdido su cabeza y haber regenerado una nueva, Fulanito ha conservado su aprendizaje.

Pues bien, salvando las distancias, algo parecido es lo que sucede con las planarias (clase *Turbellaria*, filo *Platyhelminthes*), según constata una nueva investigación publicada en *The Journal of Experimental Biology* (Shomrat y Levin, 2013). En el presente artículo comentaremos brevemente dicho hallazgo, no sin antes referirnos a los inicios de esta línea de investigación, que merecen la pena ser tratados debido a las particularidades de su principal adalid, James V. McConnell, que desarrolló su actividad académica en la Universidad de Michigan durante los años 60 del siglo pasado. También, y para ubicarnos correctamente en el problema, veremos brevemente la organización anatómica y funcional del sistema nervioso de los organismos de la clase a la que pertenecen las planarias: los Turbelarios. Sin más dilación, comencemos con este último punto.

### Organización anatómica y funcional del sistema nervioso en Turbelarios.

Los Turbelarios son una clase de animales de vida libre pertenecientes al filo de los Platelminfos (Díaz y Santos, 1998). A su vez, los Platelminfos, que además de los Turbelarios agrupan a otras tres clases (Tremátodos, Monogéneos y Cestodos), son organismos triblásticos (sus tejidos se derivan de tres hojas embrionarias), bilaterales (poseen un único plano de simetría), protóstomos (en el desarrollo el blastoporo da lugar a una boca), y acelomados (carecen de cavidades corporales; este término no da información taxonómica) (Hickman *et al.*, 1998).

En cuanto al sistema nervioso de los Turbelarios, este está formado por dos cordones nerviosos que comienzan en dos ganglios cerebroideos situados en la parte anterior del cuerpo. Además, estos dos cordones están unidos por varias comisuras que se organizan de forma transversal con respecto a los primeros (véase Figura 1). Por otro lado, como se espera de los organismos protóstomos, el grueso de los cordones nerviosos se sitúan en posición ventral.



**Figura 1.** Sistema nervioso de una planaria. En él pueden advertirse las características descritas más arriba. Tomado de Roth y Dicke (2013).

Debido a la incipiente cefalización que se da en las planarias, que provoca la emergencia de un par de ganglios cerebroideos para el procesamiento de la información sensorial, esta organización de sistema nervioso es considerada a menudo como la forma más primitiva de sistema nervioso en bilaterales (Roth y Dicke, 2013; Pagán, 2014). Sin embargo, todavía no están claras las relaciones filogenéticas de este sistema nervioso con el de otros filos de organismos (Pagán, 2014).

Por falta de espacio y por la relevancia que el estudio de la organización corporal de los platelmintos tiene hoy en día en los planes de estudio de Zoología de Invertebrados, remitimos al lector interesado en organización del sistema nervioso de las planarias, así como en sus relaciones filogenéticas con otros grupos, al libro de Pagán, *The first brain. The neuroscience of planarians* (2014), en el que se introducen estos tópicos para el autor lego. Vayamos ahora con la historia de la investigación en conservación del aprendizaje después de decapitación (CADD).

### **Antecedentes históricos de la investigación en CADD: el caso de James V. McConnell.**

Nos situamos entre finales de los años 50 y principios de los 60 del siglo pasado. Poco después de la lectura de su tesis doctoral, en la que demostraba la existencia de condicionamiento clásico o pavloviano en planarias, James V. McConnell (1925-1990) comenzó una serie de experimentos que, por diversos motivos, pasaron a la historia de la neurobiología reciente (Morange, 2006). Estos experimentos tenían como fin poner a prueba si los aprendizajes pavlovianos que McConnell acababa de demostrar que experimentaban las planarias podían conservarse después de que estas hubieran sido seccionadas por la mitad y hubieran regenerado sus tejidos.

En efecto, debido a sus sorprendentes cualidades regenerativas, así como a otras propiedades de su biología básica, las planarias son empleadas (y ya lo eran entonces) como organismo modelo para el estudio de la regeneración de tejidos (para una revisión del estudio de la regeneración tisular en planarias, así como de las perspectivas de uso de este modelo en el futuro, véase Newmark y Sánchez Alvarado, 2002). En particular, las planarias son un excelente organismo modelo para el estudio de la regeneración del sistema nervioso. Por tanto, la idea de McConnell consistía en testar si existía algún tipo de aprendizaje que sobreviviese a dicha regeneración. De acuerdo a su formación académica en psicología, decidió emplear como modelo de aprendizaje el condicionamiento clásico, con el que, como hemos dicho, había trabajado también durante su doctorado. Pero, ¿qué es exactamente el condicionamiento clásico?

El aprendizaje pavloviano o condicionamiento clásico debe su nombre al psicofisiólogo ruso de principios de siglo XX Iván Pavlov (1849-1936). Consiste básicamente en la asociación de un estímulo neutro (estímulo condicionado o EC) a otro estímulo (estímulo incondicionado o EI) que es capaz de desencadenar una respuesta innata y estereotipada en un organismo (respuesta incondicionada o RI), de forma tal que tras una serie de ensayos de exposición conjunta a ambos, el estímulo neutro es capaz de desencadenar en el organismo dicha respuesta innata por sí solo. En estas situaciones, a la respuesta se la pasa a denominar RC o respuesta condicionada. Pongamos el ejemplo típico con el cual Pavlov descubrió el condicionamiento clásico mientras investigaba la fisiología del sistema digestivo en mamíferos (para una descripción más detallada del contexto de descubrimiento del condicionamiento clásico por Pavlov véase Russell, 1983).

Imaginemos un perro al cual se le presenta un cuenco con pienso. En esta situación, el perro

comenzará a salivar una vez lo observe. De acuerdo con el esquema anterior, dicha salivación se considera una respuesta incondicionada (RI), ya que surge de manera innata (no aprendida) en el perro al presenciar la comida. Por otro lado, al cuenco con el pienso presentado al perro se le denomina estímulo incondicionado (EI), ya que es aquel cuya presentación desencadena en el perro la RI. Pues bien, si durante un experimento hacemos sonar una campana o cualquier estímulo neutro justo antes de la presentación del EI, llegará un momento en el que la sola presentación del sonido de la campana hará salivar al perro de la misma forma en la que inicialmente lo hacía el cuenco de comida. La situación final con la que nos encontramos es que hemos conseguido que un estímulo cualquiera desencadene el tipo de respuesta que inicialmente solo generaba un tipo muy particular de estímulo. (Para una revisión más en detalle del aprendizaje pavloviano o condicionamiento clásico, así como sus distintos tipos y características, véase, por ejemplo, Ardila, 2001). Ahora que tenemos una idea aproximada de lo que es el condicionamiento clásico, volvamos a los experimentos de McConnell.

En efecto, McConnell confirmó que los aprendizajes a los que sometía a sus planarias podían mantenerse después de que estas fueran seccionadas y sus tejidos regenerados. De hecho, confirmó la hipótesis de la permanencia del aprendizaje incluso para aquellos casos en los que la regeneración se producía a partir de los tejidos de la parte posterior del animal, es decir, aquellos casos en los que el "cerebro" (hablando con propiedad, los ganglios cerebroideos) se regeneraba de novo (McConnell, *et al.*, 1959; McConnell, 1966). Es más, en algunos casos la conservación del aprendizaje era mayor en el animal regenerado a partir de la parte posterior que el generado a partir de la anterior (McConnell, 1966).

Continuando con la misma línea de investigación, eventualmente McConnell llegó a hallar que planarias (que son conocidas por su canibalismo) no entrenadas podían adquirir un aprendizaje pavloviano aversivo simplemente devorando a ejemplares que sí habían sido entrenados en dicho tipo de aprendizaje (McConnell, 1962). Para explicar la transmisión del aprendizaje a través de la ingesta, el informe experimental que detallaba este último estudio, publicado en *The Journal of Neuropsychiatry*, proponía la hipótesis de que este podía transferirse a través de las moléculas de ARN, que causarían cambios en otras entidades moleculares más relacionadas directamente con el aprendizaje y la memoria (McConnell, 1962 y 1966; Byrne, 1970; citado en Smalheiser, *et al.*, 2001). Así, citando textualmente a McConnell:

*"Ralph Gerard, the noted neurophysiologist, interprets data as follows: There are probably two distinct mechanisms for learning in planarians. The first such mechanism is the familiar one of neural interconnections (...). The second type of memory mechanism, however, involves a change in the coding of the RNA molecules in the cells throughout the worm's body. Presumably whenever the animal learns, the RNA is altered appropriately so that when regeneration takes place, the altered RNA builds the memory into the regenerated animal right from the start".*  
(McConnell, 1962; pp. 45-46;).

Sin embargo, el anterior estudio no es el más extravagante dentro de esta línea de investigación. En otros, McConnell y colaboradores intentaron transferir los aprendizajes entre planarias a base inyectar planarias entrenadas de una tarea en planarias inexpertas. Estos intentos estaban motivados por la hipótesis de que efectivamente podía darse la transferencia de aprendizaje entre individuos por medio de determinadas moléculas químicas, que en las planarias entrenadas estarían modificadas y contendrían las claves del aprendizaje. Sin embargo, McConnell y su equipo nunca llegaron a dominar la técnica de la transferencia de planarias expertas trituradas en planarias *naïve* de forma suficientemente certera como para testar satisfactoriamente la hipótesis de la transmisión de la memoria según este mecanismo (McConnell, 1962).

La reacción de la comunidad científica a estos trabajos no se hizo esperar. Pronto este tipo de experimentos y los hallazgos anteriormente comentados (en principio más seguros) fueron cuestionados. Los motivos del cuestionamiento estaban relacionados básicamente con errores atribuidos al protocolo experimental y a la interpretación de los resultados obtenidos en las investigaciones (Hartry y Morton, 1964). Además, a pesar de que algunos laboratorios sí consiguieron replicar los resultados de los experimentos de McConnell, otros muchos no lo lograron (Corning y Riccio, 1970; Smalheiser, *et al.*, 2001; Shomrat y Levin, 2013). En los casos más extremos de cuestionamiento, incluso se puso en duda la existencia misma de procesos de aprendizaje pavloviano en las planarias (Travis, 1981, citado en Morange, 2006).

Además, por si fuera poca la controversia generada por sus investigaciones, el comportamiento habitual de McConnell, un tanto histriónico y extravagante, hizo que su trabajo fuese todavía más deslegitimado. De hecho, en ocasiones el propio McConnell se comportaba como un gurú, ya que a menudo acudía a los medios de comunicación, en los que hacía declaraciones controvertidas que tenían más de ciencia-ficción que de hallazgos científicos serios (Rilling, 1996). Otro alarde de conducta extravagante lo muestra el hecho de que fundase una revista 'científica' satírica y humorística titulada '*The Worm Runner's Digest*' (Rilling, 1996), en la que, entre otras cosas, publicaba parodias de artículos científicos. Esto hacía que fuera difícil para otros investigadores distinguir entre sus publicaciones serias y sus publicaciones irónicas. O al menos las últimas hacían dudar de la veracidad de las primeras.

En suma, todo lo anterior hizo que el autor y sus trabajos fueran poco a poco perdiendo credibilidad en la comunidad científica, hasta el punto de que las líneas de investigación comenzadas por él fueron casi completamente abandonadas. Posteriormente, este y otros intentos de buscar los mecanismos moleculares del aprendizaje y la memoria llegaron a ser 'explicados' como un reflejo de su época: aquella en la que se pretendió llevar a cabo una 'molecularización' de la biología (Morange, 2006). Incluso Morange (2006) se atreve a calificar dicho periodo de la historia de la neurobiología como una aberración (Morange, 2006; p. 323).

Sin embargo, a nuestro juicio esta calificación es exagerada por diversos motivos. En primer lugar, una explicación científica de los procesos psicológicos básicos pasa por asumir de forma tácita una ontología (o teoría de la realidad) materialista (Mahner y Bunge, 2000; Churchland, 2010; Bunge, 2013), ya que la ciencia siempre trata de cosas materiales (como átomos, células, cerebros, organismos, poblaciones o sociedades, por poner algunos ejemplos), por contraposición a entes sobrenaturales, inmateriales o fantasmales. Esto nos obliga a preguntarnos, ¿qué son los procesos psicológicos desde una óptica materialista? Pues bien, la respuesta tentativa es: los procesos psicológicos son un subconjunto particular de los procesos que experimenta el sistema nervioso central (Mahner y Bunge, 2000; Bunge, 2011). Esta tesis, que podría sonar extravagante a un lego, es asumida tácitamente por biólogos y psicólogos en general y por neurobiólogos y psicólogos en particular.

La equiparación entre procesos psicológicos y procesos neuronales, propia de la filosofía materialista asociada a la ciencia, nos permite por tanto seguir empleando un vocabulario psicológico para referirnos a los procesos cognitivos (como aprendizaje y memoria) siempre y cuando establezcamos una correspondencia entre un proceso psicológico determinado y un proceso neurofisiológico. Por ejemplo, a groso modo podríamos decir que: *aprendizaje por condicionamiento clásico en ratones = actividad del hipocampo en dichos organismos*. (En el presente artículo no pretendemos hacer mayor hincapié en la pertinencia de la filosofía materialista en la ciencia y en particular en las ciencias de la conducta y la cognición, pero para una defensa en profundidad de esta perspectiva, así como una crítica de las perspectivas rivales puede verse, por ejemplo, Bunge. 2011, y 2013).

Pues bien, esta reducción ontológica de los procesos psicológicos a un subconjunto de procesos neurofisiológicos (sin duda la estrategia con mayor potencial heurístico de la historia de la investigación de los procesos psicológicos) conlleva una serie de corolarios epistemológicos que nos indican cómo enfocar su estudio. Uno de ellos es que los procesos psicológicos deben estudiarse en sus múltiples aspectos y niveles biológicos, que van desde el molecular (p.e. neurotransmisores u otras biomoléculas implicadas en la comunicación neuronal que subyace al aprendizaje) hasta el nivel de interacción entre sistemas de un organismo (p. e. cómo el sistema nervioso regula el endocrino y con ello regula la conducta y la motivación); todo ello sin eludir otros niveles cuando sea preciso (p. e. nivel social en organismos gregarios). Para nuestro caso, esto implica que, entre otros enfoques pertinentes, el que aborda los mecanismos moleculares que acontecen cuando un organismo aprende es completamente necesario para entender este proceso psicológico, a pesar de la opinión de Morange (2006).

De hecho, el propio Morange asume tácitamente estas tesis epistemológicas en algunos pasajes del artículo en el que comenta el caso de McConnell. Por ejemplo:

*"with the rise of cell biology, this extreme form of reductionism was no longer tenable by the 1970 (Morange, 1998). The complex function of cells and organisms could no longer be directly reduced to the characteristics of one or a limited number of macromolecules, even if the explanation of these complex functions required the precise description of the structure of the macromolecules involved in their realization" (Morange, 2006; pp. 325; el énfasis añadido es nuestro).*

Por tanto, si quisiéramos ser justos con él, podríamos interpretar su crítica a lo que llama la "molecularización" de la biología como una crítica a los excesos más extravagantes de la búsqueda de la base molecular de la memoria, que durante esa época llegaron a rozar la pseudociencia, mas no al enfoque general.

En todo caso, y volviendo a los motivos por los que creemos que el enfoque de McConnell no estaba del todo errado (más allá de sus extravagancias) es que recientes hallazgos provenientes de distintas ramas de la biología parecen dar nuevo apoyo empírico a las siguientes hipótesis, todas ellas relacionadas con las líneas de investigación que él mismo inauguró: 1) aquella que postula la existencia efectiva de procesos de aprendizaje pavloviano y no pavloviano en planarias; 2) aquella que afirma la existencia de conservación de aprendizaje después de la decapitación y regeneración del sistema nervioso en las propias planarias; y 3) aquella que establece la posible implicación de mecanismos moleculares (ya epigenéticos, ya relacionados con el ARN) en la producción de esa retención en el aprendizaje. Entonces, vayamos ahora con la moderna investigación en los tópicos iniciados por McConnell.

## **Segunda generación de experimentos sobre CADD**

Como hemos visto en el apartado anterior, puede atribuirse a McConnell y colaboradores la constatación de la existencia de aprendizaje y memoria en planarias, así como la existencia de su conservación después de decapitación. Sin embargo, y como también hemos visto, desde el primer momento en que McConnell publicó sus hallazgos surgieron críticas metodológicas a sus trabajos. Por ejemplo, varios autores le reprocharon que en sus investigaciones no existía un mecanismo de doble ciego apropiado. En la misma línea, otros autores criticaron que en muchos de sus experimentos ni siquiera se comparaban los grupos experimentales con los grupos de control (véase, para una revisión de la controversia en torno a los problemas metodológicos de los estudios de McConnell y colaboradores, Rilling, 1996).

A pesar de que la mayoría de fallas relacionadas con el protocolo experimental fueron subsanadas en sucesivos estudios por McConnell (Rilling, 1996), y a pesar de que el aprendizaje en invertebrados es hoy en día reconocido sin controversia como un hecho (Menzel y Benjamin, 2013), algo que en su momento fue muy controvertido (véase Rilling, 1996, para la polémica entre Hyman, el conocido zoólogo, y McConnell), la línea de investigación iniciada por McConnell sobre estos tópicos fue casi completamente abandonada, tal y como hemos comentado también en el apartado anterior.

Sin embargo, en 2013 la revista *The Journal of Experimental Biology* (Factor de impacto = 3,002) publicó un informe experimental a cargo de Shomrat y Levin (2013) en el que, después de medio siglo de práctico abandono, retomaban el área de estudio abandonada tras el descrédito de McConnell. En dicho informe se comunicaba la corroboración efectiva de la existencia de CADD. Pero lo que es más importante, si cabe, es que en los estudios que se resumen en dicho artículo los autores introdujeron una serie de refinamientos en el protocolo experimental que permiten dar más confianza a los resultados obtenidos. Es decir, básicamente los autores pretendieron replicar las investigaciones de McConnell sin caer en algunos de sus errores metodológicos.

En particular, los experimentos de Shomrat y Levin mejoran y refinan los protocolos experimentales de aprendizaje a los que se somete a las planarias. De hecho, lo que Shomrat y Levin comentan es que la dificultad de establecer un buen paradigma experimental de aprendizaje (que mejorase la manipulación manual de las planarias, la cuantificación de su conducta y otros problemas de diseño experimental) es lo que a menudo dificulta (y dificultó en su momento) la replicación de los estudios de McConnell por otros laboratorios (Shomrat y Levin, 2013). Por ello, una condición previa necesaria para poder detenerse en los posibles mecanismos neurobiológicos que subyacen a la capacidad de conservación de un aprendizaje después de la regeneración es disponer de un paradigma de aprendizaje estandarizado, sistemático e inequívoco. Es por ello que este constituye el principal esfuerzo de los autores en el trabajo.

Comentemos algunas de las novedades de este paradigma de aprendizaje. Por ejemplo, Shomrat y Levin miden el aprendizaje y la CADD empleando un tipo de conducta más natural en las planarias que el que McConnell empleaba. Este tipo de conducta es la familiarización con el entorno. Descrita por primera vez por Best y Rubinstein (1962; citado en Shomrat y Levin, 2013), la familiarización con el entorno consiste en que una planaria que haya sido alimentada en un entorno familiar comenzará a comer más rápidamente en los sucesivos ensayos que una planaria que nunca haya sido expuesta a dicho entorno de alimentación. Esto permite medir el aprendizaje en función del tiempo. Además, Shomrat y Levin introducen una serie de rasgos estimulares en el paradigma de aprendizaje (como la textura del suelo en el que se alimentan las planarias) que dé claves contextuales a estas para discriminar entre zona de alimentación y zona neutra (Shomrat y Levin).

Otro cambio importante en el protocolo es emplear como modelo experimental organismos de la especie *Dugesia japonica*, que debido a una serie de rasgos conductuales y biológicos la hacen más idónea que otras especies de Turbelarios para el estudio (Shomrat y Levin, 2013). Así, según los autores:

*"All planarians used in the study were Dugesia japonica (...). After examining three planarian species: Dugesia japonica, Dugesia dorotocephala and Schmidtea mediterranea, we found Dugesia japonica to be the most suitable for this project. It has remarkable regenerating capabilities, high tolerance for training and dissection procedures, and is very active"* (Shomrat y Levin, 2013).

(Sin embargo, hay que reseñar que los autores no aclaran bien cómo puede medirse el rasgo fenotípico 'actividad').

Los resultados obtenidos por Shomrat y Levin (2013) confirman la existencia de dicho aprendizaje descrito por Best y Rubinstein (1962; citado en Shomrat y Levin, 2013), así como su conservación después de haber sido decapitadas y haber regenerado su tejido nervioso. Sin duda el empleo de un protocolo experimental más sofisticado y con mayor control da un respaldo definitivo a este fascinante proceso. Con ello, se sientan las bases para la futura investigación en este tópico. Queda inaugurada pues la segunda generación de investigación sobre conservación del aprendizaje después de decapitación.

El siguiente paso ha de ser, como hemos comentado, intentar averiguar los mecanismos moleculares que subyacen a dicha conservación. A pesar de que Shomrat y Levin no abordan este tema directamente, sí sugieren algunos procesos y biomoléculas que pudieran estar implicadas, a saber, modificaciones epigenéticas y ARNi (Shomrat y Levin, 2013).

Por falta de espacio para describir en detalle cada uno de los posibles mecanismos biológicos de la CADD, nos remitimos a las fuentes originales para los lectores interesados. Con respecto a la relevancia científica que ha tenido hasta ahora el estudio de Shomrat y Levin, cabe destacar que por el momento solamente ha sido citado en cinco artículos científicos posteriores (véase el siguiente enlace para obtener directamente dichos artículo: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/pmid/23821717/citedby/?tool=pubmed> [consultado el 12-10-14]). Sin embargo, confiamos en que esta corroboración de la CADD contribuya a reavivar este interesante campo de investigación que, por los diversos motivos que hemos visto en este artículo, fue prácticamente abandonado a partir de finales de los años 60. Sería interesante ver qué hubiera opinado el extravagante inaugurador de esta área, James V. McConnell, al respecto de los resultados de Shomrat y Levin (2013).

## BIBLIOGRAFÍA

- Bastida, F., Zsolnay, A., Hernández, T., García, C. (2008). Past, present and future of soil quality -Ardila, R. (2001) Psicología del aprendizaje (25º ed). Madrid: Siglo XXI.
- Corning, W. C. & Riccio, D. (1970) The planarian controversy. In Molecular approaches to learning and memory (editado por W. Byrne), pp. 107-150. New York: Academic Press. Citado en Shomrat, T. & Levin, M. (2013) An automated training paradigm reveals long-term memory in planarians and its persistence through head regeneration. *The Journal of Experimental Biology*, 216, pp. 3799-3810.
- Best, J. B. & Rubenstein, I. (1962) Environmental familiarity and feeding in a planarian. *Science*, 164, pp. 165-166. Citado en Shomrat, T. & Levin, M. (2013) An automated training paradigm reveals long-term memory in planarians and its persistence through head regeneration. *The Journal of Experimental Biology*, 216, pp. 3799-3810.
- Bunge, M. (2011) El problema mente-cerebro. Un enfoque psicobiológico. Madrid: Tecnos.
- Bunge, M. (2013) Materialismo y ciencia. Pamplona: Editorial Laetoli.
- Byrne, W. L., editor (1970) Molecular approaches to learning and memory. New York: Academic Press. Citado en Smalheiser, N. R., Manev, H. & Costa, E. (2001) RNAi and brain function: was McConnell on the right track?. *Trends in Neuroscience*, 24 (4), pp. 216-218.
- Churchland, P. M. (2010) Materia y conciencia. Una introducción contemporánea a la filosofía de la mente. Barcelona: Gedisa.
- Díaz, J. A. & Santos, T. (1998) Zoología. Aproximación evolutiva a la diversidad y organización de los animales. Madrid: Síntesis.
- Hartry, A. L., Keith-Lee, P. & Morton, W. D. (1964) Planaria: Memory transfer through cannibalism reexamined. *Science*, 146 (3641), pp. 274-275).



- Hickman, C. P., Roberts, L. S. & Larson, A. (1998) Principios integrales de Zoología (11° ed.). Madrid: McGraw Hill.
- Mahner, M. & Bunge, M. (2000) Fundamentos de biofilosofía. Madrid: Siglo XXI.
- McConnell, J. V. (1962) Memory transfer through cannibalism in planarians. *Journal of Neuropsychiatry*, 3 (Supplement. 1), pp. 42-48.
- McConnell, J. V. (1966) Comparative physiology: learning in invertebrates. *Annual Review of Physiology*, 28, pp. 107-136.
- McConnell, J. V., Jacobson, A. L. & Kimble, D. P. (1959) The effects of regeneration upon retention of a conditioned response in the planarian. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 52, pp. 1-5.
- Menzel, R. & Benjamin, P. R. (2013) *Invertebrate Learning and Memory*. Academic Press.
- Morange, M. (2006) What history tells us VI. The transfer of behaviours by macromolecules. *Journal of Biosciences*, 31 (3), pp. 323-327.
- Newmark, P. A. & Sánchez Alvarado, A. (2002) Not your father's planarian: a classic model enters the era of functional genomics. *Nature Review Genetics*, 3, pp. 210-219.
- Pagán, O. R. (2014) *The first brain. The neuroscience of planarians*. Oxford University Press.
- PMC (US National Library of Medicine National Institutes of Health). (en línea). Rockville Pike, Bethesda MD, USA. Shomrat & Levin (2013) [Consultado el 12-10-14]. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC23821717/citedby/?tool=pubmed>
- Rilling, M. (1996) The mystery of the vanished citations: James McConnell's forgotten 1960's quest for planarian learning, a biochemical engram, and celebrity. *American Psychologist*, 51 (6), pp. 589-598.
- Roth, G. & Dicke, U. (2013) *Evolution of Nervous Systems and Brains*. En Galizia, C. G. & Lledo P. M. (editores) (2013) *Neurosciences – From molecule to behavior: A University textbook*. Berlin: Springer-Verlag.
- Russell, B. A. W. (1983) *La perspectiva científica*. Madrid: Sarpe.
- Shomrat, T. & Levin, M. (2013) An automated training paradigm reveals long-term memory in planarians and its persistence through head regeneration. *The Journal of Experimental Biology*, 216, pp. 3799-3810.
- Smalheiser, N. R., Manev, H. & Costa, E. (2001) RNAi and brain function: was McConnell on the right track?. *Trends in Neuroscience*, 24 (4), pp. 216-218.
- Travis, G. D. L. (1981) Replicating replication? Aspects of the social construction of learning in planarian worms. *Social Studies of Science*, 11, pp. 11-32. Citado en Morange, M. (2006) What history tells us VI. The transfer of behaviours by macromolecules. *Journal of Biosciences*, 31 (3), pp. 323-327.
- Umesono, Y. & Agata, K. (2009) Evolution and regeneration of the planarian central nervous system. *Development, Growth and Differentiation*, 51, pp. 185-195.