

Evaluación de la dependencia contextual de la habituación en la pupa del *Tenebrio molitor*

Jesús García-Salazar

Rodolfo Bernal-Gamboa

Universidad Nacional Autónoma de México. (México)

A. Matías Gámez

Universidad de Córdoba, (España)

Resumen

El incremento de una respuesta previamente habituada debido al cambio en el contexto (dependencia contextual de la habituación) se ha propuesto como la onceava característica conductual de la habituación. Sin embargo, su estudio se limita a pocas especies. Por este motivo, el objetivo del presente experimento fue explorar la dependencia contextual de la habituación en pupas de *Tenebrio molitor*. Se trabajó con dos grupos: contexto igual y contexto diferente, sometidos a dos fases. En la primera fase, ambos grupos recibieron estimulación lumínica durante 13 minutos en un contexto A. En la segunda fase, se repitió la estimulación lumínica, pero dependiendo del grupo el contexto fue diferente (contexto B) o el mismo (contexto A). Los resultados mostraron una habituación similar en la primera fase para ambos grupos. Adicionalmente, se observó un incremento significativo en la respuesta habituada únicamente en el segundo minuto de la fase dos por parte del grupo contexto diferente. Estos resultados sugieren ajustar los estímulos contextuales utilizados en futuras investigaciones con el objetivo de hacerlos más perceptibles para la pupa, lo cual favorecería el establecimiento de un nuevo modelo de laboratorio que permita el estudio sistemático del impacto del cambio de contexto en la habituación.

Palabras clave: *Aprendizaje, Dependencia contextual de la habituación, Habituación, Tenebrio molitor.*

Abstract

The increase in a previously habituated response due to a change in context (contextual dependency of habituation) has been proposed as the eleventh behavioral characteristic of habituation. However, its study has been limited to only a few species. For this reason, the objective of the present experiment was to explore the contextual dependency of habituation in pupae of *Tenebrio molitor*. Two groups were tested: same-context and different-context, subjected to two phases. In the first phase, both groups received light stimulation for 13 minutes in context A. In the second phase, the light stimulation was repeated, but depending on the group, the context was either different (context B) or the same (context A). The results showed similar habituation in the first phase for both groups. Additionally, a significant increase in the habituated response was observed only during the second minute of phase two in the different context group. These results suggest adjusting the contextual stimuli used in future studies to make them more perceptible to the pupae. This adjustment could facilitate the establishment of a new laboratory model for systematically studying the impact of context changes on habituation.

Key words: *Habituation, Tenebrio molitor, learning, contextual dependency of habituation*

¹ La referencia del artículo en la Web es: [https://www.conductual.com/articulos/Evaluacion de la dependencia contextual de la habituacion en la pupa del Tenebrio molitor.pdf](https://www.conductual.com/articulos/Evaluacion%20de%20la%20dependencia%20contextual%20de%20la%20habitacion%20en%20la%20pupa%20del%20Tenebrio%20molitor.pdf)

² Correspondencia: Facultad de Psicología, División de Estudios de Posgrado e Investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Cubículo 102, Edificio D, 1er piso; Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, CP 04510, México. Email: garcia.salazar.ji@gmail.com

El proceso en el cual una respuesta decrementa debido a la presentación repetida de un estímulo se conoce como habituación (Harris, 1943). Este decremento debe de cumplir ciertas características que descarten explicaciones alternativas, como lo son la fatiga motora y la adaptación sensorial (Rankin et al., 2009). La fatiga motora hace referencia a un decremento en la respuesta debido a la incapacidad de los músculos implicados en la ejecución de la respuesta, mientras que la adaptación sensorial se refiere a una incapacidad de los órganos sensoriales de detectar el estímulo (Fioravante et al., 2008).

La habituación se ha estudiado por varios años, lo que ha permitido el uso de una gran variedad de estímulos y de organismos. Por ejemplo, Rankin et al. (1990) emplearon nemátodos como modelo de estudio, a los cuales se les presentó estimulación vibratoria para observar su respuesta refleja. Por otro lado, los estudios clásicos de Epstein y colegas evaluaron el decremento en la cantidad de saliva, así como su respuesta hedónica en humanos ante la presentación de jugo de limón (Epstein et al., 1992). Gracias a múltiples investigaciones se han logrado identificar diez características conductuales propias de la habituación (Rankin et al., 2009), las cuales describen las variables que afectan el patrón de habituación así como su recuperación.

A continuación se describen las diez características conductuales de manera breve: (1) la exposición repetida a un estímulo, resulta en el decremento progresivo en la frecuencia y/o magnitud de la respuesta a un nivel asintótico; (2) si el estímulo se retiene, la respuesta se recuperará parcialmente (recuperación espontánea); (3) Después de varios ciclos de estimulación y recuperación espontánea, el decremento en la respuesta será más rápido o pronunciado; (4) la magnitud de la habituación que depende del intervalo entre estímulos, una habituación más rápida pero menos resistente es producida por periodos cortos de intervalos entre estímulos; (5) la habituación depende de la intensidad del estímulo, una respuesta más rápida y pronunciada, es producida por un estímulo menos intenso; (6) el efecto de la estimulación repetida puede continuar acumulándose incluso después de haber alcanzado niveles asintóticos; (7) dentro de la misma modalidad de estimulación, el decremento en la respuesta muestra especificidad de estímulo; (8) la presentación de un estímulo diferente resulta en la recuperación de la respuesta habituada al estímulo original; (9) la habituación de deshabitación, puede ocurrir a través de la repetición repetida al estímulo deshabitatorio; (10) hay dos tipos de habituación, a corto plazo y a largo plazo los cuales dependen del protocolo empleado de repetición del estímulo (e. g., Rankin et al., 2009).

A pesar de la identificación de estas diez características conductuales de la habituación, varios autores aún la consideran como una forma de aprendizaje simple y no asociativa (e.g., Steiner y Barry, 2014; Varnon y Adams, 2021). Sin embargo, en años recientes diversos trabajos han cuestionado la perspectiva tradicional sobre este fenómeno de aprendizaje (e.g., Colwill et al., 2023). De manera específica, Dissegna et al. (2021) han propuesto una onceava característica conductual: la dependencia contextual de la habituación, que hace referencia a un incremento en la respuesta previamente habituada debido al cambio de contexto. Esta propuesta se fundamenta en diversos estudios donde se observa que después de la fase de habituación, si ocurre un cambio de contexto y se vuelve a presentar el estímulo habitado, existe un incremento en la respuesta.

Siguiendo el objetivo de la Psicología Comparada que reside en explorar la evolución de las mentes mediante el estudio de las diferencias en los procesos cognitivos entre los animales (e. g., Loy, 2021), es relevante destacar que existe evidencia sobre la dependencia contextual de la habituación en aves (e. g., Chianetti & Turatto, 2017), mamíferos (e. g., Jordan et al., 2000; Turatto et al., 2019) e insectos (e.g., Pietrantuono et al., 2021). Asimismo, dado que es ampliamente reconocido que las especies animales no pueden compararse ni escalarse como totalidades, se ha propuesto que las teorías del aprendizaje asociativo permiten de forma eficiente hacer comparaciones específicas en procesos de aprendizaje específicos (e. g., Loy et al., 2021). Por tanto, a continuación, se describen brevemente las dos perspectivas teóricas asociativas que intentan dar cuenta de la dependencia contextual de la habituación.

Uno de los modelos más influyentes que predice la dependencia contextual de la habituación es el modelo Sometimes Opponent Process (SOP) propuesto por Wagner (1981). Este modelo considera la representación de características de los estímulos en la memoria como nodos los cuales pueden estar en tres estados de activación posibles; inactividad (I), actividad primaria (A1) y actividad secundaria (A2). Dependiendo si existe una estimulación externa (self-generated priming) o se recupera la representación de la memoria a largo plazo (MLP) por medio de una asociación previamente formada (retrieval-generated priming) es que se encontraran los estímulos representados en la memoria a corto plazo (MCP). De acuerdo con esta perspectiva, la habituación ocurre debido a que cuando se presenta un estímulo de manera repetida, sus elementos representados se encontrarán en gran medida en el estado A2 y muy pocos en el estado A1. Adicionalmente, el modelo considera la participación del contexto, es decir, asume que existe una asociación directa entre el contexto y el estímulo. Debido a que el modelo supone que la mayoría de sus elementos se encuentran en el estado A2, se predice que, al exponer al sujeto al mismo contexto de habituación, el sujeto recuperará los elementos habitados (no habrá respuesta). De forma contraria, si se presenta el estímulo en un contexto diferente, se observará un incremento en la respuesta habituada (i. e., dependencia contextual de la habituación).

Hall y Rodríguez (2020), propusieron un modelo en el cual la explicación de la habituación se enfoca en cambios en la saliencia del estímulo, es decir, cuando se presenta el estímulo seguido de ninguna consecuencia, su saliencia se reduce (a través de procesos similares a la extinción). Así, las presentaciones solas del estímulo favorecen su pérdida de saliencia y por tanto su capacidad para evocar una respuesta. En este modelo el contexto también es considerado, pero se asume que funciona específicamente como un señalador de ocasión, es decir, para los autores, el contexto señala que el estímulo presentado será seguido por un “no-evento” (dado que en el procedimiento de habituación la presentación del estímulo no indica la aparición de otro evento). El efecto de la dependencia contextual en la habituación se explicaría porque el nuevo contexto no señala la ocasión de estímulo-no evento, lo que produciría en un aumento en la magnitud de la respuesta.

Si bien, ambos modelos predicen la dependencia contextual de la habituación, se han reportado hallazgos que muestran que la modulación contextual de la habituación no ocurre debido a que el contexto funcione como un señalador de ocasión (e. g., Reyes-Jiménez et al., 2021). No obstante, sigue siendo fundamental el evaluar la dependencia contextual de la habituación empleando tareas experimentales y especies de animales diversas.

Aunque en años recientes se ha evaluado el efecto de la sensibilidad de la habituación en insectos, es importante mencionar que dichos estudios se han enfocado en muy pocas especies tales como abejas (Varnon y Adams, 2021), moscas de la fruta (Lihoreau et al., 2019) y hormigas (Lambert et al., 2021) o en etapas particulares de vida, como el estado larval o el estado adulto, dejando a un lado la etapa de desarrollo intermedia (pupal) presente en los insectos holometábolos. Este sesgo limita la comprensión evolutiva de los procesos de aprendizaje, así como las comparaciones que se pueden hacer entre diferentes especies, por lo cual en consonancia con la perspectiva de la Psicología Comparada se ha sugerido ampliar los modelos animales (Colwill et al., 2023), así como hacer comparaciones ontogenéticamente (Pietrantuono et al., 2021).

En el caso del orden de los coleópteros (comúnmente conocidos como escarabajos) son pocas las investigaciones llevadas a cabo (Polilov et al., 2019) específicamente en la etapa pupal, ya que se considera al organismo como inactivo (Hawes, 2019). Por ejemplo, usando la especie de escarabajo *Tenebrio molitor*, Bernal-Gamboa et al. (2021) realizaron un estudio en la etapa pupal para evaluar la habituación. Para ello, emplearon pupas de aproximadamente 5 horas de haber entrado en esta etapa, los sujetos se colocaron en una cámara diseñada para la presentación controlada de diversos estímulos, como vibración en la parte inferior, luz continua y luz parpadeante en la parte superior. De este modo, se realizaron dos experimentos que contaron con distintos grupos, dos fases y un periodo sin estimulación entre ambas fases. El control experimental de los estímulos permitió que los investigadores evaluaran el decremento en las contracciones abdominales, consiguiendo descartar explicaciones alternativas e identificando seis características conductuales de la habituación.

En resumen, ya que las investigaciones realizadas con insectos suelen centrarse en especies y etapas de vida muy específicas, se dificulta la comparación entre especies y excluye una etapa de vida presente en los insectos holometábolos. De igual manera, la propuesta de incluir a la dependencia contextual de la habituación como una onceava característica conductual se sustenta en su identificación con diversas especies tanto de mamíferos como de insectos, sin embargo, aún no se ha reportado su estudio en la etapa pupal, lo que enfatizaría su relevancia como característica conductual. Por lo cual, el objetivo de la presente investigación fue evaluar la dependencia contextual de la habituación en la pupa del escarabajo *Tenebrio molitor*. De manera específica, se examinó si el decremento en la respuesta como consecuencia de la exposición repetida a un estímulo era específico del contexto en el cual se condujo la fase de habituación.

Método

Sujetos

Se usaron 24 pupas de la especie *Tenebrio molitor* (12 por grupo) las cuales se tomaron de un cultivo de larvas. Las larvas fueron alimentadas con salvado de trigo, avena y fragmentos de zanahoria. Las larvas se mantuvieron en una habitación cuya temperatura oscilaba entre 20-25 °C, mientras que el nivel de humedad fue del 45-60%. Una vez que las larvas decrementaron su movimiento hasta permanecer en una misma posición se separaron del cultivo y se alojaron de forma individual en compartimentos de plástico (3.3 x 3.3 x 2.5 cm, alto x ancho x profundidad. Dicha inactividad es parte de la transformación a pupa que es de color blanco a amarillento y parece una cápsula de aproximadamente 1.6 cm. Puede durar en ese estado de 6 a 10 días. Los sujetos empleados en el presente estudio tuvieron aproximadamente cinco horas desde el inicio de su estado pupal al inicio del experimento.

Esta especie de escarabajo presenta la etapa pupal de manera exarata (e.g., los apéndices del insecto están libres y visibles en el exterior.), la cual, debido a la exposición de sus apéndices presenta movimientos en la zona abdominal (contracciones abdominales) que le permiten defenderse de diferentes depredadores (Ichikawa y Kurauchi, 2009), así como escapar de estímulos nocivos ambientales (Askew y Kurtz, 1974).

Aparatos

Se emplearon dos cámaras experimentales de madera MDF 4 mm con melamina blanca de 4 x 7.2 x 5.5 cm (A x L x A), junto con un techo desmontable y una pared frontal de acrílico de 3mm para que permitiera grabar las contracciones. La base fue de cartulina la cual estaba a 1 cm de altura y sobre ella se colocó una plataforma de foami (etilvinilacetato) de 1.1 x 2 x 2 cm (A x L x A). La plataforma contaba con un espacio cóncavo en el cual se podía colocar la mitad del cuerpo de la pupa de manera diagonal. El estímulo utilizado fue una luz continua emitida a través de 2 leds blancos cada uno con una resistencia de 330Ω. Todos los leds se encontraban a una distancia de 1.5 cm de la pupa. Se contó con un interruptor individual para los leds, la fuente de alimentación fue de 9Vdc 1.2A (ver Bernal-Gamboa et al., 2021). Como estímulos contextuales se emplearon dos olores distintos, vainilla en una cantidad de 0.22 ml y un fragmento de manzana de 1 cm³ (los cuales se contrabalancearon como contexto A y B entre sujetos de cada grupo). Esta elección se fundamenta en estudios previos realizados con invertebrados, en los cuales se suele emplear olores como señales contextuales (e.g., Reyes-Jiménez et al., 2020). Además, se han reportado receptores olfatorios en el estado pupal de diversos insectos (e.g., Qiu et al., 2018), así como la capacidad de detección de olores durante esta etapa (Muroní et al., 2004). Todas las sesiones se grabaron con una cámara digital compacta (Sony DSC-W800) montada en un tripié de metal de 22 cm de alto (Solidex TR-1) las cuales posteriormente fueron analizadas por un investigador contabilizando las contracciones en cada minuto.

Procedimiento

Cuando los sujetos habían cumplido aproximadamente 5 horas en el estado pupal pasaron a una fase de familiarización, en donde se colocaron en las cámaras experimentales de tal manera que se expusieron a ambos contextos por 5 minutos. La familiarización se realizó de forma contrabalanceada, es decir, la mitad de los sujetos de cada grupo recibió esta fase primero en el contexto A (e. g., olor a vainilla) y luego en el contexto B (e. g., olor a manzana); mientras que lo opuesto se realizó para la otra mitad.

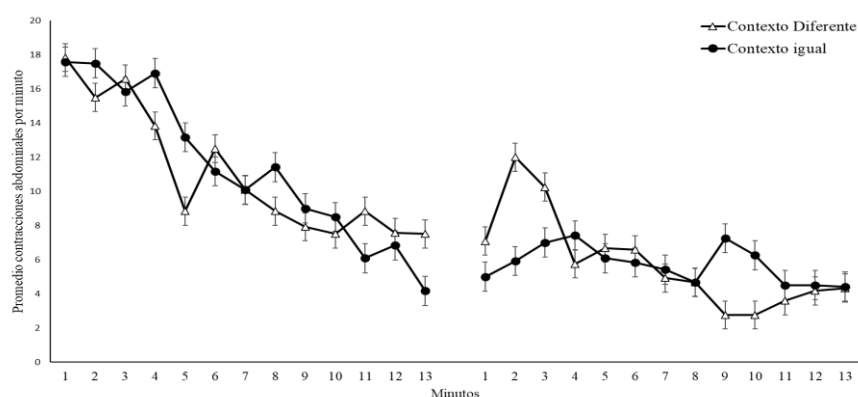
Posteriormente se llevó a cabo la fase 1 en donde todas las pupas fueron expuestas a una luz continua a lo largo de 13 minutos en el contexto A (contrabalanceado). Una vez finalizada la primera fase se pasó a la fase 2 en donde todos los sujetos fueron expuestos a luz continua a lo largo de 13 minutos. Dependiendo del grupo experimental al que pertenecieron las pupas, el contexto empleado en esta fase fue el mismo al de la fase anterior (Contexto igual) o diferente (Contexto diferente).

Análisis estadístico

Como se mencionó anteriormente, en el estado pupal de poca movilidad, es fácil identificar las contracciones abdominales, las cuales, al colocar a la pupa con la parte ventral hacia arriba, se puede observar que los segmentos abdominales posteriores (lejanos a la cabeza) se mueven arriba y abajo (como si se trazara un círculo). Por tanto, se registraron las contracciones abdominales por minuto, las cuales se compararon entre los grupos en las distintas condiciones del experimento con un análisis de varianza mixto (ANOVA) y pruebas t para muestras independientes. Cuando no se cumplió el supuesto de esfericidad se empleó la corrección Greenhouse-Geisser. El tamaño del efecto se estimó mediante la eta-cuadrada parcial (η^2) para el caso del ANOVA y mediante d de Cohen para el caso de las pruebas t. Se utilizó un criterio de rechazo de la hipótesis nula de $p < 0.5$.

Resultados

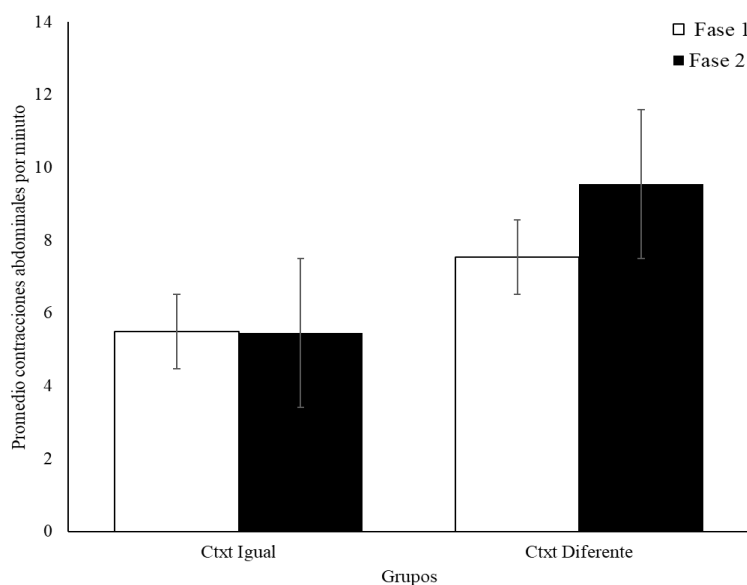
La Figura 1 muestra el promedio de contracciones abdominales a lo largo de ambas fases. Una ANOVA mixto 2 Grupo x 2 Fase x 13 Minuto arrojó un efecto principal de Fase $F(1,22) = 44.46$, $p < .001$, $\eta^2 = .669$, y de Minuto $F(5.77, 126.837) = 11.56$, $p < .001$, $\eta^2 = .34$. También resultó significativa la interacción Fase x Minuto $F(5.26, 115.725) = 3.266$, $p < .05$, $\eta^2 = .129$. Sin embargo, la triple interacción no resultó significativa, $F(5.26, 115.725) = 1.297$, $p = 0.268$, $\eta^2 = .056$. Se puede ver en la fase 1 que existe un decremento similar en la respuesta de ambos grupos. Un ANOVA mixto 2 Grupo x 13 Minuto confirmó esta apreciación, arrojando un efecto significativo de Minuto $F(4.84, 106.532) = 111.50$, $p < .05$, $\eta^2 = .323$, mientras que no hubo un efecto principal de Grupo ni la interacción Grupo x Minuto, $F < 1$ en ambos casos.

Figura 1.

Nota. Promedio de contracciones abdominales a lo largo de los trece minutos en la fase 1 (panel izquierdo) y 13 minutos de la fase 2 (panel derecho). Las líneas verticales indican el error estándar de la media.

En cuanto al análisis de la segunda fase se realizó una ANOVA mixto 2 Grupo x 13 Minuto encontrando un efecto principal significativo de Minuto $F(6.10,134.223) = 2.696$, $p < .05$, $\eta p^2 = .109$. Sin embargo, no se encontró un efecto principal de Grupo, $F < 1$, ni la interacción Minuto x Grupo $F(6.10,134.22) = 1.978$, $p = .072$, lo que muestra que las contracciones abdominales en ambos grupos decrecieron a lo largo de los minutos de manera similar para ambos grupos.

Para comprobar si al inicio de esta fase 2 hubo diferencias en el número de contracciones por minuto entre los dos grupos (ver Figura 2), se realizaron pruebas t para muestras independientes en los dos primeros minutos, encontrando que no hubo diferencias en el minuto 1, $t(22) = -1.140$, $p = .267$, pero sí en el minuto 2, $t(22) = 2.705$, $p < .05$, $d = -.924$, lo que podría indicar que las pupas detectaron el cambio de contexto, pero no de forma inmediata.

Figura 2.

Nota. Promedio de contracciones abdominales en los dos últimos minutos de la fase 1 y los dos primeros minutos para la fase 2. Las líneas verticales indican el error estándar de la media.

Los resultados en general muestran que ambos grupos tienen un decremento en la respuesta ante la presentación de estimulación lumínica en ambas fases. Adicionalmente, y de forma más relevante para el presente experimento, se pudo observar un incremento en la respuesta en el segundo minuto de la fase dos únicamente en el grupo que experimentó un cambio de contexto.

Discusión

La presente investigación buscó contribuir a la identificación de la dependencia contextual de la habituación utilizando al *Tenebrio molitor* como modelo de estudio y en estado pupal. Se encontró que la introducción de los contextos no alteró el patrón de habituación en la primera fase, ya que ambos grupos decrementaron sus contracciones abdominales de forma similar. En cuanto a la segunda fase, se pudo observar que existe un mayor incremento en el promedio de contracciones abdominales en el minuto 2 para el grupo contexto diferente y no para el grupo contexto igual, lo que sugiere que el cambio de contexto influyó en la recuperación parcial de la respuesta habituada, lo cual está en consonancia con investigaciones previas realizadas en mamíferos (e.g., Jordan et al., 2000) y otros invertebrados (e.g., Pietrantuono et al., 2021), por lo que los datos indican que la dependencia contextual de la habituación es importante incluso en una etapa de desarrollo en la cual se está llevando a cabo una reestructuración neuronal. La presente tarea experimental permite el establecimiento metodológico para la realización de futuras investigaciones en organismos que presentan etapa pupal. Sin embargo, dado que el efecto del contexto en las contracciones abdominales fue estadísticamente significativo principalmente en el segundo minuto, se sugiere que futuras investigaciones usen otros estímulos adicionales que junto con los olores (vainilla y manzana) sean empleados como contexto para tener un efecto con mayor robustez, ya que a menudo al contexto se le considera como un conjunto de aquellos estímulos que se encuentran de fondo en la tarea experimental (e. g., Bouton, 2010).

Los presentes hallazgos refuerzan la idea de que a pesar de que durante la habituación se presenta un solo estímulo, esta no implica un aprendizaje simple, sino que representa una forma de aprendizaje compleja que puede estar modulada por el contexto (Dissegna et al., 2021). Además, este tipo de aprendizaje tiene un valor evolutivo significativo para la pupa, ya que, incluso en un estadio de vida en donde no realiza ninguna conducta alimentaria ni reproductora, y en la que presenta una reestructuración neuronal parcial (Westwick y Rittschhof, 2021), parece mostrar una especificidad contextual de la habituación, lo que implicaría que el mecanismo responsable subyacente podría ser de naturaleza asociativa tal y como lo proponen los modelos de Wagner (1981) y de Hall y Rodríguez (2020).

Como se mencionó previamente, el modelo Sometimes Opponent Process (SOP) propuesto por Wagner (1981) predice la dependencia contextual de la habituación a través de la formación de una asociación directa entre el contexto y el estímulo empleado, mientras que la visión teórica de Hall y Rodríguez (2020) propone que dicho efecto se observa debido a que el contexto actúa como un configurador de ocasión (similar al rol que tiene en procesos como la extinción). Aunque nuestros hallazgos pueden ser explicados por ambas perspectivas, es importante señalar que se pueden considerar más en línea con la propuesta de Wagner (1981), debido a que el mayor incremento de la respuesta se observa en el segundo minuto y no inmediatamente después del cambio de contexto. Lo anterior, tomando en cuenta los paralelismos que pueden encontrarse con la recuperación de una respuesta extinguida como consecuencia del cambio del contexto (en donde se asume que el contexto funciona como un configurador de ocasión), en donde usualmente el mayor incremento de la respuesta se observa inmediatamente después del cambio de contexto (e. g., Brooks y Bouton, 1994). No obstante, es de gran importancia generar nuevas investigaciones que permitan hacer comparaciones de manera específica entre estas teorías, modelos de estudio (e. g., diferentes especies de animales) y distintos estímulos empleados (Colwill et al., 2023), entre otras variables, que permitan entender mejor encontrar los mecanismos que subyacen a la habituación.

En conclusión, los resultados aquí reportados son relevantes para la Psicología Comparada, al extender un efecto observado en otros animales, en otras etapas de desarrollo a un modelo animal

poco explorado y en una etapa de desarrollo casi ignorada. Adicionalmente, en la etapa pupal de un escarabajo, una fase que ha sido poco explorada debido al sesgo existente en las investigaciones hacia determinadas especies. Por otro lado, los resultados obtenidos respaldan parcialmente la propuesta de la dependencia contextual de la habituación como una característica conductual relevante y resaltan la importancia de continuar explorando este fenómeno en especies invertebradas. Este enfoque no solo complementa la literatura existente sobre aprendizaje y memoria, sino que también plantea nuevas preguntas sobre las posibles bases asociativas de la habituación en organismos con sistemas nerviosos relativamente simples.

Agradecimientos.

La investigación es parte de la tesis doctoral del primer autor, el cual agradece al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo de la beca de doctorado (CVU 1146964). La participación de Rodolfo Bernal-Gamboa contó con el apoyo de la UNAM/DGAPA a través del Proyecto PAPIIT IN305824. La correspondencia referente al artículo deberá enviarse a Jesús García-Salazar, Facultad de Psicología, División de Estudios de Posgrado e Investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Cubículo 102, Edificio D, 1er piso; Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, CP 04510, México. Email: garcia.salazar.jj@gmail.com

Referencias

- Askew, H. R., & Kurtz, P. J. (1974). Studies on the function of the abdominal rotation response in pupae of *Tenebrio molitor*. *Behaviour*, 50(1), 152–172. <https://doi.org/10.1163/156853974x00084>
- Bernal-Gamboa, R., García-Salazar, J., & Gámez, A. M. (2021). Analysis of habituation learning in mealworm pupae (*Tenebrio molitor*). *Frontiers in Psychology*, 12, Artículo 745866. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.745866>
- Bouton, M. E. (2010). The multiple forms of “context” in associative learning theory. En *The mind in context* (pp. 233–258). The Guilford Press.
- Brooks, D. C., & Bouton, M. E. (1994). A retrieval cue for extinction attenuates response recovery (renewal) caused by a return to the conditioning context. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20(4), 366–379. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.20.4.366>
- Chiandetti, C., & Turatto, M. (2017). Context-specific habituation of the freezing response in newborn chicks. *Behavioral Neuroscience*, 131(5), 437–446. <https://doi.org/10.1037/bne0000212>
- Colwill, R. M., Lattal, K. M., Whitlow, J. W., & Delamater, A. R. (2023). Habituation: It's not what you think it is. *Behavioural Processes*, 207, Artículo 104845. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104845>
- Dissegna, A., Turatto, M., & Chiandetti, C. (2021). Context-specific habituation: A review. *Animals*, 11(6), Article 6. <https://doi.org/10.3390/ani11061767>
- Epstein, L. H., Rodefer, J. S., Wisniewski, L., & Caggiula, A. R. (1992). Habituation and dishabituation of human salivary response. *Physiology & Behavior*, 51(5), 945–950. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(92\)90075-D](https://doi.org/10.1016/0031-9384(92)90075-D)
- Fioravante, D., Antzoulatos, E., & Byrne, J. (2008). Sensitization and habituation: Invertebrate. En J.H. Byrne (Ed.), *Learning and memory: A comprehensive reference* (pags. 31–51). Academic Press. <https://doi.org/10.13140/2.1.3071.4561>

- Hall, G., & Rodríguez, G. (2020). When the stimulus is predicted and what the stimulus predicts: Alternative accounts of habituation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 46(3), 327–340. <https://doi.org/10.1037/xan0000237>
- Harris, J. D. (1943). Habituation response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*, 40(6), 385–422. <https://doi.org/10.1037/h0053918>
- Hawes, T. C. (2019). “Awareness” in metamorphosing pupae (*Lepidoptera: Pieridae*). *Fragmenta Entomologica*, 51(2), Artículo 2. <https://doi.org/10.13133/2284-4880/371>
- Ichikawa, T., & Kurauchi, T. (2009). Larval cannibalism and pupal defense against cannibalism in two species of tenebrionid beetles. *Zoological Science*, 26(8), 525–529. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.525>
- Lambert, H., Elwin, A., & D’Cruze, N. (2021). Wouldn’t hurt a fly? A review of insect cognition and sentience in relation to their use as food and feed. *Applied Animal Behaviour Science*, 243, Artículo 105432. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105432>
- Lihoreau, M., Dubois, T., Gomez-Moracho, T., Kraus, S., Monchanin, C., & Pasquaretta, C. (2019). Putting the ecology back into insect cognition research. En R. Jurenka (Ed.), *Advances in Insect Physiology* Vol. 57(pp. 1–25). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aip.2019.08.002>
- Loy, I. (2021). Definición e implicaciones de la Psicología Experimental Comparada Cognoscitiva (PECC). En Rodolfo Bernal-Gamboa y Javier Nieto (Eds.) *Estudios Contemporáneos en Cognición Comparada 2*. UNAM, México.
- Loy, I., Carnero-Sierra, S., Acebes, F., Muñoz-Moreno, J., Muñoz-Diez, C., & Sánchez-González, J. C. (2021). Where association ends. A review of associative learning in invertebrates, plants and protista, and a reflection on its limits. *Journal of experimental psychology. Animal learning and cognition*, 47(3), 234–251. <https://doi.org/10.1037/xan0000306>
- Muroni, P., Barbarossa, I. T., Setzu, M. D., Tocchetti, M., Urru, I., & Angioy, A. M. (2004). Monitoring olfactory reception in blowfly pupae. In *Trends in Comparative Biochemistry & Physiology* (Vol. 10, pp. 99–103). Research Trends.
- Pietrantuono, A. L., Aguirre, M. B., Bruzzone, O. A., & Guerrieri, F. J. (2021). Habituation in *Aedes aegypti* mosquito larvae is context specific. *The Journal of Experimental Biology*, 224(12), jeb242351. <https://doi.org/10.1242/jeb.242351>
- Polilov, A. A., Makarova, A. A., & Kolesnikova, U. K. (2019). Cognitive abilities with a tiny brain: Neuronal structures and associative learning in the minute *Nephane titan* (Coleoptera: Ptiliidae). *Arthropod Structure & Development*, 48, 98–102. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2018.11.008>
- Qiu, L., Tao, S., He, H., Ding, W., & Li, Y. (2018). Transcriptomics reveal the molecular underpinnings of chemosensory proteins in *Chlorops oryzae*. *BMC Genomics*, 19(1), 890. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5315-4>
- Rankin, C. H., Abrams, T., Barry, R. J., Bhatnagar, S., Clayton, D. F., Colombo, J., Coppola, G., Geyer, M. A., Glanzman, D. L., Marsland, S., McSweeney, F. K., Wilson, D. A., Wu, C.-F., & Thompson, R. F. (2009). Habituation revisited: An updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), 135–138. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2008.09.012>

- Rankin, C. H., Beck, C. D. O., & Chiba, C. M. (1990). *Caenorhabditis elegans*: A new model system for the study of learning and memory. *Behavioural Brain Research*, 37(1), 89–92. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(90\)90074-O](https://doi.org/10.1016/0166-4328(90)90074-O)
- Reyes-Jiménez, D., Iglesias-Parro, S., & Paredes-Olay, C. (2020). Contextual specificity of habituation in earthworms. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 46(3), 341–353. <https://doi.org/10.1037/xan0000255>
- Reyes-Jiménez, D., Iglesias-Parro, S., Abad, M. J. F., & Paredes-Olay, C. (2021). Effects of pre-exposure and post-exposure of the context in habituation of the retraction response in earthworms (Lumbricidae). *Behavioural Processes*, 193, 104527. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104527>
- Steiner, G. Z., & Barry, R. J. (2014). The mechanism of dishabituation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8. Artículo 14. <https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00014>
- Turatto, M., Bonetti, F., Chiandetti, C., & Pascucci, D. (2019). Context-specific distractors rejection: Contextual cues control long-term habituation of attentional capture by abrupt onsets. *Visual Cognition*, 27(3–4), 291–304. <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/13506285.2019.1580233>
- Varnon, C. A., & Adams, A. T. (2021). Habituation of the light-startle response of orange head cockroaches (*Euablabeus posticus*): Effects of acclimation, stimulus duration, presence of food, and intertrial interval. *Insects*, 12(4), Artículo 4. <https://doi.org/10.3390/insects12040339>
- Wagner, A. R. (1981). SOP: A model of automatic memory processing in animal behavior. En *Information processing in animals*. Psychology Press.
- Westwick, R. R., & Rittschof, C. C. (2021). Insects Provide Unique Systems to Investigate How Early-Life Experience Alters the Brain and Behavior. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 15, Artículo 660464. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.660464>.