

Tendencias
en el estudio contemporáneo
de la estimación temporal

Paulo Guilhardi
Marina Menez
Florente López
Editores

Facultad de Psicología
Universidad Nacional Autónoma de México

Investigación realizada gracias al Programa
UNAM-DGAPA-PAPIIT IN-305808



TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

FACULTAD DE PSICOLOGÍA, UNAM

Responsable de la edición y revisión: *Ma. Elena Gómez Rosales.*

Diseño por computadora: *Aurelio Jesús Graniel Parra y
Alejandro Carrillo Uribe.*

Revisión Técnica: *Rosa Isela García Silva.*

Tendencias en el estudio contemporáneo de la estimación temporal

Paulo Guilhardi
*Universidad de Brown y
New England Center for Children*

Marina Menez
*Facultad de Psicología
Universidad Nacional Autónoma de México*

Florente López
*Facultad de Psicología
Universidad Nacional Autónoma de México*

EDITORES

Facultad de Psicología
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MÉXICO 2012

Investigación realizada gracias al
Programa UNAM-DGAPA PAPIIT IN-305808

COMITÉ EDITORIAL

Dr. Javier Nieto Gutiérrez
Dra. Amada Ampudia Rueda
Dra. Rosa del Carmen Flores Macías
Lic. Silvia Teresa Lizárraga Rocha
Dra. Sofía Rivera Aragón
Dr. Carlos Santoyo Velasco
Dr. Jesús Felipe Uribe Prado
Psic. Ma. Elena Gómez Rosales

Portada elaborada por:

Lic. Sarahí Gallardo Pineda

Primera edición: 2012

Fecha de edición: 27 de agosto de 2012

DR©2012. Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México, D.F.

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Av. Universidad 3004, Col. Copilco-Universidad, C.P.
04510, Del. Coyoacán, México, D.F.

Impreso y hecho en México

ISBN 978-607-02-3428-6

"Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio
sin la autorización del titular de los derechos patrimoniales"

Índice

Prólogo	7
Agradecimientos.....	11
Capítulo I. Aprendizaje y Control Temporal: Adquisición y Transferencia.....	13
Capítulo 2. Flexibilidad de la Estimación de Intervalos.....	39
Capítulo 3. Estimación Temporal y Memoria Episódica en Animales: Criterios Psicológicos, Procedimientos y Nuevas Propuestas	87
Capítulo 4. Estimación Temporal en un Modelo Animal de Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad	147
Capítulo 5. Interaction of Temporal Memories in Extinction	191

Página 6

BLANCA

Prólogo

Este volumen presenta un conjunto de trabajos realizados en una de las áreas con mayor tradición e influencia en el campo de la Psicología, la estimación temporal. El término estimación temporal se ha utilizado para describir los procesos de discriminación temporal involucrados en la estimación y reproducción de duraciones relativamente cortas, generalmente en el rango de segundos a minutos (Church, 2002; Meck, 2003), que ayudan a coordinar la acción con el medio. Desde la aparición del artículo de Gibbon “Scalar expectancy theory and Weber’s law in animal timing” en el que propone un modelo formal que permite realizar predicciones cuantitativas de los datos (Church, 2002), hace ya treinta y cinco años, muchas cosas han ocurrido en el área. En los últimos tiempos, los investigadores han emprendido la tarea de comprender qué se aprende cuando nos enfrentamos a regularidades temporales y qué trayectoria sigue este aprendizaje, así como cuáles son los límites de este comportamiento adaptativo (Staddon y Higa, 1999; Machado, 1997). Los últimos lustros han atestiguado los avances en el establecimiento de las bases fisiológicas y funcionales de esta conducta (Meck, 2003), lo que ha apoyado el interés en establecer la utilidad práctica del conocimiento generado en esta área. Los artículos aquí presentados ilustran varias posibles formas de abordar el problema de la estimación temporal y, por ello, nos proporcionan una perspectiva amplia del tema. En el capítulo titulado “Aprendizaje y Control Temporal: Adquisición y Transferencia” el autor subraya la importancia del estudio de la adquisición del con-

trol temporal, enfatizando los determinantes de la trayectoria como referentes empíricos de los modelos dinámicos de la estimación temporal. En el artículo “Interaction of Temporal Memories in Extinction”, los autores presentan un estudio en el que analizan la formación e interacción de memorias temporales como fuente de control de la ejecución actual en programas de intervalo fijo. La colaboración titulada “Flexibilidad de la Estimación de Intervalos” realiza una revisión del tema y proporciona evidencia que destaca la flexibilidad como característica adaptativa de la estimación y señala la necesidad de incorporarla en las teorías actuales. Igualmente se presenta la colaboración “Estimación Temporal y Memoria Episódica en Animales: Criterios Psicológicos, Procedimientos y Nuevas Propuestas” donde los autores proponen y evalúan el uso de tareas de estimación temporal para el estudio de la memoria episódica en animales no humanos. Por último, el trabajo titulado “Estimación Temporal en un Modelo Animal de Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad” revisa evidencia empírica acerca de la utilidad de los modelos animales de la estimación temporal para la determinación de endofenotipos. La investigación en estimación temporal sigue creciendo y haciendo contacto con otras áreas de la psicología, enriqueciendo nuestro conocimiento sobre la adaptabilidad de nuestro comportamiento y el de otros animales. Este volumen representa un esfuerzo por poner al alcance de los interesados la investigación más reciente y los problemas teóricos y aplicados que ocupan a los estudiosos de la estimación temporal y va dirigido a un público amplio: estudiantes de licenciatura, estudiantes de los primeros semestres del posgrado y colegas interesados en el tema. Esperamos que resulte útil y que aliente el desarrollo de otras investigaciones en esta fascinante área.

Los editores

Referencias

- Church, R. M. (2002). Temporal learning. En H. Pashler (Ed.). *Steven's Handbook of Experimental Psychology* (365-393). New York: Wiley.
- Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2002). *The symbolic foundations of conditioned behavior*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Machado, A. (1997). Learning the temporal dynamics of behavior. *Psychological Review*, 104, 241-265.
- Meck, W. H. (2003). Introduction: persistence of time. En W. H. Meck (Ed.). *Functional and neural mechanisms of interval timing* (xvii-xli). New York: Wiley.
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. (1999). Time and memory: towards a pacemaker-free theory of interval timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 71, 215-251.

Página 10

BLANCA

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (proyecto PAPIIT IN-305808) y a las autoridades de la Facultad de Psicología por el apoyo proporcionado para la publicación de este libro, a los revisores anónimos, que con sus valiosos comentarios ayudaron a mejorar el contenido de esta obra y a la Lic. Ma. Elena Gómez Rosales, Jefa del Departamento de Publicaciones y a su equipo, por su eficiente y profesional apoyo.

PÁGINA 12
BLANCA

1

Aprendizaje y control temporal: Adquisición y transferencia

Florente López

Facultad de Psicología, UNAM

El estudio del aprendizaje es una tarea central de la psicología y se le puede identificar en dos formas: como producto y como proceso. La primera refiere a los cambios de conducta que resultan de la exposición prolongada a un conjunto de condiciones ambientales relativamente regulares. La segunda sugiere el curso o trayectoria que sigue el comportamiento hasta alcanzar dichos cambios. El estudio del aprendizaje ha reflejado estos dos tratamientos, así como esfuerzos por articularlos en una visión teórica integrada. Por ejemplo, en el aprendizaje de tareas, existe una gran tradición de investigación sobre el curso del aprendizaje a medida que incrementa la experiencia en una tarea particular. Un punto de referencia importante fue el trabajo de Newell y Rosembloom (1981) quienes exploraron formas de describir cuantitativamente la relación entre experiencia (tiempo o práctica) y la ejecución de una tarea. La descripción cuantitativa más exitosa fue la ley de poder del aprendizaje que mostró ser una robusta representación empírica de la adquisición de diversas tareas. Dos controversias matizaron el tema de curvas de aprendizaje: la de representación cuantitativa empírica y la de explicación del aprendizaje.

La investigación sobre curvas de aprendizaje abarcó una gran cantidad y diversidad de tareas (ver Heathcote, Brown, & Mewhort, 2000, para una revisión) y la mayoría adoptó al tiempo para completar la tarea como indicador del aprendizaje. Si bien la investigación se dirigió a la búsqueda de la mejor descripción cuantitativa, los intentos de representación empírica indudablemente contribuyeron a la generación de interesantes teorías del aprendizaje (véase, por ejemplo, Logan, 1995). En el presente escrito, el fenómeno que nos ocupa no parece tener un indicador de destreza similar al de las tareas evaluadas en el estudio de curvas de aprendizaje. Sin embargo, los cambios en función del entrenamiento son relativamente similares en ambos temas: los incrementos en aprendizaje siguen una función con ganancias decrecientes. Para mayor claridad, consideremos una tarea de aprendizaje temporal concreta, el programa de reforzamiento de Intervalo Fijo (IF). Este programa representa una de las tareas de laboratorio más simples: un animal recibe una pequeña porción de alimento siempre y cuando emita una respuesta después de transcurrido un tiempo fijo desde la entrega de alimento precedente.

Desde un punto de vista formal, la ejecución óptima en IF requiere que el animal emita una sola respuesta una vez transcurrido el tiempo exacto desde el reforzador previo. Lo anterior significa que el animal debe aprender la respuesta efectiva, lo que normalmente se propicia como parte del entrenamiento. El tiempo requerido, es la variable independiente que permite determinar si el organismo es sensible a la misma, lo que califica al programa IF como una tarea de aprendizaje o discriminación temporal. ¿Aprenden los animales el tiempo requerido en estos programas? La respuesta es afirmativa aunque, como es de esperar, el aprendizaje no

es perfecto y los animales suelen responder con una estimación variable y aproximada. Sin embargo, en promedio, el momento en que empiezan a responder incrementa con el valor temporal del IF, es decir, la conducta queda bajo el control del paso del tiempo; es un caso de control temporal de la conducta. De esta forma, a diferencia del aprendizaje de tareas en las que el indicador del aprendizaje es el tiempo que toma concluir la tarea, en el programa de IF es el tiempo de espera antes de responder. En el primer caso el tiempo para terminar la tarea disminuye con la experiencia, mientras que en el segundo el tiempo de espera incrementa con la experiencia. Pero, en ambos casos las ganancias son decrecientes.

Como anteriormente indicamos, el estudio del aprendizaje de tareas se caracterizó por un interés por encontrar una descripción empírica general del curso del aprendizaje. Este interés ha enmarcado los avances teóricos y metodológicos de este campo de estudio. En el aprendizaje temporal, excepto por algunas consideraciones generales (Ferster & Skinner, 1957), el mayor interés se centró en el producto del aprendizaje, o estado estable. Sin embargo, en los últimos años resurgió el interés por el curso del aprendizaje temporal debido a sus implicaciones para la teoría y los indicios que podría proporcionar sobre el proceso y producto del aprendizaje temporal (Machado & Cevik, 1998). El presente escrito refleja la influencia de ambas tradiciones de investigación: el aprendizaje de tareas y el análisis del proceso de control temporal. La primera de estas nos lleva a estudiar el curso del aprendizaje temporal, es decir de los cambios en el indicador del aprendizaje en función de la experiencia. La segunda nos sugiere el estudio de los cambios en el ajuste del comportamiento a la regularidad temporal del ambiente.

Control Temporal y aprendizaje

El concepto de aprendizaje temporal es amplio y suele comprender nociones de estimación, discriminación, regulación y control temporal. Los dos primeros refieren al aprendizaje en sí. Los dos últimos, refieren al control temporal de la conducta, al desarrollo de un patrón de conducta temporalmente diferenciado, comúnmente observado en programas periódicos. En la preparación experimental más común, se programa la entrega de un reforzador siempre y cuando se cumplan dos condiciones sucesivas: que haya transcurrido cierto tiempo desde un marcador temporal, usualmente el reforzador mismo, y que el animal emita una respuesta especificada. Cuando el marcador temporal es el reforzador en sí, al programa se le denomina Intervalo Fijo (IF). No deja de sorprender la regularidad del comportamiento observada en diferentes especies sometidas de manera crónica a este programa de reforzamiento: Después de un periodo con pocas o ninguna respuesta, el animal responde a una tasa creciente o relativamente constante. La transición al periodo de respuesta ocurre, en promedio, a una proporción constante del valor del intervalo programado, la varianza incrementa conforme aumenta el valor del intervalo, pero la relación entre la media y la desviación estándar tiende a permanecer constante (véase, por ejemplo, Lejeune & Wearden, 1991; Lejeune, Richelle, & Wearden, 2006). Las propiedades cuantitativas anteriores resumen lo que aquí consideramos como aprendizaje temporal y que han sido elementos importantes para el desarrollo de teorías de estimación temporal (v.g. Gibbon, 1977; Killeen & Fetterman, 1988). Estas teorías proponen modelos de estimación temporal como formas de explicar las propiedades cuantitativas anotadas, tanto en programas IF como en otras tareas de aprendizaje temporal. El

interés del presente escrito, parte de la idea de que esas propiedades del control temporal eventualmente se manifiestan una vez que un organismo experimenta regularidad temporal en la entrega del reforzador (Baron & Leinenweber, 1995; Cole 2001; López & Menez, 2005).

Existe poca evidencia en cuanto al proceso que inicia con la exposición del animal a un programa de IF y concluye con la adquisición de conducta temporalmente discriminada. Si bien en la investigación en programas de reforzamiento se han subrayado los efectos crónicos y el estado estable del comportamiento, es evidente que una comprensión completa de los determinantes del control temporal incluye la adquisición o curso hacia el estado estable. Los programas de IF representan una opción de estudio interesante debido a las regularidades observadas en la ejecución bajo aplicación sostenida del mismo y a la sencillez de programación. Como antes indicamos, son notables las regularidades relacionadas con el ajuste temporal de la conducta: la evidencia es concluyente respecto a la observación de un patrón de respuestas temporalmente discriminado que indica que la conducta puede entenderse como una forma de control temporal. Ferster y Skinner (1957) emprendieron la monumental tarea del análisis experimental de los programas de reforzamiento. En particular dedicaron grandes esfuerzos al estudio del comportamiento en programas de IF. Evaluando innumerables registros acumulados de ratas y palomas, concluyeron que el patrón dominante era el de una pausa seguida por una tasa de respuesta positivamente acelerada a la que denominaron “festón”. En esa obra por primera vez se describió el curso que seguía la conducta en los programas de IF, hasta concluir en la observación regular de la conducta de festoneo. Su descripción fue cualitativa y puede resumirse de la siguiente manera:

Al someter a un organismo a un programa de IF después de un programa regular de entrenamiento a responder, al inicio se observa que la distribución temporal de la respuesta semeja una curva de respuestas que inicia a una tasa relativamente alta y que disminuye conforme transcurre el tiempo desde el reforzador (curva de extinción). Conforme aumenta el entrenamiento se transforma gradualmente en una curva con una tasa uniforme de respuesta. Con mayor entrenamiento aparecen carreras breves de tasas de respuesta más altas y, finalmente, se presenta la aparición gradual del patrón de respuesta positivamente acelerado.

Por supuesto, las descripciones de Ferster y Skinner fueron mucho más detalladas que lo anterior y se referían al comportamiento en cada uno de los intervalos o ensayos que se aplicaban en la sesión experimental. Excepto por un tratamiento más reciente (que revisaremos más adelante), no se realizaron estudios adicionales al respecto. De hecho, la regularidad y notoriedad de los efectos sobre el patrón de respuesta con entrenamiento prolongado, concentró la atención en el estado estable (o producto del aprendizaje temporal). El acuerdo relativamente general de que el patrón de respuesta observado se podía reducir a dos estados temporalmente discriminados (Schneider, 1969), uno con pocas o ninguna respuesta y otro con un nivel de respuesta sostenido, dirigió la atención a los determinantes del momento de cambio de un estado a otro. De esta forma, el momento de cambio se convierte en uno de los indicadores principales de control temporal y en un dato fundamental para las teorías de estimación temporal. Se han utilizado varios indicadores del momento de cambio: la pausa post-reforzador, el punto de transición, el índice de curvatura y la vida cuartilar, entre otros. Con fines ilus-

trativos tomemos uno de estos índices, la vida cuartilar (VC), a fin de ilustrar la descripción del aprendizaje temporal.

La vida cuartilar se refiere al tiempo que toma al animal emitir una cuarta parte de las respuestas en un intervalo. De esta forma, en la medida en que las respuestas se desplazan a la parte final del intervalo, el valor de la vida cuartilar tiende a crecer. De hecho, se ha observado que en los programas de IF, la VC tiende a aumentar en función del entrenamiento. Para identificar la forma de estos cambios se requiere una descripción empírica cuantitativa que refleje las propiedades fundamentales del patrón de adquisición: el tiempo que toma, qué tan abrupto es el logro del nivel asintótico y el nivel asintótico en sí. Por ejemplo, Gallistel, Fairhurst y Balsam (2004) sugieren que la función Weibull efectivamente representa estas propiedades. Otros autores, como Guilhardi y Church (2005) han aplicado una función exponencial. Sin embargo, la Función Weibull es mucho más flexible y, de hecho, contiene a la exponencial como un caso especial por lo que resulta una buena posibilidad para evaluar el desarrollo del aprendizaje temporal. Con este fin, utilizaremos esta función, en la forma propuesta por Gallistel y cols.

$$VC = A(1 - 2^{-[(E/L)^S]})$$

Donde A es el nivel asintótico, L es la latencia o tiempo que toma obtener la mitad del nivel asintótico estimado, S es la forma indicativa de qué tan abrupto es el curso hacia el nivel asintótico y E es el número de ensayos o sesiones, según sea el caso. Aunque los autores señalan algunas dificultades de esta descripción cuantitativa de los datos, se puede utilizar como una primera aproximación para identificar propiedades importantes de la adquisición.

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

En la Fig. 1 se muestran los datos de VC a lo largo de las sesiones, para ratas sometidas a un programa IF 30-s y, en la Fig. 2, se presentan los de ratas sometidas a un programa IF 90-s. La línea continua representa la curva de mejor ajuste de la función Weibull. En términos generales se observan algunas similitudes entre las curvas de adquisición de los dos valores: Todas las curvas muestran incrementos conforme aumenta el entrenamiento, pero la tasa de incremento es cada vez menor, dando lugar a una tendencia de crecimiento negativamente acelerada. La principal diferencia entre grupos se refiere al nivel asintótico estimado que es mayor para el IF 90 que para el IF 30. La primera propiedad es muy común en la adquisición de diversas habilidades y, en particular, en varias mediciones de estimación temporal en programas periódicos.

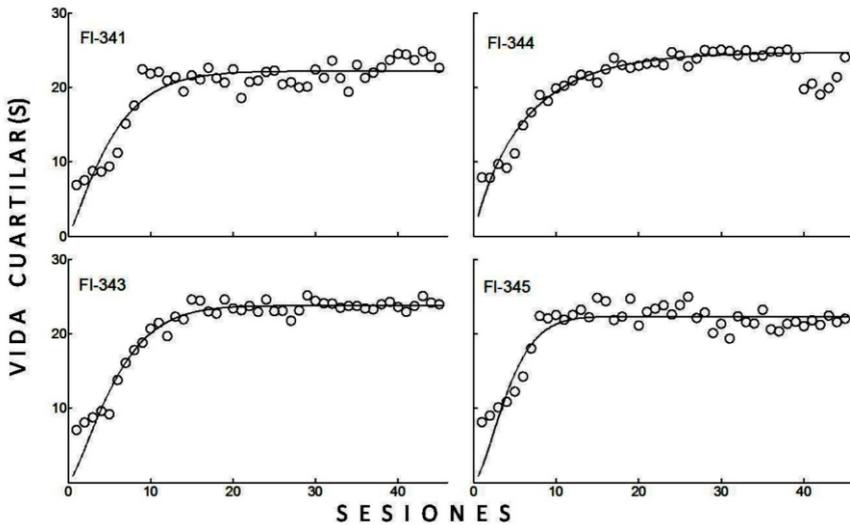


Figura 1. Mediana de la vida cuartil para cada sesión de entrenamiento en un programa IF 30-s. La línea continua representa la curva de mejor ajuste a la función Weibull.

APRENDIZAJE Y CONTROL TEMPORAL:
ADQUISICIÓN Y TRANSFERENCIA

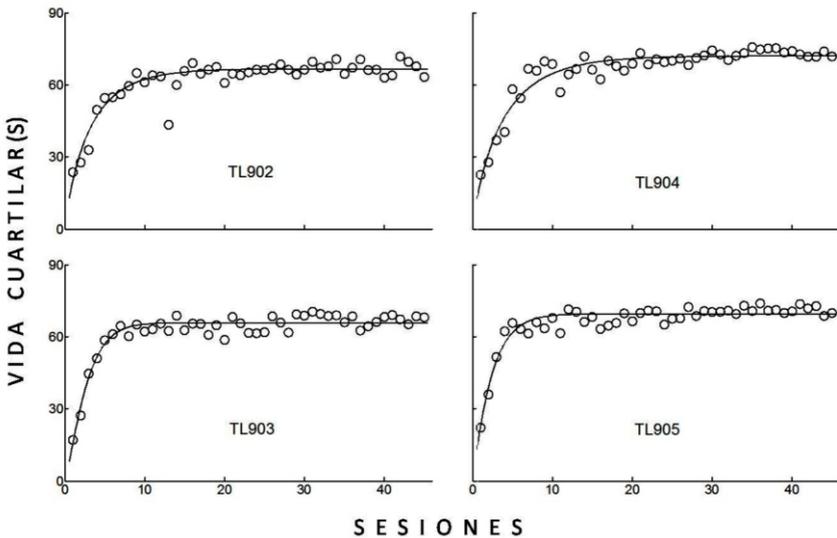


Figura 2. Mediana de la vida cuartil para cada sesión de entrenamiento en el programa IF 90s. La línea continua representa la curva de mejor ajuste a la función Weibull.

En una descripción similar, López y Menez (2009) observaron la ejecución de ratas en programas de Intervalo Fijo 30-s y 90-s de tal forma que ocurrieran decrementos o incrementos en la frecuencia de reforzamiento respecto a la proporcionada en un entrenamiento precedente. Los autores ensayaron el ajuste de la función Weibull para describir los cambios en el tiempo a la primera respuesta y la VC en función de las sesiones. Nuevamente, dicha función mostró una buena sensibilidad a las propiedades de los datos y una descripción de los mismos igualmente buena. Rara vez se obtuvo una varianza explicada menor al 80% y la mayoría tuvo valores por encima del 90%. En resumen, la evidencia indica que el curso hacia el estado estable es ordenado y que puede describirse de manera cuantitativa con una aproximación razonable. Por otro lado,

la descripción cuantitativa proporciona índices de las propiedades importantes de la curva de aprendizaje que permiten hacer inferencias respecto al momento de aprendizaje y la velocidad con que se alcanza. En otras palabras, la descripción empírica no es un mero ejercicio de ajustes, conduce a indicadores importantes para la teoría. Por ejemplo, se ha ensayado la descripción de indicadores temporales por medio de otras funciones, en particular las de poder y la exponencial. Esta última fue aplicada por Guilhardi y Church (2005) para describir cambios en mediciones de discriminación temporal, como la razón de discriminación y el tiempo a la primera respuesta. Los ajustes fueron satisfactorios, pero es importante anotar que es muy posible que el ajuste de otras funciones hubiera sido igualmente satisfactorio. De aquí debe inferirse que el interés principal no es el mero ajuste empírico, sino el significado teórico de los mismos y su congruencia con los modelos existentes. Por ejemplo, en la discusión clásica del aprendizaje de habilidades, la importancia de justificar el crecimiento exponencial sobre el de poder, radicó en que el primero implica que la tasa de aprendizaje es constante respecto a lo que falta por aprender, mientras que, el segundo, implica que se aprende cada vez menos (Heathcote, Brown, & Meworth, 2000). Como mencionamos antes, la exponencial es un caso especial de la función Weibull (cuando $s=1$) por lo que las desviaciones de 1 en el parámetro de forma significan el grado en que se mantiene proporcional el aprendizaje al nivel predicho. Por el momento no existe claridad en cuanto al significado de los hallazgos para la teoría porque no se cuenta con una tradición que permita vincular las curvas de aprendizaje temporal con los modelos de estimación temporal existentes. Sin embargo, creemos que la discusión anterior ilustra la importancia de desarrollar esta posibilidad. En la investigación reciente se acude a una estrategia distinta para evaluar los facto-

res implicados en la adquisición del control temporal, considerando el tipo de experiencia del animal antes de enfrentar la tarea de aprendizaje temporal.

Transferencia e historia de condicionamiento

La investigación reciente manifiesta un renovado interés por estudiar los factores que determinan el curso del aprendizaje temporal en programas IF. Por ejemplo, una línea de investigación estudia el grado en que las condiciones previas a la introducción del IF, alteran la ejecución terminal en el mismo. Estos estudios se realizan en dos fases sucesivas. La primera, que llamaremos historia de condicionamiento (o, simplemente historia), consiste en someter a los animales a un programa de reforzamiento, distinto al IF, por un número relativamente grande de sesiones. La segunda, que llamaremos prueba de transferencia (o, simplemente prueba), consiste en someter al animal a un programa de IF.

Varios estudios llegaron a la conclusión de que la historia afecta algunas propiedades de la conducta en estado estable en la fase de prueba. Dos propiedades consideradas fueron la tasa y el patrón temporal de la respuesta. En cuanto a la primera, algunos investigadores encontraron que el IF producía tasas altas y sostenidas de respuesta si éste se introducía después de programas de Razón-Fija (RF) o Razón-Variable (RV), cosa que no ocurría después de Reforzamiento-Diferencial de Tasas-Bajas (RDB) o de entrenamiento regular (Johnson, Bickel, Higgins, & Morris, 1991; LeFrancois & Metzger, 1993; Urbain, Poling, Millam, & Thompson, 1978). Sin embargo, otros investigadores encontraron que estos efectos solo ocurrían en las sesiones iniciales o intermedias pero que, bajo entrenamiento prolongado, tendían a desaparecer (Baron & Leinenweber, 1995; Cole, 2001; López & Menez, 2005).

En cuanto al patrón temporal, Urbain y Cols. (1978) y Wanchisen, Tatham, & Mooney, (1989) observaron una tasa de respuesta relativamente constante durante el intervalo entre reforzadores (IER), cuando la fase de historia consistió en la presentación de un programa RF. Sin embargo, Baron and Leinenweber (1995) and Freeman and Lattal (1992) encontraron que el patrón temporal característico en IF en estado estable ocurría independientemente de la historia. Esta aparente discrepancia de resultados fue resuelta por Cole (2001) quien mantuvo los programas de IF por un tiempo prologado. Bajo estas condiciones, observó que el patrón de respuesta típico de los programas IF se presentaba en las últimas sesiones, independientemente del tipo de historia. En resumen, diferentes historias pueden producir diferencias en tasa y patrón de respuesta durante la prueba. Pero, conforme aumenta el entrenamiento estas diferencias tienden a desaparecer, sugiriendo así que la ejecución terminal se puede alcanzar mediante diferentes rutas o trayectorias. En el estudio de López y Menez (2005) esta afirmación fue completamente corroborada. Al comparar la ejecución en programas IF 30s y IF 90s después de historias en programas de reforzamiento continuo (RFC), Tiempo Fijo (TF) e Intervalo Aleatorio (IA) se pudo concluir que, efectivamente la historia afecta la ejecución de las ratas en los programas IF, pero solo de manera transitoria.

Algunos autores han sugerido que el análisis de trayectorias conductuales en los programas IF, desde las primeras hasta las últimas sesiones en IF puede ayudar a determinar los procesos implicados en el aprendizaje temporal en los programas periódicos (cf. Machado, 1997; Machado & Cevik, 1998). Sin embargo, como se indicó, los informes sobre el curso del comportamiento conforme el experimento progresa son escasos. En general, se sabe que los cambios conductuales en dirección al estado estable muestran un

decremento en la tasa de respuesta durante la primera mitad del IER y un incremento en la segunda mitad conforme transcurren las sesiones. Machado y Cevick (1998) encontraron que estos cambios en direcciones opuestas ocurren a diferentes tasas a lo largo de las sesiones. Con fines ilustrativos, en la Figura 4 se presenta la tasa de respuesta de 4 ratas en las partes inicial (bines 2, 3 y 4) y terminal (bines 7, 8 y 9) del IER, en programas IF 30-s y 90-s, a lo largo de las primeras 15 sesiones. Para construir estas figuras, primero se obtuvieron las tasas de respuesta en 10 bines sucesivos, con amplitud igual a 1/10 del valor del intervalo. Enseguida se graficaron los puntos obtenidos en cada sesión, para los bines 2, 3 y 4 que corresponden a la primera mitad del intervalo, y para los bines 7, 8, y 9 que corresponden a la segunda mitad.

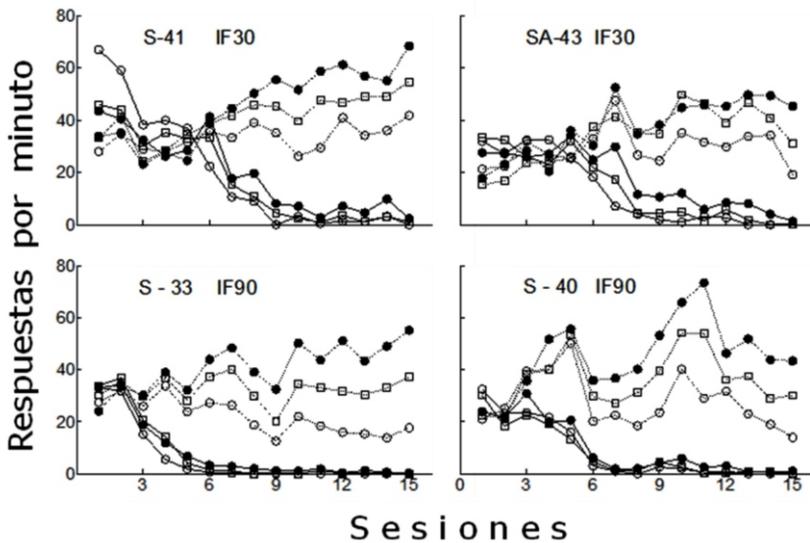


Figura 3. Tasa de respuesta en cada bin de 1/10 del valor del intervalo en las primeras 15 sesiones. Se presentan los valores obtenidos en los bines 2 (círculos vacíos, línea continua), 3 (cuadros vacíos línea continua), 4 (círculos llenos, línea continua), 7 (círculos vacíos, línea discontinua), 8 (cuadros vacíos, línea discontinua) y 9 (círculos llenos, línea discontinua).

Como se puede apreciar, en la primera sesión de ambos programas, las tasas de respuesta son relativamente similares en todos los bins. En las sesiones subsiguientes la tasa de respuesta en los tres bins terminales (7, 8 y 9) tiende a incrementar ligeramente o mantenerse en el mismo valor, aunque con variaciones amplias. Los cambios más estables ocurren en los bins iniciales (2, 3 y 4), que rápidamente decaen a niveles cercanos o iguales a cero y con muy poca variación. Este patrón de resultados es congruente con un modelo de dos procesos, como el sugerido por Machado y Cevick (1998), dado que los decrementos en la tasa del estado inicial parecen ocurrir más rápidamente que los del estado terminal. Sin embargo, la situación anterior podría depender de la tasa de entrada al programa IF. Considere, por ejemplo, lo que ocurriría si el animal respondiera a una tasa muy baja al inicio del programa IF: Las tasas del estado inicial estarían prácticamente en su valor final, mientras que las del estado terminal tendrían que incrementar hasta alcanzar el valor propio de la conducta en la segunda mitad del intervalo. En la Figura 4 se ilustran las posibilidades anteriores con datos de 2 ratas; una que experimentó una historia en TF y otra una historia de entrenamiento regular de moldeamiento y CRF.

Como se puede apreciar en la Figura 4, las diferentes historias generaron diferentes patrones de entrada al IF. Por consiguiente, el curso de la tasa de respuesta en los diferentes bins seleccionados siguió trayectorias distintas. Los bins iniciales tendieron a alcanzar valores similares en las dos ratas, pero con tendencia decreciente en una y prácticamente en cero desde el principio en la otra. En otras palabras, la trayectoria siguió cursos diferentes dependiendo del patrón inicial que, a su vez, dependió de la historia. En resumen, la dinámica del patrón de respuestas en adquisición, cuando las condiciones

iniciales difieren, puede revelar en detalle los procesos de adquisición y proporcionar evidencia para evaluar en condiciones favorables afirmaciones de orden teórico. Una posibilidad de estudio en cuanto a la trayectoria hacia estabilidad y efectos de historia se refiere a la rapidez con que se desarrolla el control temporal de la conducta.

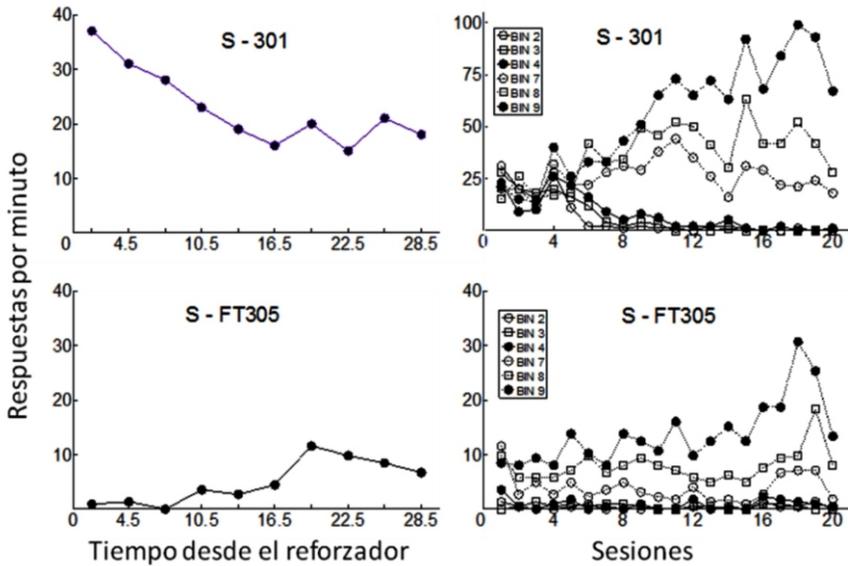


Figura 4. Patrón de respuesta (columna izquierda) y tasa de respuesta en bins seleccionados (columna derecha) en ratas sometidas a un programa IF 30. La hilera superior muestra las gráficas de una rata que previamente experimentó un programa regular de entrenamiento. La hilera inferior muestra las gráficas de una rata que previamente recibió un programa TF 30 durante 30 sesiones.

Velocidad del aprendizaje temporal

Algunos investigadores han sugerido que la velocidad en que ocurre el aprendizaje temporal puede verse afectada por el tipo de experiencia previa a la tarea de aprendizaje temporal (Guilhardi & Church, 2005; Machado, 1997). De hecho, existe

evidencia de diferencias en la velocidad de adquisición en función de la historia de condicionamiento. Un informe indica de que la adquisición del control temporal en un IF 30-s ocurre de manera más lenta si es precedida por una historia en VR 30 que por entrenamiento regular (Wanchisen, Tatham, & Mooney, 1989). De igual manera, en un programa IF 15-s se observó que la adquisición fue más lenta cuando fue precedida por entrenamiento en FR 40 que en RDB 11-s (Urbain, Poling, Millam, & Thompson, 1978). En un estudio más sistemático, López y Menez (2005) mostraron que el control temporal se desarrolló con mayor rapidez con una historia de condicionamiento en programas TF que en programas IA o RF 1. En conclusión, la evidencia fortalece la idea de que la velocidad de aprendizaje depende de la historia de condicionamiento pero, ¿cómo se explican estas diferencias?

Dos trabajos se orientan hacia una posible explicación:

Trapold, Carlson y Myers (1965) observaron la adquisición de control temporal con ratas, en un programa IF 120-s, después de historias en programas TF, TV y entrenamiento regular. Encontraron que la adquisición fue más rápida con historia en TF que en TV y que la más lenta ocurrió después de entrenamiento regular. Se preguntaron si la velocidad de adquisición se relacionaba con la velocidad de adquisición de tasas de respuesta bajas en la primera mitad del IF, tasas altas en la segunda mitad del intervalo, o con ambas. Para evaluar estas posibilidades, obtuvieron la tasa de respuesta en la primera y segunda mitades del intervalo en la prueba, después de historias en TF y TV. La tasa de adquisición de ambas fue mayor después de TF que de TV, con diferencias más marcadas en la primera mitad. Un efecto similar puede verse en la Fig. 4 antes presentada.

Lo anterior significa que la facilitación de la adquisición del control temporal debida a la historia en TF se debe a que las tasas bajas en la primera mitad del intervalo se establecen rápidamente en la prueba. Los autores sugieren la posibilidad de que lo anterior puede explicarse por la generación de conducta supersticiosa en los programas no contingentes, en particular el de TF. El grupo con entrenamiento regular previo no tuvo oportunidad de generar patrones de conducta supersticiosa que podrían persistir en la fase de prueba y competir con presión de la palanca. Una forma de hipótesis mediadora señalaría la posibilidad de que el pre-entrenamiento no-contingente establezca cadenas de conducta supersticiosa y que las cadenas adquiridas durante TF sean de alguna forma más facilitadoras del desarrollo del festón en IF que las adquiridas durante TV.

Por otro lado, Reed y Morgan (2008) en varios experimentos con ratas, evaluaron los efectos de la exposición previa a programas de razón aleatoria (RA), Intervalo aleatorio (IA) o intervalo variable (IV) sobre el patrón de respuesta en un programa IF 60-s. La velocidad del control temporal en el IF fue mayor después de historia en RA, intermedia después de IA y menor después de IV. Adicionalmente, en otra comparación se observó que los programas RV retardaban más la adquisición que los programas RA. En general, los autores proponen que las diferencias en adquisición se pueden atribuir al grado de control inhibitorio generado por el programa de historia. En otras palabras, sugieren que la facilitación del control temporal se debe a que el reforzador inhibe la conducta subsiguiente debido a que, con frecuencia, ocurrían varias respuestas después del reforzador antes de que se entregara el siguiente reforzador. Si bien es posible que este mecanismo pueda intervenir en programas de historia que generan inhi-

bición de la respuesta inmediatamente después del reforzador, es posible que el caso con historias periódicas no contingentes sea diferente. En el estudio de Trapold y Cols. (1965), la fase de historia fue un programa de TF sin palanca, por lo que no había posibilidad de que la operante no fuera reforzada. Sin embargo generó un aprendizaje más rápido que TV. Debe suponerse que otros factores operan.

Transferencia del aprendizaje temporal

En conjunto, los estudios revisados indican que ciertas historias de condicionamiento generan una mayor transferencia de control que otras. Aunque, como vimos, se han sugerido algunas explicaciones, éstas aún son muy generales. Aquí partiremos de las generalizaciones que sugiere la evidencia empírica y, a partir de ello evaluaremos investigación propuesta y realizada en nuestro laboratorio.

La investigación sugiere dos posibles factores involucrados en la velocidad de adquisición del control temporal. Uno es la tasa de respuesta al inicio de la fase de prueba: Las historias que generan tasas bajas inducen una adquisición del control temporal más rápida que las historias que generan tasas relativamente altas (López & Menez, 2005; Urbain, Poling, Millam, & Thompson 1978). Es posible que las bajas tasas al inicio de la fase de prueba faciliten la adquisición del control temporal porque favorecen la aparición de pausas largas desde el reforzador, cosa que no ocurre con tasas iniciales más altas. Un segundo factor es que las historias que suelen facilitar el control temporal, como DRB o TF, requieren que transcurra un tiempo fijo, desde la respuesta o el reforzador, para que el reforzador sea entregado, lo que no ocurre en programas de razón o de IA. Existe la posibilidad de que el control temporal al introducir el IF se facilita porque la expe-

riencia con los programas TF o RDB permiten el aprendizaje del tiempo como una señal importante de la entrega del reforzador. Este tipo de aprendizaje no es proporcionado por programas como de razón o intervalo variable en alguna de sus formas.

En un estudio recién concluido evaluamos las hipótesis anteriores comparando la adquisición del control temporal en IF 90-s en la fase de prueba y con TF 30-s, TF 90-s, TA 30-s e IF 30-s en la fase de historia en diferentes grupos. La lógica del estudio es la siguiente: Al inicio del IF los grupos con historia de reforzamiento no contingente responderían a tasas muy bajas y similares. De esta forma, no deberían existir diferencias en la adquisición durante la prueba. No obstante, estos grupos difieren en cuanto a la regularidad temporal de la entrega del reforzador. Por consiguiente, si el TF proporciona aprendizaje del tiempo como señal importante y este se transfiere al IF, sería de esperar que estos programas generaran un aprendizaje temporal más rápido que el grupo con historia en TA. Adicionalmente, la comparación entre IF y TF del mismo valor, permitiría discriminar la contribución de la contingencia (en IF) de la mera regularidad temporal en la historia (TF). Si los efectos sobre tasa y patrón de respuesta son independientes, la adquisición del patrón temporalmente discriminado ocurriría de manera similar, pero las tasas de respuesta serían más altas en IF que en TF. En la Figura 5 se muestran los hallazgos del experimento.

Debido a que en un experimento no publicado (López & Menez, 2010) se observó que la conducta de insertar el hocico en el comedero (IH) manifestaba apropiadamente la naturaleza del aprendizaje durante los programas no contingentes, se midió esta conducta a lo largo del experimento. Los datos de IH durante la fase de historia, muestran que

todos los grupos con entrega temporalmente regular del reforzador mostraron un patrón de respuesta temporalmente discriminado. Lo que no ocurrió con las ratas con historia en TA. En otras palabras, los primeros aprendieron el tiempo como señal de la entrega del reforzador pero no los últimos. En segundo lugar se observa que el aprendizaje de la historia se transfiere a la fase de prueba: el patrón de respuesta de apretar la palanca adquiere una forma temporalmente discriminada desde las primeras sesiones en IF en los grupos con experiencia en regularidades temporales, lo que no ocurre en el grupo TA.

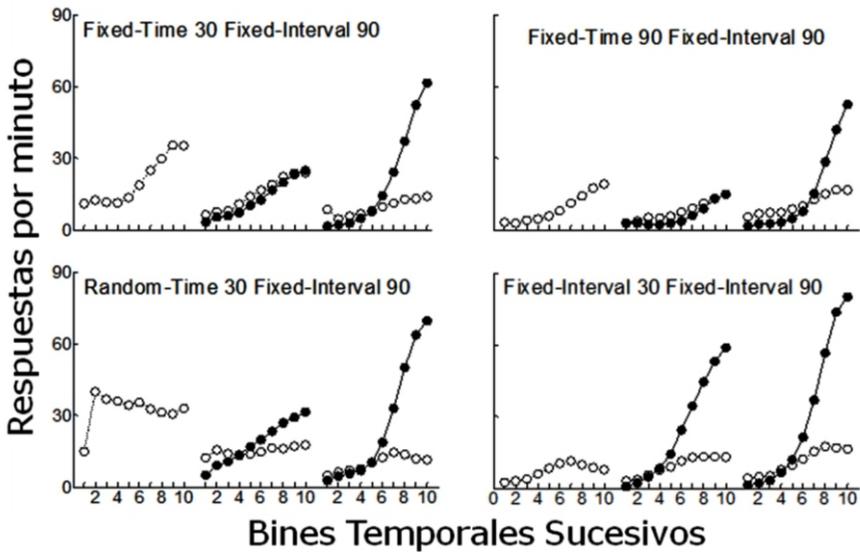


Figura 5. Curvas de respuesta obtenidas en las últimas 5 sesiones de la fase de historia (columna izquierda de cada gráfica), las primeras 5 en la fase de prueba (columna central de cada gráfica) y las últimas 5 en la fase de prueba (columna derecha de cada gráfica). Las curvas con círculos vacíos representan la conducta de insertar el hocico en el comedero y las curvas con círculos llenos representan la conducta de apretar la palanca.

En conclusión, parece claro que ciertas historias aceleran el aprendizaje temporal en los programas IF y que eso se debe a alguna forma de aprendizaje temporal generado durante la historia y no a factores de respuesta. Sin embargo, no es claro qué es lo que determina la transferencia del control temporal: ¿Es una transferencia mediada por comportamiento, como lo sugeriría la hipótesis de encadenamiento? ¿Es una transferencia del aprendizaje del tiempo como señal del reforzador?

Aprendizaje Temporal y Adaptación

Aun no existe una respuesta clara para lo anterior. Sin embargo, podemos considerar dos cuestiones que pueden ayudar a encontrar una respuesta en el marco de conceptos de adaptación. Primero notemos que desde una perspectiva adaptativa la transferencia aquí observada realmente no resulta sorprendente. Los organismos no tienen que aprender la asociación entre tiempo y respuesta para cada respuesta involucrada en la misma contingencia temporal. Una vez aprendido el tiempo lo que está de por medio es la respuesta efectiva o seleccionada (Staddon, 1975; Staddon & Zhang, 1989) o, en términos más generales: *La adaptación ... a un medio ambiente siempre cambiante depende de la capacidad para adquirir información sobre las regularidades del ambiente y utilizar esta información como base de la respuesta adaptativa* (Estes, 1975). La importancia de estas afirmaciones reside en que la conducta en programas de reforzamiento, como el de IF, refleja tanto el aprendizaje de la regularidad temporal como la conducta adaptativa a esa regularidad. En ese sentido, los programas periódicos proporcionan una oportunidad única de investigar la coordinación entre dos sistemas en que ocasionalmente puede verse que la manifestación conductual no siempre refleja el aprendizaje subyacente (véase por ejemplo, Keenan, 1999).

Referencias

- Baron, A., & Leinenweber, A. (1995). Effects of a variable-ratio conditioning history on sensitivity to fixed-interval contingencies in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *63*, 97–110.
- Cole, M. R. (2001). The long-term effect of high- and low-rate responding histories on fixed interval responding in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *75*, 43–54.
- Estes, W. K. (1975). The state of the field: General problems and issues of theory and metatheory. En: W.: K. Estes (Ed.) *Handbook of learning and Cognitive processes. Vol. 1: Introduction to concepts and issues*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Ferster, C. B. & Skinner, B. F. (1957). *Schedules of Reinforcement*. Appleton-Century-Crofts.
- Freeman, T. J., & Lattal, K. A. (1992). Stimulus control of behavioral history. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *57*, 5–15.
- Gallistel, C. R., Fairhurst, S., & Balsam, P. (2004). The learning curve: Implications of a quantitative analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 13124–13131.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, *84*, 3, 279-325.
- Guilhardi, P. & Church, R. M. (2005). Dynamics of temporal discrimination. *Learning & Behavior*, *33*, 399-416.
- Heathcote, A., Brown, S., & Meworth, D. J. K. (2000). The power law repealed: The case for an exponential law of practice. *Psychonomic Bulletin & Review*, *7*, 185-207.

- Johnson, L. M., Bickel, W. K., Higgins, S. T., & Morris, E. K. (1991). The effects of schedule history and the opportunity for adjunctive responding on behavior during a fixed-interval schedule of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *55*, 313–322.
- Keenan, M. (1999). Periodic response-reinforcer contiguity: Temporal control but not as we know it. *Psychological Record*, *49*, 273-297.
- Killeen, P. R., & Fetterman, J. G. (1988). A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, *95*, 274-295.
- LeFrancois, J. R., & Metzger, B. (1993). Low-response-rate conditioning history and fixed-interval responding in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *59*, 543–549.
- Lejeune, H., & Wearden, J. H. (1991). The comparative psychology of fixed-interval responding: Some quantitative analyses. *Learning and Motivation*, *22*, 84-111.
- Lejeune, H., Richelle, M., & Wearden, J. H. (2006). About Skinner and time: Behavior-analytic contributions to research on animal timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *85*, 125-242.
- Logan, G. D. (1995). The Weibull distribution, the power law, and the instance theory of automaticity. *Psychological Review*, *102*, 751-756.
- López, F. & Menez, M. (2005). Effects of reinforcement history on response rate and response pattern in periodic reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *83*, 221-241.
- López, F. & Menez, M. (2009). Control Temporal en Programas de Intervalo Fijo: Efectos de historias de condiciona-

- miento con programas de intervalo variable. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 35, 109-128.
- López, F. & Menez, M. (2012). Transference effects of prior non-contingent reinforcement on the acquisition of temporal control on fixed-interval schedules. *Behavioural Processes*, 90, 402-407.
- Machado, A. (1997). Learning the temporal dynamics of behavior. *Psychological Review*, 104, 241-265.
- Machado, A. & Cevik, M. (1998). Acquisition and extinction under periodic reinforcement. *Behavioural Processes*, 44, 237-262.
- Newell, A., & Rosenbloom, P. S. (1981). Mechanisms of skill acquisition and the law of practice. In J. R. Anderson (Ed.), *Cognitive skills and their acquisition* (pp. 1-55). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Reed, P., & Morgan, T. A. (2008). Effect on subsequent fixed-interval schedule performance of prior exposure to ratio and interval schedules of reinforcement. *Learning & Behavior*, 36, 82-91.
- Schneider, B. (1969). A two-state analysis of fixed-interval responding in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 12, 677-687.
- Staddon, J. E. R. (1975). Learning as adaptation. En: W. K. Estes (Ed.) *Handbook of learning and Cognitive processes*. Vol. 2: Conditioning and behavior theory. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Staddon, J.E.R. & Zhang, Y. (1989). Response selection in operant learning. *Behavioural Processes*, 20, 189-197.

- Trapold, M. A., Carlson, J. G., & Myers, W. A. (1965). The effect of noncontingent fixed- and variable-interval reinforcement upon subsequent acquisition of the fixed-interval scallop. *Psychonomic Science*, 2, 261-262.
- Urbain, C., Poling, A., Millam, J., & Thompson, T. (1978). d-amphetamine and fixed-interval performance: Effects of operant history. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 29, 385-392.
- Wanchisen, B. A., Tatham, T. A., & Mooney, S. E. (1989). Variable-ratio conditioning history produces high and low-rate fixed-interval performance in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 52, 167-179.

Página 38

BLANCA

2

Flexibilidad de la estimación de intervalos

Marina Menez Díaz
Facultad de Psicología, UNAM

Antecedentes

La estimación de intervalos se refiere a una amplia gama de conductas que reflejan la sensibilidad de los organismos a la duración de un evento en el rango de segundos a minutos (Machado, 1997, 2004; Higa, 2008; Shettleworth, 2010). El valor adaptativo de este comportamiento puede inferirse del hecho que peces, tortugas, aves, roedores, humanos y otros primates producen patrones de respuesta semejantes en procedimientos de estimación temporal de intervalos.

Dos características adaptativas que diferencian la estimación temporal de intervalos de otros mecanismos de estimación temporal (p.e., ciclos circadianos) son su relativa inexactitud y su flexibilidad. La inexactitud se ve reflejada en el incremento proporcional de la varianza de los indicadores de control temporal cuando el intervalo a ser estimado se incrementa (Higa, 2008). La relación lineal entre desviación estándar y duración a estimarse o propiedad escalar, es la piedra angular de la Teoría de la Expectancia Escalar (Gibbon, 1977) y su verificación ha estado implicada en prácticamente todas las investiga-

ciones hasta ahora desarrolladas en el área (Gibbon & Church, 1990; Bizo, Chua, Sanabria & Killeen, 2006).

Esta predominancia del estudio de la inexactitud ha restado interés al estudio de la flexibilidad, que de acuerdo con Staddon (1974), se refiere a la forma en que *distintas* clases de eventos pueden servir como marcadores temporales y controlar la conducta dependiente del tiempo (Staddon, 1974; Stubbs, 1971 citado en Higa, 2008). De hecho, existe una escasez de estudios orientados a establecer las características y límites de la misma, así como un marco teórico que los integre.

Los primeros estudios que demostraron dicha flexibilidad fueron los desarrollados en los sesentas por Dews (1962, 1965, 1966). Este autor sometió a prueba la idea de que el patrón festoneado bajo el programa de intervalo fijo (IF) es el resultado de un encadenamiento de respuestas y se preguntó si la interrupción de las conductas encadenadas interrumpiría el patrón de incremento escalonado en la tasa de respuesta durante el intervalo. En lo que puede considerarse el primer ejemplo de un procedimiento con interrupciones, Dews expuso, en una primera fase, a pichones a un programa de intervalo fijo (IF) 500 s, señalándolo mediante la presentación de la luz general de la cámara operante, seguido de un intervalo entre ensayos de 250 s, durante el que la cámara permanecía a oscuras. Posteriormente, durante ensayos de prueba, la luz de la cámara se encendía y apagaba en períodos de 50 s durante el intervalo. La tasa de respuesta durante los segmentos de luz encendida aumentó conforme el tiempo al reforzamiento se aproximó y el festón fue muy cercano al observado bajo las condiciones en las que el estímulo no cambió (Dews, 1962, 1965). Las variaciones en el número, duración y localización de las interrupciones no cambiaron el patrón de respuesta fes-

toneado *total* durante un intervalo (Dews, 1965, 1966). Además, señalar el intervalo con o sin un estímulo visual, tampoco alteró el patrón de respuesta en IF (Dews, 1962). En estos estudios, que abarcaron IFs del orden de segundos a días, se demostró que la interrupción breve y regular del estímulo asociado a la duración del IF entrenado, afectaba el patrón de respuesta pero no la estimación temporal. Lo anterior indicó que los pichones continuaban estimando el intervalo a pesar de la omisión de la señal.

Posteriormente, Roberts y Church (1978) realizan una serie de experimentos con ratas para comprobar si éstas podían detener la estimación ante la interrupción de la señal asociada a una duración, es decir, tratan de probar si las ratas podían hacer lo contrario a lo reportado en el experimento de Dews con pichones. Se basan en SET (Teoría de Expectancia Escalar) que postula tres componentes -reloj, memoria y decisión- en el proceso de estimación temporal. El componente central en sus estudios es el reloj, compuesto a su vez por un generador de pulsos, un switch o interruptor, que al cerrarse permite el paso de los pulsos al acumulador, el cual se encarga de almacenar el total de pulsos y con ello, el tiempo transcurrido. Estos investigadores proponen que ante una interrupción de la señal a estimarse, el interruptor del reloj se abre, dejando de pasar pulsos al acumulador y deteniendo la estimación temporal. Al reanudarse la señal, el cierre del interruptor permitiría nuevamente el paso de los pulsos y la reanudación de la estimación. A esta explicación se le llamó la metáfora del reloj-cronómetro o de los modos de operación del reloj interno. Los modos reconocibles fueron detención-reinicio: la interrupción detiene la estimación, pero el tiempo transcurrido hasta entonces se conserva en memoria y se recupera cuando finaliza la interrupción, y reseteo: la interrupción “vacía” o

“borra” el tiempo transcurrido hasta entonces, de modo que cuando la interrupción finaliza, la estimación empieza de cero.

Para comprobar si el reloj poseía estos modos de operación, Roberts y Church introducen interrupciones durante los intervalos del IF y en los ensayos de los procedimientos de bisección y pico (generalmente, una sola interrupción por intervalo o por ensayo). Observan que en el caso del programa IF, la tasa de respuesta una vez *finalizada* la interrupción se correspondió con la observada en ensayos no interrumpidos, mientras que en los procedimientos de bisección y pico, los desplazamientos del punto de bisección y del tiempo pico, respectivamente, coincidieron con la duración de la interrupción. Al parecer, las ratas detuvieron la estimación durante las interrupciones. Tomando en conjunto los resultados de Dews, Roberts y Church, pareciera que la operación del “reloj interno” se adapta a las características de la tarea (Church, 1978). Para Roberts y Church, la flexibilidad era atribuible a un componente específico (el reloj interno) del mecanismo encargado de rastrear el tiempo.

Estos hallazgos originaron el desarrollo de una preparación experimental para el estudio del presunto reloj interno y sus modos de operación: el procedimiento de pico con interrupciones o procedimiento de gap. Éste es una modificación del procedimiento de pico, el cual consiste en entrenar al organismo a responder a un programa de intervalo fijo por ensayos en el que la duración objetivo es indicada por un tono o una luz. Los ensayos están separados por intervalos (IEE o intervalos entre ensayos), de duración fija o variable, durante los cuales la cámara operante permanece oscura y silenciosa. En una siguiente fase, se prueba el recuerdo del tiempo reforzado mediante la presentación de ensayos de duración cuatro veces

mayor a la del IF, en los que se omite la entrega del reforzador (ensayos vacíos). El patrón de respuesta promediado muestra que los animales responden al máximo justo o cercano al tiempo en que el reforzador fue entregado en el pasado (el patrón de respuesta durante esta parte del intervalo es equivalente al obtenido en IF). Este tiempo se denomina el *tiempo pico*. Pasado éste y al no recibir el reforzador, la tasa de respuesta del organismo cae de una manera aproximadamente simétrica, reproduciendo la forma de una campana de Gauss (estos patrones se calculan promediando las ejecuciones por *ensayo* y por *sesión*), lo que permite calcular indicadores muy importantes de la estimación temporal: el ya mencionado tiempo pico; la tasa de respuesta máxima o tasa pico y la precisión de la estimación, indicada por la amplitud de la curva y a partir de la cual se puede obtener el coeficiente de variación. Estas medidas se estiman mediante un proceso iterativo (Roberts, 1981) o por ajuste de curva (Buhusi & Meck, 2000).

La modificación conocida como procedimiento de pico con interrupciones o procedimiento de gap consiste en que después de entrenar en el procedimiento estándar recién descrito, se procede a introducir la interrupción de la señal en una proporción de los ensayos vacíos: en algún punto del intervalo no reforzado, la señal asociada a la duración a estimarse desaparece por unos segundos, después de los cuales, vuelve a aparecer. Dicha interrupción suele presentarse únicamente durante la porción inicial del ensayo (en algún momento *previo* a que se alcance la duración originalmente entrenada), en una sola ocasión y en la misma o diferentes localizaciones temporales. El patrón de respuesta que se obtiene usando este procedimiento se ejemplifica en la Figura 1. Se observa que la interrupción produce un desplazamiento a la derecha del patrón de respuesta (círculos grises), respecto del patrón cuando no

hay interrupción (círculos llenos). El indicador del modo de operación que está actuando es la magnitud del desplazamiento, obtenido al descontar el tiempo pico de los ensayos vacíos *sin* interrupción del tiempo pico de los ensayos vacíos *con* interrupción. En los primeros estudios de Roberts y Church, estos desplazamientos se correspondieron con la duración de la interrupción, indicando que el reloj interno podía ser detenido y vuelto a echar a andar.

Posteriormente, otros investigadores sugirieron la intervención de procesos de memoria para explicar estos resultados. Por ejemplo, Cabeza de Vaca, Hemmes y Brown (1994), revisando los resultados de Roberts (1981, Experimento 2) en el que se manipula la duración, localización de la interrupción o ambos, encuentran que una interrupción de 5 s en dos localizaciones distintas (a los 10 o 15 s de iniciado el intervalo) produjo tiempos pico semejantes entre sí pero distintos de los obtenidos con una interrupción de 10 s. Sin embargo, los desplazamientos fueron mayores a lo esperado, lo que los lleva a pensar que es-

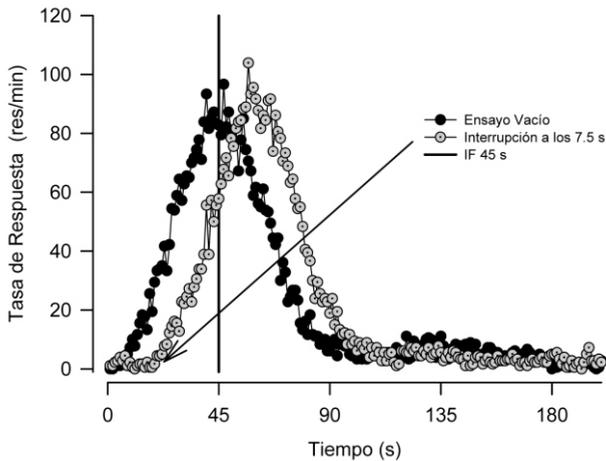


Figura 1. Patrón de repuesta al introducir una interrupción de 3 s en la luz que señala un IF de 45 s. Ensayo vacío (círculos llenos). Ensayo con interrupción (círculos grises).

tuvo actuando otro factor, además de la duración de la interrupción. Para verificarlo, replican el estudio de Roberts, manipulando la localización de la interrupción (temprana o tardía) y la duración (corta vs larga). Estas interrupciones produjeron distintas magnitudes de cambio en los tiempos pico, que no fueron consistentes con la detención-retención o la reinicialización del reloj. El modelo detención-retención predice cambios idénticos para interrupciones de igual duración introducidas en distintas localizaciones. Por lo tanto, las interrupciones tempranas y tardías debieron producir cambios idénticos en el tiempo pico, que a su vez deberían ser menores que los producidos por una interrupción larga, pero los datos exhibieron un patrón distinto. Los cambios en el tiempo pico parecieron ir en dirección a la predicción de reinicialización pero no fueron totalmente consistentes con ella. Los tiempos pico obtenidos con las interrupciones tempranas y largas fueron distintos, indicando que el reinicio del reloj no ocurrió al inicio de la interrupción. Además, si la memoria de trabajo se hubiera reinicializado al final de la interrupción, las dos interrupciones con idéntico tiempo de finalización –tardío y largo- habrían producido cambios idénticos en los tiempos pico, pero eso no sucedió. A diferencia de lo reportado por Roberts, respecto a cambios acordes a los predichos por la hipótesis de detención, los cambios en los tiempos pico del estudio de Cabeza de Vaca et al., fueron consistentemente mayores que los esperados de acuerdo con la hipótesis de detención pero no tan grandes como los esperados de acuerdo con la hipótesis de reinicialización. Además, las interrupciones de igual duración pero diferente localización tampoco produjeron cambios similares en el tiempo pico. Esto llevó a Cabeza de Vaca et al. a proponer que los cambios en el tiempo pico en los ensayos interrumpidos se debieron a cambios en la duración almacenada hasta antes de que la señal se suspendiera, que ocurren *durante* la interrupción –la hipótesis del deca-

miento del recuerdo. Esta hipótesis tiene su antecedente en la propuesta de Spetch y Wilkie (1983), quienes reportan que al aumentar el intervalo de retención en un procedimiento de igualación a la muestra demorada con duraciones, consistente en clasificar las duraciones muestra como cortas o largas, aumentaban las respuestas a corto. Afirman que la duración del estímulo de muestra en la memoria de trabajo se acorta durante el intervalo de retención, de manera que la memoria de trabajo correspondiente a una muestra de duración larga se va acortando, volviéndose más parecida a la memoria de referencia de la muestra corta, lo que aumenta la tendencia a responder como si las muestras largas fueran cortas. Aunque Spetch y Wilkie no especifican el mecanismo responsable del acortamiento, podría atribuirse a un proceso de decaimiento en el que la información temporal se pierde gradualmente de la memoria de trabajo. En el contexto del procedimiento de pico con interrupciones, la interrupción durante la señal de IF puede concebirse como un intervalo de retención para la cantidad de tiempo subjetivo transcurrido hasta antes de la interrupción. Si el valor en memoria de trabajo (tiempo acumulado previo a la interrupción) decae durante la interrupción, el valor retenido al final de la misma, será menor que el valor correspondiente en un ensayo sin interrupción. Por lo tanto, se necesitará más tiempo para alcanzar el criterio de respuesta, lo que retrasará el tiempo pico. Esta demora dependerá de la interrupción y de una cantidad de tiempo que será función de la tasa de decaimiento. Muchos modelos de decaimiento del recuerdo han propuesto funciones de decaimiento no lineales (Wixted & Ebbesen, 1991).

Cabeza de Vaca et al., basándose en el supuesto de que el tiempo subjetivo es una función del tiempo real (Gibbon, 1977; Gibbon & Church, 1981) desarrollan un modelo matemático

del tiempo pico en el que la localización del mismo podría ser el resultado aditivo de la duración reforzada, la duración de la interrupción y el tiempo perdido durante la interrupción, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$PT = T^* + T_b + [T_p - f(t)] \dots \dots \dots (1)$$

Donde PT es el tiempo pico predicho (peak time), T^* refleja el estimado subjetivo del tiempo al reforzamiento, T_b es la duración de la interrupción, T_p es el tiempo transcurrido previo a la interrupción y $f(t)$ representa el tiempo retenido, previo a la interrupción; t es el tiempo transcurrido durante la interrupción, que puede tomar valores de 0 a T_b . Nominalmente, T^* iguala al valor del IF, pero puede diferir por algún sesgo en la ejecución. Cuando no hay interrupción (i.e., ensayos vacíos), PT será igual a T^* porque $T_b=0$ y $f(t)=T_p$. Si hay una interrupción pero no hay decaimiento durante la interrupción, entonces $f(t)=T_p$ y PT se demorará por una cantidad igual a la duración de la interrupción (i.e., detención-retención). Por el contrario, si el decaimiento durante la interrupción es completo, entonces $f(t)=0$ y PT se demorará en una cantidad igual a la duración de la interrupción más el tiempo transcurrido hasta antes de la aparición de la interrupción (i.e., re-inicialización). Alternativamente, puede ocurrir un decaimiento parcial que produzca tiempos pico intermedios. Estos autores evaluaron la adecuación de su formulación en un experimento en que realizan tres manipulaciones paramétricas. En la primera, el inicio de la interrupción estuvo fijo, en tanto que la duración y , por consiguiente, el fin de la interrupción varió. En la segunda, la duración de la interrupción estuvo fija y su inicio y fin variaron. Por último, el fin de la interrupción estuvo fijo y se varió su inicio y duración. Reportaron que los cambios en el tiempo pico no coincidieron ni con la detención ni con la re-inicialización del mecanismo de rastreo del tiempo

(Cabeza de Vaca et al., 1994; Kaiser, Zentall y Neiman, 2002; Menez y López, 2006) pero que sí fueron consistentes con una función exponencial de decaimiento del recuerdo. La predicción de este modelo es que entre más larga o más tardía la interrupción, mayor el decaimiento del recuerdo y mayor el desplazamiento del tiempo pico, aunque los límites de esta afirmación no han sido evaluados.

Por su parte, Buhusi y Meck (2006a, 2006b, 2009) y Buhusi, Paskalis y Cerutti (2006) postulan que los cambios observados en el tiempo pico pueden deberse a la reasignación de recursos cognoscitivos entre la tarea de estimación de intervalos y el procesamiento de información no temporal, denominando a esta la “hipótesis de uso compartido de recursos” (time-sharing, por su nombre en inglés). Esta reasignación provoca un menoscabo en la estimación temporal que se refleja en distorsiones lineales (generalmente disminuciones) de la duración experimentada, comparables a las encontradas por Cabeza de Vaca et al. (1994). La disminución no es sólo el resultado de un decaimiento del recuerdo y del menor número de pulsos que entran al acumulador del reloj por el desvío de recursos cognoscitivos de la tarea temporal a la no temporal, sino también de la saliencia del evento interruptor: en sus palabras, el efecto “depende del balance entre la acumulación del tiempo y el decaimiento del recuerdo controlado por el uso compartido de recursos” (Buhusi & Meck, 2006b). En términos empíricos, las predicciones de las hipótesis de decaimiento del recuerdo y de uso compartido de recursos son indistinguibles.

Para Staddon (1984), el control temporal involucra algún tipo de reloj interno, pero la ejecución no está relacionada de manera simple con él, como lo implica el modelo de re-inicialización de Roberts y Church (1978), ni tan compleja, se podría agregar, como la hipótesis de uso compar-

tido de recursos de Buhusi y Meck (2006a; 2006b). Staddon define control temporal como el control de la conducta por eventos pasados: un proceso en el que eventos significativos, como la entrega de alimento, resetean el reloj y que es susceptible de sufrir efectos de interferencia por estímulos neutros. Para Staddon el control temporal equivale a la discriminación de la recencia de un marcador temporal, donde tanto su saliencia como el contexto en el que se presenta producen interferencia en el recuerdo, originando fenómenos bien conocidos en estimación temporal, como el efecto de omisión de reforzamiento (Staddon, 2010) y posiblemente, resultados en procedimientos con interrupciones (Higa, 2008). Los dos argumentos centrales de Staddon (Staddon & Higa, 1999) son a) cualquier evento que cambie de manera monótona con el paso del tiempo puede fungir como un reloj (p.e., la recencia de un marcador temporal) y b) es posible demostrar que los principios que rigen la memoria son los mismos que rigen el control temporal. Estas afirmaciones resultan teóricamente atractivas pero aún no cuentan con suficiente respaldo empírico.

Un trabajo donde se ha intentado confirmar estas ideas, es el reportado por Higa (2008). Expone a pichones a una condición de línea base (programa de intervalo fijo, IF, 60 segundos) y una condición de interrupción durante 21 sesiones cada una y contrabalanceando el orden de presentación de las mismas. La línea base consiste de 40 intervalos programados como un IF estándar. La condición de interrupción es semejante a la línea base, excepto porque durante una porción de los intervalos, se programa el apagado de la luz que señala el intervalo. La duración de la

interrupción se programa al principio del intervalo de acuerdo con la fórmula

$$d = -\log(i)/(1/10) \dots\dots\dots (2)$$

donde i representa un número aleatorio entre 0 y 1. La duración real de la interrupción va de 0.03 y 60 s, mientras que la localización puede variar a lo largo del intervalo, con la única restricción de que empiece o termine a 10 segundos del inicio o fin del intervalo, respectivamente. Durante la interrupción, el reloj del programa se detiene, de manera que el tiempo total antes y después de la interrupción iguala a la duración del intervalo programada en la condición de línea base.

En el procedimiento con interrupciones, considera Higa (2008), los animales también están comparando trazos de memoria, pues hay al menos tres eventos que podrían servir como marcadores temporales y generar trazos de memoria: el inicio del intervalo, el inicio de la interrupción y su fin. Higa explica de la siguiente manera el patrón de respuesta después de la interrupción, asumiendo que éste depende de la comparación del trazo producido por el inicio del intervalo y el inicio de la interrupción: ambos trazos decaen según una función de poder y entre más grande sea la diferencia entre los valores de los trazos, mayor será la fuerza de la respuesta que le sigue. En el caso de las variaciones en la localización de la interrupción, al final de una interrupción temprana habrá una diferencia pequeña entre los trazos de inicio del intervalo y de la interrupción. Por lo tanto, al finalizar la interrupción, las tasas de respuesta deberían ser relativamente bajas. En contraste, después de una interrupción tardía, el trazo correspondiente al inicio del intervalo debería haber decaído más relativo al inicio de la interrupción, generando una diferencia mayor que resultaría en una tasa de respuesta más alta. En resumen, en-

tre más tardíamente ocurra la interrupción en el intervalo, mayor debería ser la tasa de respuesta que sigue al fin de la interrupción.

En el estudio de Higa, la localización de la interrupción afectó diferencialmente la tasa de respuesta, pues entre más tempranamente se introdujo la interrupción, más baja fue la tasa de respuesta total registrada después de la interrupción. Adicionalmente, sus resultados señalan la ocurrencia de un reseteo parcial, como el ya reportado por Cabeza de Vaca, et al. (1994).

Las predicciones del modelo MTS respecto a la duración de la interrupción son que al final de la interrupción, el trazo correspondiente a una interrupción breve será mayor que el correspondiente a una interrupción larga, porque habrá transcurrido menos tiempo, pero el trazo correspondiente al inicio del intervalo será el mismo al final de una interrupción de cualquier duración. De esta manera, entre menor la duración de la interrupción, mayor la diferencia entre los trazos y más alta la tasa de respuesta total al terminar la interrupción. Los resultados de Higa concuerdan, de manera general, con esta predicción: las tasas de respuesta fueron más altas después de una interrupción breve y más bajas después de una larga, pero las diferencias fueron relativamente pequeñas y se sostuvieron durante pocos segundos del período pos-interrupción. Como Higa señala, el haber permitido que tanto duración como localización de la interrupción variaran dentro de la sesión, podría haber reducido los efectos de ambos factores.

La conclusión de Higa (2008) es que los estudios que incluyen interrupciones de la estimación temporal han generado un conjunto complejo de resultados que demuestran que los animales son capaces de rastrear varios intervalos y que distintas

clases de eventos pueden servir como marcadores temporales y afectar la conducta de estimación temporal. Esta flexibilidad, por una parte, permite a los animales organizar su comportamiento y juzgar la duración en una variedad de situaciones, y por la otra, representa un reto a la comprensión de cómo se lleva a cabo la estimación temporal de intervalos. Hasta recientemente, dice Higa, los modelos basados en un reloj sirvieron como los principales marcos teóricos, pero los modelos libres de un generador de pulsos, como MTS, proporcionan una visión alternativa. Más que concentrarse en las propiedades del presunto reloj interno, el modelo MTS enfatiza los procesos de memoria y señala la importancia de determinar lo que el animal recuerda y aprende durante un intervalo de tiempo. El procedimiento con interrupciones, concluye Higa (2008), proporciona un medio para evaluar MTS y otros modelos de estimación temporal al distinguir entre procesos basados en memoria, basados en atención y basados en reloj.

En una línea de investigación distinta pero relacionada con la noción de varios marcadores temporales, se ha emprendido el estudio de la estimación temporal simultánea o múltiple. En ella se intenta determinar si los organismos tienen la capacidad de estimar más de un intervalo simultáneamente, cómo consiguen hacerlo (p. e., qué reglas de integración de estímulos aplican) y si la estimación múltiple se rige por los mismos principios que la estimación de un solo intervalo. Las implicaciones de estos estudios abarcan desde las restricciones que dicha capacidad podría imponer a los modelos cuantitativos tradicionales de estimación temporal hasta el valor adaptativo de este comportamiento y su generalidad (Church, Guilhardi, Keen, MacInnis, & Kirkpatrick, 2003; Staddon, 2010; Meck & Church, 1982; 1983; 1984; 1985; MacInnis, Marshall, Freestone, & Church, 2010; Buhusi & Meck, 2009).

En una serie de experimentos pioneros en esta área, Meck y Church (1984) intentaron determinar si las ratas podían estimar de manera simultánea un intervalo fijo y segmentos señalados del mismo. En un primer experimento, entrenan a los animales durante 35 sesiones en un programa de IF 50 s, señalándolo con la luz general de la caja. Los IF fueron separados por un intervalo entre ensayos (IEE) de 130 s, en el que no hubo luz ni ruido. La primera respuesta después de transcurridos los 50 s, producía la entrega de un pellet de 45 mg de alimento, el apagado de la luz general y el inicio del IEE. Este ciclo se repitió durante toda la sesión. En la segunda fase, el procedimiento fue el mismo excepto porque se presentó un ruido blanco de 1 s de duración a los 0, 10, 20, 30 y 40 s del encendido de la luz general. Los resultados de las manipulaciones indicaron que tanto en la fase de IF como en la de IF segmentado, la tasa de respuesta relativa, medida desde el encendido de la luz general, fue incrementando a lo largo del intervalo, observándose además, decrementos proporcionales a la cercanía al reforzador en la fase en que se introdujo el ruido blanco, cambios asociados, precisamente, a la presentación de este estímulo (Church, et al., 2003).

En otro experimento, Meck y Church introdujeron el ruido blanco en los ensayos extendidos de un procedimiento de pico, obteniendo resultados similares: el patrón de respuesta gaussiano se mantiene aunque se observan caídas en la tasa de respuesta cuando se introduce la señal de ruido blanco. Los autores mencionan que esto sugiere que tanto el inicio de la señal que acompaña al IF como el inicio del ruido blanco, sirvieron como estímulos discriminativos del tiempo en que estaría disponible el reforzador, probando así que los animales fueron capaces de estimar simultáneamente los tiempos que ambos estímulos señalaban. En esta revisión, estos resultados se tomarán como otro ejemplo de la flexibilidad de la estimación de intervalos.

Finalmente, en otro estudio encaminado a determinar si los organismos son capaces de estimar más de un intervalo de manera simultánea, y como una extensión de su hipótesis de recursos compartidos, Buhusi y Meck (2009), entrenan tres valores de IF, presentados al azar a lo largo de la sesión, para después introducir una fase de ensayos pico en la que presentan una interrupción de 1, 3, 10 o 30 s a los 15 s de iniciado el ensayo. Sus resultados muestran un patrón de efectos diferenciales de la interrupción sobre las tres duraciones criterio: el desplazamiento producido pareció incrementarse en función de la duración de la interrupción, relativa a la duración criterio, siendo mayor para la duración más corta que para la más larga, sugiriendo, según estos autores, que los relojes asociados con estas duraciones pueden ser manipulados independientemente. Concluyen que los eventos se juzgan relativos a los contextos temporales en los que ocurren: contextos múltiples se codifican simultáneamente por múltiples relojes internos que pueden ser activados, detenidos o reseteados de manera independiente por la interrupción introducida en la señal. Los relojes múltiples, además, poseen recursos de memoria y de atención separados, los cuales se reasignan independientemente durante la interrupción a una tasa proporcional a su duración relativa respecto de las distintas duraciones criterio.

Hasta aquí, el punto en el que todas las líneas de investigación revisadas coinciden es en la presentación, explícita o implícita, de distintos marcadores temporales en sus preparaciones experimentales que muestran la flexibilidad y complejidad del mecanismo de estimación temporal y evidenciando la ausencia de integración teórica entre ellas. El reconocimiento de estas características adaptativas indudablemente repercutiría en las formulaciones teóricas contemporáneas, que privilegian el

aspecto dinámico de este comportamiento (Kirkpatrick, 2002; Guilhardi, Li, & Church, 2007; Machado et al., 2009), omitido por los modelos pioneros. Un programa de investigación centrado en el análisis de la flexibilidad de la estimación temporal de intervalos se beneficiaría del desarrollo de preparaciones que permitan tanto la manipulación de diversos marcadores como la medición precisa de los cambios en los indicadores de control temporal asociados, para evaluar los alcances y características adaptativas de esta propiedad y los límites de las explicaciones y modelos desarrollados para explicarla.

Con este fin, en nuestro laboratorio hemos investigado la utilidad de una modificación del procedimiento de pico con interrupciones (Menez & López, 2006b; Menez, 2009; Menez & López, 2009; Menez, Church, Guilhardi, & López, 2010). En lo que resta de este capítulo señalaremos primero, las razones por las que se considera útil este arreglo experimental; enseguida, proporcionaremos evidencia acerca de la adaptación del mecanismo de estimación temporal a cambios o variaciones según las circunstancias o necesidades dispuestas por el mencionado procedimiento, yendo del procesamiento más simple al más complejo. Finalmente, enmarcaremos estos hallazgos en un enfoque adaptativo del aprendizaje temporal y discutiremos las implicaciones de estos hallazgos para las teorías actuales de estimación temporal.

1. Justificación

Como se mencionó, en varios estudios que evidencian la flexibilidad de la estimación de intervalos se ha utilizado el procedimiento de pico con interrupciones. Su elección deriva del hecho que, respecto de otras preparaciones de uso general en el estudio de la estimación temporal, es el que proporciona una mayor cantidad de indicadores del control temporal (p.e.,

el tiempo pico, la tasa pico, el coeficiente de variación, los puntos de inicio y término del responder), además de permitir evaluar diferentes componentes del proceso, como la memoria, el reloj o aspectos de fortaleza de la respuesta o velocidad del reloj, de forma independiente.

Por ejemplo, el desplazamiento del tiempo pico refleja, de manera directa, cambios en la estimación temporal, independientemente de factores que afecten a la tasa de respuesta (Roberts & Church, 1978). Se ha observado, además, que la interrupción de la señal afecta el tiempo pico, pero no la precisión de la estimación o la velocidad del reloj interno (Cabeza de Vaca et al., 1994; Kaiser et al., 2002; Menez & López, 2006a). Aunque todavía no se tiene una caracterización clara de todos los procesos involucrados en la ejecución bajo este procedimiento, resulta evidente que parece proporcionar un medio muy útil para evaluar las afirmaciones de los diferentes modelos (Roberts & Church, 1978; Buhusi & Meck, 2006; Cabeza de Vaca et al., 1994; Higa, 2008; Staddon, 2010).

Por estas razones, en los experimentos que aquí se reportan, se retomó la preparación de pico con interrupciones modificándola al ampliar el rango de localizaciones en que se podía presentar la interrupción y los estímulos asociados a ella. Así, la interrupción se presentó en localizaciones *posteriores* al tiempo en que se espera el reforzador y se señaló diferenciadamente. El objetivo de la manipulación fue evaluar los límites de la hipótesis de decaimiento del recuerdo y el efecto de introducir diferentes clases de interrupciones en la estimación temporal y analizar, dados marcadores temporales múltiples, qué estrategias de respuesta se desarrollan y cómo resuelven la tarea los animales.

Procedimiento de pico con interrupciones modificado

Como ya se mencionó, la principal modificación introducida al procedimiento de interrupciones estándar consistió en presentar interrupciones más allá del tiempo en que se suele entregar el reforzador (Figura 2, dos últimas flechas). El procedimiento es como sigue: los animales son entrenados bajo un *procedimiento de pico estándar*. Por ejemplo, para el caso de cinco interrupciones, reciben una mezcla de 47 ensayos reforzados (IF 45 s); 18 ensayos pico (~180 s), durante 60 sesiones. Enseguida reciben doce sesiones en el *procedimiento de pico con interrupciones*. Cada sesión de 60 ensayos estaría dividida en tres bloques de 20 ensayos y cada bloque quedaría compuesto por 14 ensayos reforzados (IF 45 s), un ensayo pico (~180 s) y cinco ensayos pico con interrupción de 9 s (uno por cada una de

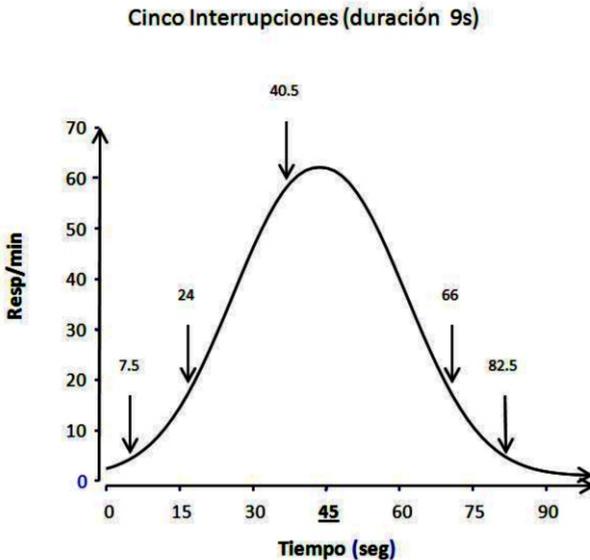


Figura 2. Esquema de las localizaciones en las que se introdujo la interrupción de la señal a estimarse, en el procedimiento de pico con interrupciones modificado. Las flechas indican la localización. Sólo hubo *una* interrupción *por ensayo*.

las cinco localizaciones). En este procedimiento, los ensayos suelen estar separados por intervalos entre ensayos (IEE) de 90 s en promedio y la duración a estimar se señala mediante el encendido de la luz general y de la palanca mientras que el IEE se señala con el apagado de estos estímulos.

El análisis de datos consiste en ajustar una distribución gaussiana para obtener el tiempo en que ocurre la tasa de respuesta más alta o *tiempo pico* (coincidente con la parte central de la curva) y calcular las diferencias en esta medida en ensayos con y sin reforzamiento.

2. Procedimiento general

Sujetos

Ratas macho albinas de las cepas Wistar, SHR y Sprague Dawley, provenientes de los bioterios de la Facultad de Psicología, del CINVESTAV y los laboratorios Taconic de Nueva York, respectivamente.

Aparatos

Cajas de condicionamiento operante, de dimensiones 21.0 cm de altura x 30.5 cm de largo x 24.1 cm de ancho, marca MED-Associates. La pared frontal de cada caja estuvo provista con una palanca izquierda, una luz señalizadora y el orificio del dispensador de pellets, colocado en la parte central de la pared y situado a 5 cm de la rejilla sobre la que se posaba el animal. En los experimentos 1 y 2, se adaptó una luz sobre el orificio del dispensador de pellets, que se encendía para señalar la entrega del mismo; en el Experimento 3, un clicker marca MED proporcionó la señalización. Otra luz colocada en la pared trasera de la caja, proporcionó la iluminación general. El reforzador consistió en una pella marca Noyes de 45 mg.

En el experimento 3, los animales tuvieron disponible, durante toda la sesión, una botella de agua, que estuvo accesible mediante un tubo insertado en la pared posterior de la caja. El ruido blanco para enmascarar ruidos externos lo proporcionó una fuente específicamente adaptada para ello (Experimentos 1 y 2) o un dispositivo marca MED (Experimento 3), además de que las cajas se mantuvieron aisladas de luz y ruido. Cada rata fue moldeada en la caja en que correría todo el experimento.

Una computadora personal provista de una interfase MED controló los eventos y registró los tiempos de ocurrencia de las respuestas con una aproximación a la centésima de segundo.

Método General

Se entrenó a los animales a presionar la palanca. Posteriormente, se introdujo el procedimiento de pico durante 60 sesiones para después presentar la condición con interrupciones, durante los siguientes doce días.

Análisis de Datos General

Se analizan los datos correspondientes a las doce sesiones de la condición de Pico con Interrupción. Las respuestas emitidas durante los ensayos Pico y Pico más Interrupción se ordenan en bins de un segundo. El número de respuestas se promedia entre ensayos, diariamente, a fin de obtener la tasa de respuesta. Estos datos se utilizan para estimar el tiempo pico, la tasa pico de respuesta y la precisión de la estimación para cada rata.

Con estos datos, se ajusta el modelo generalizado gaussiano + lineal:

$$R(T) = a \times \exp\{-.5x[(t-t_0)/b]^2\} + c \times (t-t_0) + d \dots\dots\dots (3)$$

Donde t es el momento actual (en bins de 1 seg.) y $R(t)$ es el número de repuestas promedio en el bin de tiempo t . Un algoritmo iterativo proporciona los parámetros a , b , c , d y t_0 . El parámetro t_0 es el estimado del tiempo pico, la suma de a más d ($a+d$) proporciona el estimado de la tasa de respuesta pico; b es el estimado de la precisión de la estimación temporal. Para el caso de los ensayos de “Solo Pico”, se toma el intervalo de 0 a 90 segundos, en tanto que para los ensayos de “Pico con Interrupción”, el ajuste se realiza considerando los 90 segundos siguientes a la finalización de la interrupción.

Debido a la imposibilidad de efectuar el ajuste de la función gaussiana para calcular estos indicadores en el caso de ensayos vacíos con interrupciones muy tardías (Experimentos 1 y 3), su análisis se mantuvo a un nivel cualitativo.

3. Estudios

3.1 Procedimiento de pico con interrupciones modificado: efecto de ampliar el rango de localizaciones de la interrupción

En este experimento se introdujo una interrupción en varios momentos del intervalo: para un grupo de sujetos, hubo cinco interrupciones de 9 s, presentadas en localizaciones concéntricas respecto del momento en que se esperaba la entrega del reforzador, mientras que para otro grupo hubo siete interrupciones de 3 s, presentadas igualmente en localizaciones concéntricas respecto del tiempo previamente reforzado. El primer punto a analizar en este estudio fue evaluar los límites de la teoría del decaimiento del recuerdo de Cabeza de Vaca et al. (1994), la cual sostiene que entre más tardía la interrupción, más parecida a una re-inicialización del reloj será la ejecución en los ensayos pico o vacíos interrumpidos. A fin de controlar por la posible semejanza entre la interrupción y el

intervalo entre ensayos, tanto en términos de señalización como de duración (Kaiser, et al., 2002), se procedió a comparar dos duraciones de la interrupción (9 s o 3 s) y cinco o siete interrupciones, con señalización semejante a la del IEE.

Manipulación con Cinco Interrupciones

Cinco ratas Wistar fueron entrenadas durante 60 sesiones en un procedimiento de pico estándar. Cada sesión estuvo compuesta de 47 ensayos reforzados (IF 45 s) y 18 ensayos pico (~180 s). Los ensayos fueron separados por IEEs con una duración promedio de 90 s. Posteriormente recibieron doce sesiones en el procedimiento de pico con interrupciones. Cada sesión estuvo compuesta por tres bloques de 14 ensayos reforzados (IF 45 s); un ensayo pico (~180s) y cinco ensayos pico con interrupción (uno por cada localización). Una interrupción de 9 s de duración se introdujo a los 7.5 s, 24 s, 40.5 s, 66 s o 82.5 s (localizaciones concéntricas) de iniciado el ensayo. La duración a estimar se señaló con las luces general y de la palanca encendidas y el IEE con un apagón.

Manipulación con Siete Interrupciones

Otras cinco ratas Wistar fueron entrenadas durante 60 sesiones en un procedimiento de pico estándar. Cada sesión estuvo compuesta de 47 ensayos reforzados (IF 50 s) y 18 ensayos pico (~200 s). Los ensayos fueron separados por IEE con una duración promedio de 100 s.

Posteriormente, recibieron doce sesiones en el procedimiento de pico con interrupciones. Cada sesión estuvo compuesta por tres bloques de 12 ensayos reforzados (IF 50 s); un ensayo pico y siete ensayos pico con interrupción en cada localización. Una inte-

rrupción de 3 s de duración se introdujo a los 10, 23, 36, 49, 62, 75 o 88 segundos de iniciado el ensayo. Igual que en el caso de cinco interrupciones, la duración a estimar se señaló con las luces general y de la palanca encendidas y el IEE con un apagón.

Resultados y Conclusiones

En las Figuras 3 y 5 se presentan los patrones de respuesta, promediados, de los sujetos en las condiciones de cinco y siete interrupciones respectivamente (los patrones individuales fueron comparables a los promediados). En ellas se observa que, cuando la interrupción se presentó *antes* de que se alcanzara el tiempo que había sido reforzado (el valor del IF) ocurrieron cambios como los reportados por Cabeza de Vaca, et al. (1994) y Menez & López (2006b), en ambos grupos. Ante

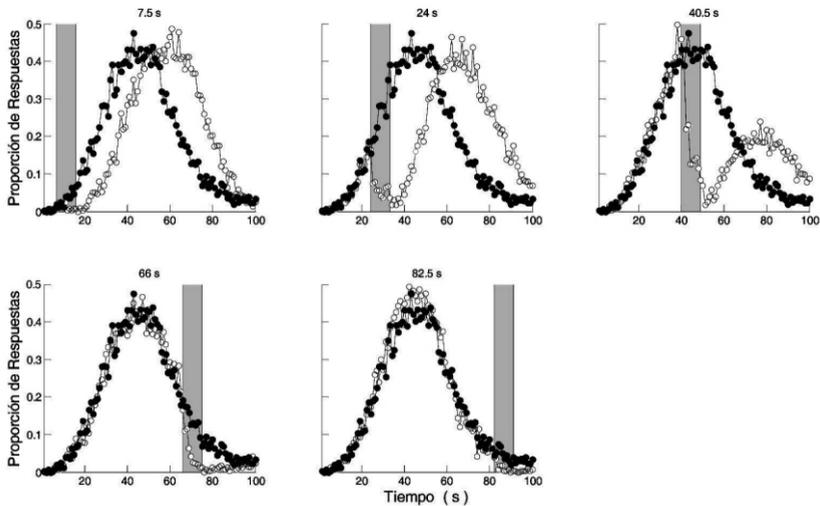


Figura 3. Patrón de respuesta, promediado, de la ejecución en los ensayos pico (círculos llenos) y ensayos pico con interrupción (círculos vacíos). Se grafica el promedio de ensayos para cada localización de la interrupción (indicada por la barra).

FLEXIBILIDAD DE LA ESTIMACIÓN DE INTERVALOS

Cinco interrupciones

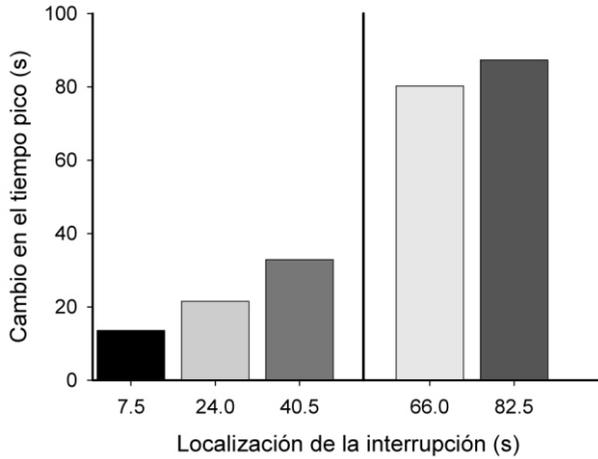


Figura 4. Cambios en el tiempo pico como función de la localización temporal de la interrupción. La línea vertical indica cambios en el tiempo pico mayores que "reinicio".

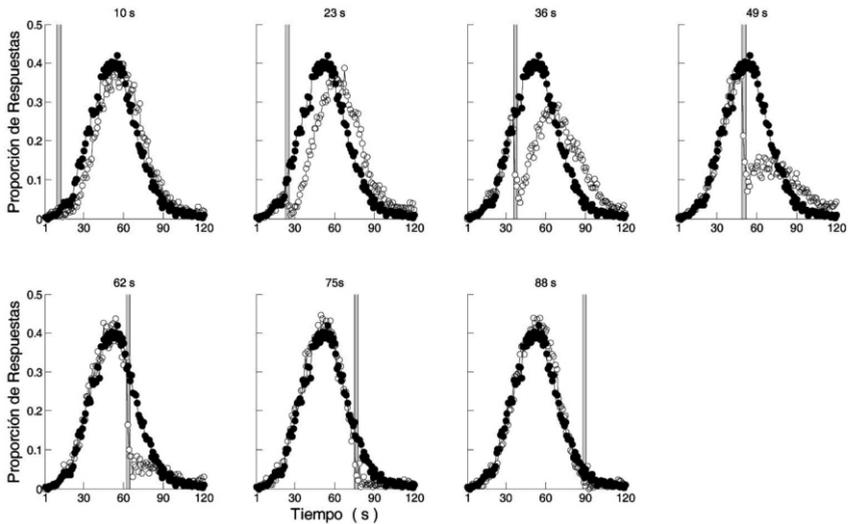


Figura 5. Patrón de respuesta, promediado, de la ejecución en los ensayos pico (círculos llenos) y ensayos pico con interrupción (círculos vacíos). Se grafica el promedio de ensayos para cada localización de la interrupción (indicada por la barra).

interrupciones tempranas, el cambio en el tiempo pico fue menor que ante interrupciones más cercanas al momento de la entrega del reforzador (Figuras 4 y 6). El desplazamiento de los tiempos pico se ubicó entre el modo de operación “detención” y el de “reinicio”, en función de la distancia entre la introducción de la interrupción y el momento en que el reforzador es esperado: entre mayor la distancia a la entrega del

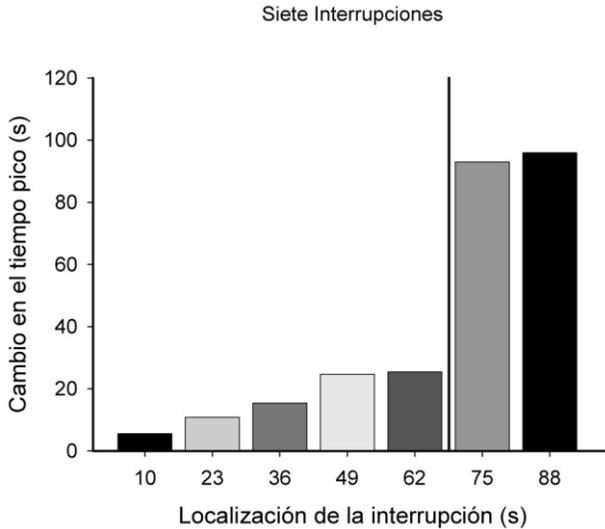


Figura 6. Cambios en el tiempo pico como función de la localización temporal de la interrupción. La línea vertical indica cambios en el tiempo pico mayores que "reinicio".

reforzador, el desplazamiento es más pequeño (tomando en cuenta la distinta duración de la interrupción en cada grupo).

Algo un poco distinto ocurrió en el caso de la interrupción pasado el tiempo esperado de reforzamiento: ésta tuvo el mismo efecto que el reportado anteriormente por Dews (1962), esto es, el animal decrementó su respuesta durante la interrupción pero la forma del patrón gaussiano fue comparable a la observada en los ensayos vacíos sin interrupción (Figuras 3 y 5,

círculos llenos vs vacíos). Lo que indica que, contrario a lo propuesto por la teoría del decaimiento del recuerdo, estas interrupciones muy tardías no provocaron la re-inicialización del reloj, como lo demuestra el hecho de que no se observaron segundos picos en el patrón de respuesta en los ensayos vacíos interrumpidos tardíamente (Figuras 3 y 5, y 4 y 6). El que esto ocurriese *únicamente* cuando el tiempo reforzado había pasado, sugiere que, como Staddon (2010) y Higa (2008) sostienen, el reforzador juega un papel muy importante como marcador temporal, pero otros marcadores como el inicio de la interrupción, también pueden controlar la ejecución (Meck & Church, 1984; MacInnis, et al., 2010), aunque su efecto dependerá del contexto en el que se presenten (Staddon, 2010). Además, como ya lo habían demostrado Kaiser, et al. (2002), la similitud entre el IEE y la interrupción tampoco produjo el re-inicio de la estimación: en ambos grupos se obtuvieron cambios en el tiempo pico que se mantuvieron entre la detención y el reinicio del reloj, tanto para duraciones breves de la interrupción como para largas (tres segundos vs nueve).

Con el objeto de corroborar la observación de Meck y Church (1984) de que las interrupciones provocaban decrementos en la tasa de respuesta proporcionales a la distancia a la que se encontraban del reforzador (Meck & Church, 1984, Figura 11), se procedió a ajustar una recta a los datos de tasa de respuesta durante la interrupción. En las Figuras 7 y 8 se grafican los valores de pendiente obtenidos, en función de la localización de la interrupción, para los grupos con cinco y siete interrupciones, respectivamente. Los patrones observados en ambos grupos replican muy cercanamente lo observado por Meck y Church (1984) y Higa (2008): las disminuciones de la tasa de respuesta durante la interrupción son más pronuncia-

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

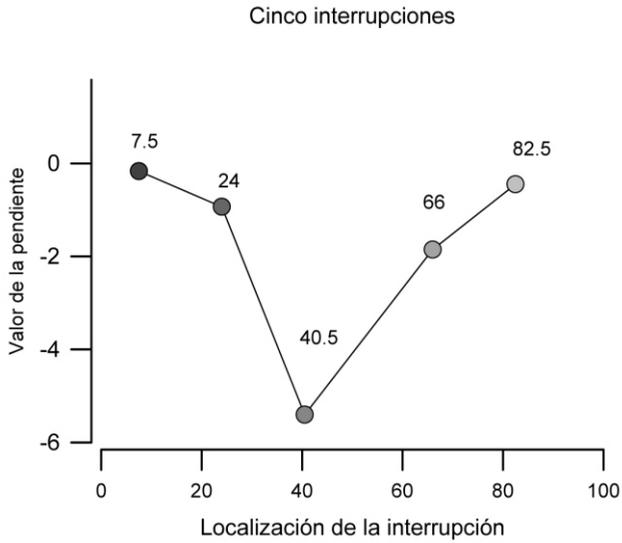


Figura 7. Decrementos en la tasa de respuesta, durante la interrupción, en función de su localización temporal. El valor del IF fue 45 s.

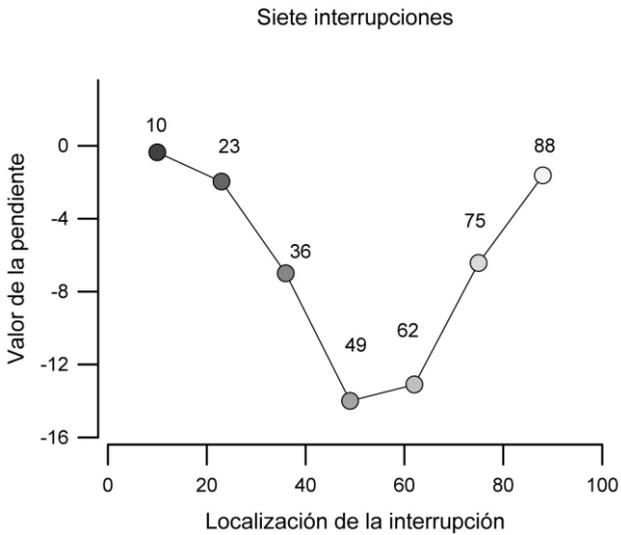


Figura 8. Decrementos en la tasa de respuesta, durante la interrupción, en función de su localización temporal. El valor del IF fue 50 s.

das cuando ésta se ubica más cercanamente al tiempo de reforzamiento. El efecto disminuye a medida que la interrupción se aleja de este tiempo, sin importar en qué dirección. El efecto casi simétrico de la distancia a la entrega del reforzador podría ser producto de la propia simetría del patrón de respuesta en ensayos pico. Este patrón simétrico ha sido interpretado, tradicionalmente, como reflejo de una regla de respuesta relativa, que cuenta con dos umbrales: uno para iniciar el estado de muchas respuestas y otro para terminarlo (Gibbon & Church, 1990). La pregunta que se deriva del patrón de respuesta en el procedimiento modificado es si esta simetría de efectos proviene, entonces, del propio patrón de respuesta promediado en el ensayo pico, de determinantes de la fortaleza de la respuesta, del componente de memoria o de una mezcla de algunos de ellos, lo que apunta a la necesidad de revisar los planteamientos acerca de dichos componentes en los modelos actuales en estimación temporal.

3.2 Procedimiento de pico con interrupciones modificado: el caso de la comparación entre cepas de ratas Wistar y SHR (ratas espontáneamente hipertensas)

En este experimento se realizó la comparación entre las ejecuciones de dos cepas de ratas: las Wistar y las SHR o ratas espontáneamente hipertensas, modelo animal para el estudio conductual del Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad (TDAH). El procedimiento de pico con interrupciones estándar ha sido utilizado para estudiar los componentes atentos (Meck & Church, 1984; Olton, Wenk, Church y Meck, 1988, Buhusi & Meck, 2009) y de memoria (Buhusi y Meck, 2000) en la estimación temporal, en lo general, y los síntomas característicos del TDAH, en lo particular (Orduña, García, Menez, Hong, & Bouzas, 2008). Los resultados de la investigación de Orduña et al. (2008) indican que la estima-

ción temporal inmediata no está afectada en las ratas SHR, pues tanto el tiempo pico como la fracción de Weber fueron similares a los obtenidos por las ratas Wistar y Wistar Kyoto. En el presente trabajo se busca verificar si aspectos como los relacionados con el procesamiento de interrupciones muy tardías también se encuentran intactos en esta cepa de ratas. Así, en un intento por extender y corroborar los hallazgos previos, que indicaron una ejecución distinta a la predicha por la hipótesis de decaimiento del recuerdo (Cabeza de Vaca, et al., 1994), se procedió a comparar la ejecución de ratas Wistar y SHR en el procedimiento de pico con interrupciones modificado.

Método

Los sujetos fueron tres ratas macho SHR, provenientes del bioterio del CINVESTAV, sometidos a un manejo idéntico a las ratas del Experimento 1.

Estas ratas fueron entrenadas de la misma forma que los sujetos del experimento previo, y sometidas al procedimiento de pico con cinco interrupciones modificado (Figura 1).

Resultados y conclusiones

Los resultados indicaron que las interrupciones presentadas durante la primera mitad del ensayo pico produjeron cambios en el tiempo pico intermedios a los esperados por detención o reinicio, aunque más cercanos a este último modo de operación, como ocurrió con las ratas Wistar del experimento previo (Figuras 9.1 a 9.4; Tabla 1). Las interrupciones durante la segunda mitad del intervalo pico produjeron el mismo patrón de resultados ya reportado para el caso de las ratas Wistar (Figuras 9.1 a 9.4), sometidas a este procedimiento: disminución en la tasa de respuesta que siguió a la presentación de la interrupción, con recuperación posterior a un nivel comparable

FLEXIBILIDAD DE LA ESTIMACIÓN DE INTERVALOS

al observado en los ensayos sin interrupción, manteniendo el patrón gaussiano de respuesta.

La principal diferencia en la ejecución entre las ratas Wistar y las SHR, en este procedimiento, se encontró en la tasa de respuesta: las ratas SHR respondieron casi el doble que las Wistar (Figuras 9.1 a 9.4), confirmando lo reportado anteriormente, en el senti-

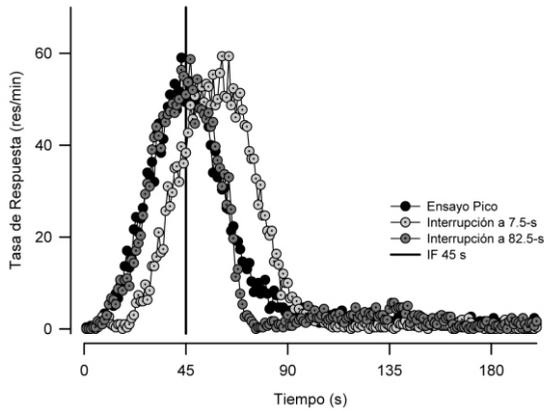


Figura 9.1 Ejecución en el procedimiento de pico con interrupciones. Ratas Wistar. Interrupciones a los 7.5 y a los 82.5 s.

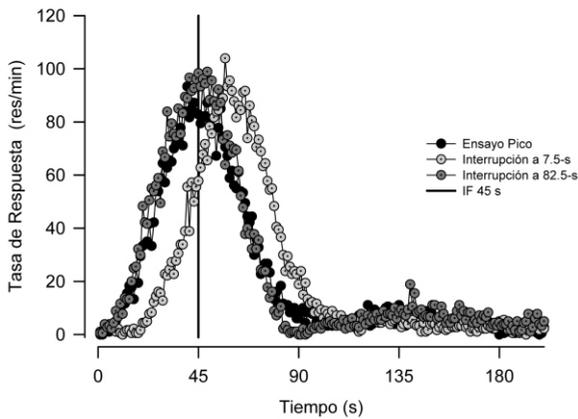


Figura 9.2 Ejecución en el procedimiento de pico con interrupciones. Ratas SHR. Interrupciones a los 7.5 y a los 82.5 s.

do de que la única diferencia entre ambas cepas radica en el mayor volumen de respuestas emitidas por las ratas SHR.

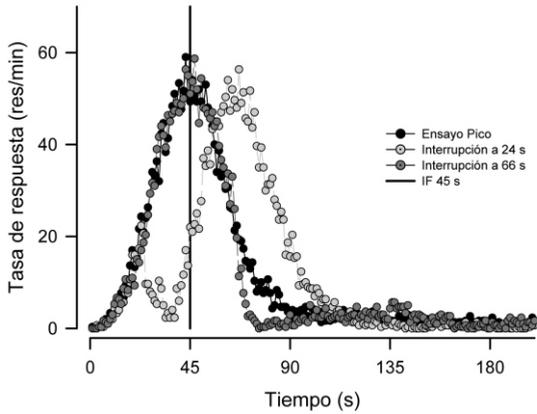


Figura 9.3 Ejecución en el procedimiento de pico con interrupciones. Ratas Wistar. Interrupciones a los 24 y a los 66 s.

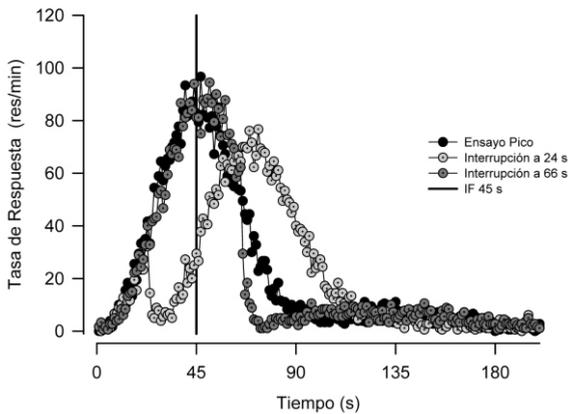


Figura 9.4 Ejecución en el procedimiento de pico con interrupciones. Ratas SHR. Interrupciones a los 24 y a los 66 s.

FLEXIBILIDAD DE LA ESTIMACIÓN
DE INTERVALOS

Tabla 1. Cambios en el tiempo pico esperados, de acuerdo con los modos de detención del reloj interno (columnas 2 y 3), en comparación con los observados en ratas Wistar (columna 4) y SHR (columna 5). Los espacios vacíos indican que el dato no se pudo calcular o que no hay predicción para el mismo.

Localización de la interrupción (s)	Cambio esperado según Detención (s)	Cambio esperado según Reinicio (s)	Cambio Obtenido ratas Wistar (s)	Cambio Obtenido ratas SHR (s)
7.5	9	16.5	14.14	14.12
24	9	33	21.59	23.87
40.5	9	49.5		
66		135	0.36	-0.5
82.5		135	0.11	-1.26

En general, los hallazgos concordaron con lo reportado por Cabeza de Vaca, et al. (1994) y Menez y López (2006) respecto a los efectos de la localización de la interrupción *antes* de que se alcance el tiempo asociado con la entrega del reforzador (Figuras 9.1 y 9.2), corroborando los hallazgos de que, al parecer, la estimación temporal inmediata no está afectada en el modelo animal para TDAH (Orduña, et al., 2008). Considerando lo anterior, estas semejanzas conductuales entre cepas incluyen el efecto de marcadores temporales menos memorables, como las interrupciones introducidas muy tardíamente en los ensayos vacíos, que el reforzador: los resultados de las ratas SHR son prácticamente indistinguibles de los resultados de las ratas Wistar. Estos resultados proporcionan apoyo a la afirmación sobre la flexibilidad del mecanismo de estimación temporal y verifican que el procedimiento propuesto produce resultados replicables.

3.3 Procedimiento de pico con interrupciones modificado: ¿Marcadores múltiples igual a estimación temporal simultánea?

Sujetos

36 ratas macho Sprague Dawley (Taconic Laboratories, Germantown, NY), de aproximadamente dos meses de nacidas al inicio del experimento. Los animales fueron mantenidos al 80% de su peso a lo largo de todo el experimento y estuvieron alojados en cajas individuales, con agua disponible todo el tiempo.

Procedimiento

Tres grupos de 12 ratas cada uno fueron sometidos a las siguientes condiciones: Un grupo estuvo en la condición en que la señal se interrumpió dejando la caja operante a oscuras y silenciosa (véase Figura 10, Condición 1); para un segundo grupo, la interrupción consistió en que el estímulo asociado a

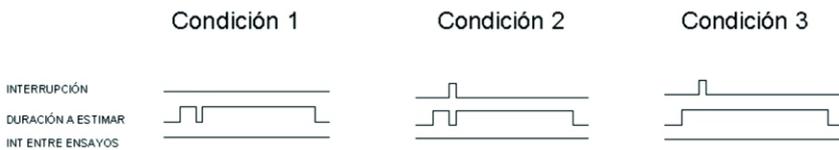


Figura 10. Programación de la interrupción en los tres grupos: en la Condición 1 tanto el intervalo entre ensayos como la interrupción se programaron como oscuridad total; en la Condición 2, la interrupción y la señal se señalaron con dos estímulos diferentes; en la Condición 3, la señal correspondiente a la interrupción se superpuso a la señal correspondiente a la duración a estimarse. Los estímulos luz y ruido se contrabalancearon en estas dos últimas condiciones.

la duración a estimarse desapareció y en su lugar apareció un estímulo diferente (si la duración se señalaba con una luz, la interrupción se señalaba con un ruido y viceversa; véase Figura 10, Condición 2); para el tercer grupo, la interrupción consistió en la sobreposición de un estímulo distinto al asociado a la duración a estimar (si la duración se señalaba con una luz, la interrupción se señalaba con un ruido que se presentaba simultáneamente con la señal a estimar y viceversa; véase Figura 10, Condición 3). Todos los sujetos recibieron un entrenamiento como el que enseguida se describe, respetando en cada caso las manipulaciones ya descritas.

Pre-entrenamiento

Automoldeamiento

Los animales fueron sometidos a tres sesiones de automoldeamiento en un programa alterno Reforzamiento Continuo-TF60s, después del cual, todas las ratas, excepto dos, respondieron confiablemente. Estos dos animales requirieron una sesión en el programa modificado, en el que la palanca se retrajo 1 s después de 10 s de estar presente, lo que produjo la respuesta de oprimir la palanca en los dos sujetos.

Fase 1

En esta fase, las ratas fueron sometidas a un programa de intervalo variable (IV) 15 s por dos sesiones seguido de un programa IV30 s por cuatro sesiones, finalizando con un programa IV45 s durante dos sesiones más, para después pasar directamente a la primera sesión de la fase experimental. Ésta consistió en la presentación de 5 ensayos discretos en un programa IF45 s, seguidos de una mezcla de 42 ensayos IF45 s con 18 ensayos pico de ~ 180 s. Estos intervalos fueron separados por IEE de ~ 90 s. La condición estuvo vigente por 50 días.

Fase 2

Consistió en la presentación durante doce sesiones de un procedimiento de pico, compuesto por tres bloques de 20 ensayos, 14 de los cuales fueron IF 45 s, un ensayo pico ~ 180 s y cinco ensayos pico con una interrupción de 9 s (a los 20, 35, 40, 55 o 70 s desde el inicio del ensayo).

Los estímulos que señalaron la duración a estimarse y la interrupción (luz o ruido) fueron contrabalanceados entre los sujetos de cada grupo. El IEE se programó como la ausencia de estímulos, es decir, durante éste, la caja permaneció a oscuras y silenciosa.

Resultados y conclusiones

Se procedió a ordenar las respuestas emitidas durante los ensayos Pico y Pico más Interrupción en bins de 1 segundo. Posteriormente se obtuvo la diferencia entre las tasas de respuesta, segundo a segundo, del ensayo sin interrupción respecto del ensayo con interrupción, representándolas de forma relativa respecto de la diferencia más grande, para graficarla como función del tiempo desde el inicio del intervalo (Figura 11). En esta representación, el valor 0 indica que las curvas se sobrepusieron; los valores positivos y negativos son complementarios e indican el desplazamiento producido por la interrupción. Para la interpretación de los resultados en este experimento, nos concentraremos en la magnitud de los valores negativos: entre más grande la magnitud de la diferencia, mayor es la distancia entre los tiempos pico de los ensayos sin interrupción y con interrupción. La barra sombreada indica el momento en el intervalo en que se introdujo la interrupción de 9 s; la línea roja, el valor del IF entrenado; las líneas de colores, las tres condiciones manipuladas: la línea verde indica que el intervalo entre ensayos y la interrupción se programa-

FLEXIBILIDAD DE LA ESTIMACIÓN DE INTERVALOS

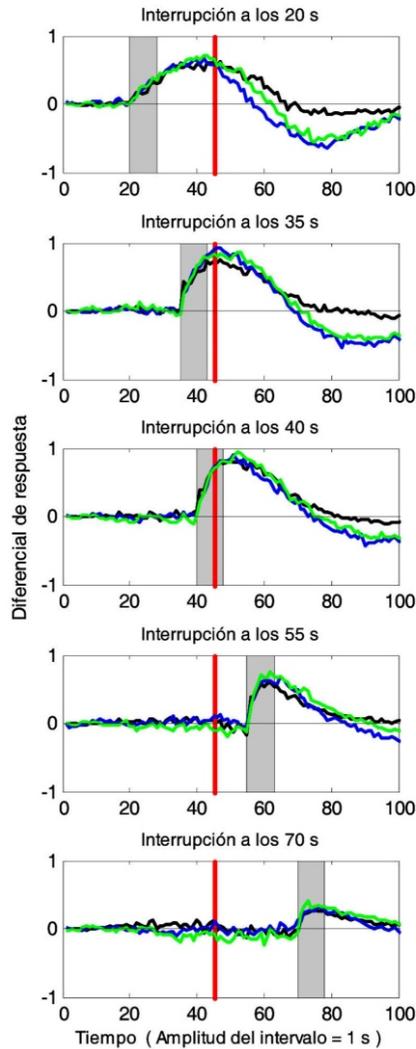


Figura 11. Efectos de la introducción de la interrupción en cinco localizaciones del intervalo pico. La línea roja indica el tiempo reforzado, la verde corresponde a la condición 1 (IEE e interrupción programados como apagones); la azul indica la condición 2 (interrupción y duración a estimarse señaladas con estímulos distintos), y la línea negra indica la condición 3 (sobreimposición de un estímulo distinto al asociado a la duración a estimarse).

ron como apagones; la línea azul, que la interrupción y la duración a estimarse se señalaron con estímulos distintos (p.e., luz-ruido); la línea negra indica que la interrupción es señalada con un estímulo distinto y *sobrepuesto* al usado para señalar la duración a estimarse.

Como ocurrió en los experimentos previos, en la Figura 11 se puede observar que las interrupciones de la señal (de cualquiera de los tres tipos aquí manipulados) introducidas hasta antes o cercano (20, 35 o 40 s) al tiempo en que se esperaba la entrega del reforzador, provocan el desplazamiento del tiempo pico hacia la derecha (parte descendente y con valor negativo de la curva). El efecto fue diferencial: el desplazamiento fue mayor cuando la interrupción se señaló con un estímulo distinto al que se usó para señalar la duración a estimarse (Figura 11, línea azul en los tres paneles superiores), seguido por la mera interrupción del estímulo asociado a la duración criterio (Figura 11, línea verde en los tres paneles superiores). La condición donde se sobreimpuso un estímulo al asociado a la duración criterio (Figura 11, línea negra en los tres paneles superiores) fue la que produjo el menor desplazamiento del tiempo pico (fue la que tuvo los valores negativos de menor magnitud).

Estos resultados son consistentes con la hipótesis de uso compartido de recursos que predice que eventos menos salientes (un estímulo sobrepuesto al estímulo asociado a la duración criterio), desviarán menos recursos atencivos de la tarea temporal, afectándola menos (Buhusi & Meck, 2006b; 2009). Pero también una explicación basada en qué tan memorables son los múltiples marcadores temporales presentes en esta tarea (Staddon, 2010) podría explicar estos hallazgos de una manera más parsimoniosa. Aunque en menor medida, este efecto diferencial aún puede advertirse para la interrupción tardía a

los 55 s (Figura 11, línea negra cuarto panel). A 70 s de iniciado el ensayo, la presentación de la interrupción produce un desplazamiento mínimo e indistinguible entre condiciones (Figura 11, quinto panel). En general, la ejecución en esta tarea es comparable a la observada en los dos experimentos previos, validando así la generalidad del hallazgo.

Algunas regularidades en el comportamiento de la tasa de respuesta de este estudio guardan semejanza con lo reportado por Aum, Brown y Hemmes (2004), quienes probaron el efecto de distintos eventos intrusivos, en ensayos de prueba, en el desplazamiento de los tiempos pico. Usan tres tipos de eventos: estímulos asociados a reforzamiento, a extinción o interrupciones, presentados a los 3, 9 o 15 s de iniciado el ensayo pico. Encuentran que los estímulos asociados a reforzamiento producen más desplazamientos del tiempo pico, seguidos por los ensayos con interrupciones y los estímulos asociados a extinción. Sus resultados en la condición de introducción de interrupciones con estímulos asociados a reforzamiento produjeron patrones de decaimiento de la respuesta durante las interrupciones, análogos a los aquí reportados. Tomados en conjunto, estos resultados proporcionan apoyo a las afirmaciones de Staddon (2010), en el sentido de que eventos biológicamente significativos ejercen mayor control temporal sobre el comportamiento, pues los patrones de respuesta indicaron un mayor efecto de las interrupciones en el período que antecedió al tiempo en que usualmente se presentó el reforzador aunque otros eventos también pueden afectarlo.

Conclusiones Generales

De acuerdo con los hallazgos aquí reportados, la ejecución en el procedimiento de pico con interrupciones modificado refleja procesos más complejos y dinámicos que los postulados por la

operación inalterable de un reloj interno. En estos estudios se replicaron los resultados de cambios en los tiempos pico que llevaron a la postulación de un reloj interno que funciona como un cronómetro, pero la información que arrojó la introducción de interrupciones en la segunda parte del intervalo pico, reprodujo cercanamente los resultados observados por Dews (1962, 1965) y Meck y Church (1984), que son más semejantes a una estimación temporal múltiple. El comportamiento de la tasa de respuesta ante la introducción de duraciones tempranas o tardías, también replicó lo reportado previamente por Meck y Church (1984) y Higa (2008). La manipulación que al parecer permitió la obtención de este conjunto de datos, originalmente obtenidos en condiciones experimentales y contextos teóricos diferentes (Dews, 1962, 1965; Meck & Church, 1984; Cabeza de Vaca et al., 1994; Higa, 2008) fue la presentación de una sola interrupción por ensayo, en un rango de localizaciones temporales más amplio de lo usual. Se puede señalar que para la obtención de estos resultados no es necesario que la interrupción se introduzca en ambas mitades del intervalo pico, pues Canales (2007), al presentar interrupciones únicamente durante la segunda mitad del intervalo, encontró que la estimación no fue perturbada: las ratas continuaron estimando el intervalo al finalizar la interrupción. Así, al reproducir, con una sola preparación, los dos resultados observados en los distintos estudios referidos, se evidencia la flexibilidad y límites del comportamiento temporalmente controlado, tal como Higa (2008) lo reportó para el caso del procedimiento con interrupciones estándar. Por último, hay que resaltar el importante papel que juega el componente de memoria en los distintos modelos que han tratado de explicar los modos de operación del presunto reloj interno y la estimación temporal múltiple (Cabeza de Vaca et al., 1994; Church et al., 2003, 2010; Buhusi et al., 2006, 2009; Higa, 2008; Staddon, 2010), lo que parece indicar un acuerdo y una guía para investigación futura.

Los resultados que arroja el procedimiento de pico con interrupciones modificado parecen prometedores en el sentido de que produjo datos ordenados, que permitieron la aplicación de distintas medidas de control temporal que resultaron sensibles a las manipulaciones. Desde el punto de vista teórico, lo aquí reportado cuestiona los distintos modelos desarrollados para dar cuenta de los “modos de operación del reloj interno” (Roberts, 1981; Roberts & Church, 1978) o la estimación temporal múltiple (Staddon, 2010; MacInnis, et al., 2010; Meck y Church, 1984; Buhusi & Meck, 2006a, 2006b, 2009). Al parecer, un siguiente paso en la evaluación de estas teorías sería determinar si, en su forma actual, sus componentes y parámetros correspondientes pueden capturar estos aspectos adaptativos de la conducta temporalmente controlada o, en su defecto, si estos resultados no pertenecen a su dominio.

En lo que respecta a este trabajo, la agenda de investigación de la flexibilidad de la estimación temporal de intervalos tiene pendiente la aplicación de los modelos cuantitativos (p.e., reglas de integración de estímulos, como los proponen Church y cols., 2003, 2010; ajuste de las funciones de decaimiento del recuerdo del modelo de Staddon, Higa; 2008), a fin de determinar sus alcances y la verificación de su validez predictiva. Consideramos que en la medida en que se desarrollen descripciones más completas de la conducta de estimación temporal, se tendrán elementos para mejorar los modelos vigentes y el procedimiento de pico con interrupciones modificado puede resultar una herramienta útil en esta tarea.*

* Los experimentos 1 y 2 fueron financiados por los proyectos CONACYT 2008/89231, DGAPA IN305808 y DGAPA IN304211. El experimento 3 se llevó a cabo durante una estancia posdoctoral en el Timing Lab, Brown University, gracias a la beca otorgada por el programa PASPA-DGAPA y el generoso consentimiento del Dr. Russell Church para utilizar su equipo y animales.

Referencias

- Aum, S. W., Brown, B. L., Hemmes, N. S. (2004). The effects of concurrent task and gap events on peak time in the peak procedure. *Behavioural Processes*, 65, 43-56.
- Bizo, L. A., Chua, J. Y. M., Sanabria, F. & Killeen, P. R. (2006). The failure of Weber's law in time perception and production. *Behavioural Processes*, 71, 201-210.
- Buhusi, C.V., & Meck, W.H. (2000). Timing for the absence of a stimulus: the gap paradigm reversed. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 26, 305-322.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. (2006a). Time-sharing in rats: a peak-interval procedure with gaps and distracters. *Behavioural Processes*, 71, 107-115.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. (2006b). Interval timing with gaps and distracters: Evaluation of ambiguity, switch, and time-sharing hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 32(3), 329-338.
- Buhusi, C. V., Paskalis, J. P. G. & Cerutti, D. (2006). Time-sharing in pigeons: Independent effects of gap duration, position and discriminability from the timed signal. *Behavioural Processes*, 71, 116-125.
- Buhusi C.V., & Meck, W. H. (2009) *Relativity Theory and Time Perception: Single or Multiple Clocks?* PLoS ONE 4(7): e6268. doi:10.1371/journal.pone.0006268
- Cabeza de Vaca, S., Brown, B. L., & Hemmes, N. S. (1994). Internal clock and memory processes in animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20, 184-198.

- Canales, A. G. (2007). *Estimación temporal: efectos de la localización de la interrupción*. Tesis de Licenciatura. No publicada. Facultad de Psicología, UNAM.
- Church, R. M. (1978). The internal clock. En S. H. Hulse, H. Fowler & W. K. Honig. *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, NJ: Elrbaum
- Church, R. M., Guilhardi, P., Keen, R., MacInnis, M. L. M., & Kirkpatrick, K. (2003). Simultaneous Temporal Processing. En H. Helfrich (Ed). *Time and Mind II: Information Processing Perspectives* (pp. 3-30). Göttingen, Germany: Hogrefe & Huber.
- Dews, P. B. (1962). The effect of multiple S^A periods on responding on a fixed-interval schedule. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 5, 369-374.
- Dews, P. B. (1965). The effect of multiple S^A periods on responding on a fixed-interval schedule. II. In a primate. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 8, 53-54.
- Dews, P. B. (1965). The effect of multiple S^A periods on responding on a fixed-interval schedule: III. Effect of changes in pattern of interruptions, parameters and stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 8, 427-435.
- Dews, P. B. (1966). The effect of multiple S^A periods on responding on a fixed-interval schedule: IV. Effect of continuous S^A with only short S^A probes. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 9, 147-151.
- Dews, P. B. (1966). The effect of multiple S^A periods on responding on a fixed-interval schedule: V. Effect of periods of complete darkness and of occasional omissions of food presentations. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 9, 573-578.

- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84(3), 279-325.
- Gibbon, J., & Church, R. M., 1981. Time-left: linear vs. logarithmic subjective time. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 87-108.
- Gibbon, J., & Church, R. M. (1990). Source of variance in an information processing theory of timing. En H. L. Roitblat, T. G. Bever, & H. S. Terrace (Eds.), *Animal Cognition*. NJ: Lawrence Erlbaum.
- Guilhardi, P., Yi, L., & Church, R. M. (2007). A modular theory of learning and performance. *Psychonomic Bulletin & Review*, 14(4), 543-559.
- Higa, J. J. (2008). Interval timing and memory: breaking the clock. En Nancy K. Innis (Ed.). *Reflections on adaptive behavior. Essays in honor of J. E. R. Staddon*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Kaiser, D. H., Zentall, T.R., & Neiman, E. (2002). Timing in Pigeons: effects of the similarity between intertrial interval and gap in a timing signal. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 28, 416-422.
- Kirkpatrick, K. (2002). Packet theory of conditioning and timing. *Behavioral Processes*, 57, 89-106.
- Macinnis, M. L. M., Marshall, A. T., Freestone, D. M., & Church, R. M. (2010). A simultaneous temporal processing account of response rate. *Behavioral Processes*, 84(1), 506-10.
- Machado, A. (1997). Learning the temporal dynamics of behavior. *Psychological Review*, 104, 241-265.

- Machado, A., & Silva, J. F. (2004). *The Psychology of Learning: A Student Workbook*. New Jersey: Prentice Hall.
- Machado, A., Malheiro, M. T., & Erlhagen, W. (2009). Learning to Time: A Perspective. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 92(3), 423-458.
- Meck, W.H., & Church, R.M. (1982). Abstraction of temporal attributes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 226-243.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1983). A mode control model of counting and timing processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 320-334.
- Meck, W., & Church, R. M. (1984). Simultaneous temporal processing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1, 1-29.
- Meck, W. H., Church, R. M., & Gibbon, J. (1985). Temporal integration in duration and number discrimination. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 591-597.
- Menez, M. (2009). El procedimiento de Gap como un proceso de estimación temporal múltiple, *Sociedad Mexicana de Análisis de la Conducta*, Aguascalientes, Aguas., México.
- Menez, M. y López, F. (2006a). Interrumpiendo el reloj interno: efectos de la discriminabilidad y la localización de la interrupción. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 32, 27-37.
- Menez, M. y López, F. (2006b). Interrupting the internal clock: location break effects. *Poster presentado en la 47 Reunión Anual de la Psychonomic Society*, Houston, TX.

- Menez, M. y López, F. (2009). Evidence of Simultaneous Timing in a Peak Procedure with Gaps. *Fall Meeting of the Comparative Cognition Society*, Boston, MA.
- Menez, M., Church, R.M., Guilhardi, P., & López, F. (2010). Simultaneous Timing and Re-allocation of Attentional Resources in a Peak Procedure with Gaps. *Fall Meeting of the Comparative Cognition Society*, Saint Louis, MO.
- Olton, D. S., Wenk, G. L., Church, R. M., & Meck, W. H. (1988). Attention and the frontal cortex as examined by simultaneous temporal processing. *Neuropsychologia*, 26(2), 307-18.
- Orduña, V., García, A., Menez, M., Hong, E., & Bouzas, A. (2008). Performance of spontaneously hypertensive rats in a peak-interval procedure with gaps. *Behavioral Brain Research*, 191(1), 72-76.
- Roberts, S., & Church, R. M. (1978). Control of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 4, 318-337.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution and behavior*. 2nd Edition, New York: Oxford University Press.
- Spetch, M. L., & Wilkie, D. M. (1983). Subjective shortening: A model of pigeons' memory for event duration. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 14-30.
- Staddon, J. E. R. (1974). Temporal control, attention and memory. *Psychological Review*, 81, 375-391.
- Staddon, J. E. R. (1984). Time and memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 423, 322-334.

FLEXIBILIDAD DE LA ESTIMACIÓN
DE INTERVALOS

- Staddon, J. E. R. (2010). *Adaptive behavior and learning*, Third (internet) edition, New York: Cambridge University Press (1st edition. 1983).
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. J. (1999). Time and memory: Towards a pacemaker-free theory of interval timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 71, 215–251.
- Wixted, J. T., & Ebbensen E. (1991). On the form for forgetting. *Psychological Science*, 2, 409-415.

PAGINA 86

BLANCA

3

Estimación temporal y memoria episódica en animales: Criterios psicológicos, procedimientos y nuevas propuestas

Oscar Zamora Arévalo y Arturo Bouzas Riaño
Laboratorio de Comportamiento y Adaptación,
Facultad de Psicología, UNAM¹

Resumen

En este escrito se revisan los enfoques experimentales recientes para el estudio de la memoria episódica en organismos no humanos. Se identifican sus fortalezas y algunos criterios que aún deben ser satisfechos para considerar que se está estudiando la memoria episódica. Se presenta una tarea experimental que se considera análoga a las utilizadas con humanos, como contribución a ese objetivo. La tarea se conoce como igualación simbólica a la muestra demorada y se usaron palomas como sujetos experimentales. En un primer Experimento se manipularon tanto la duración del intervalo de retención, como la introducción de éste en dos tipos de

¹ Los autores del escrito agradecen al Dr. Florente López Rodríguez y la Dra. Marina Menez la revisión previa de este escrito y al subsidio del Proyecto UNAM-PAPIIT IN307310. Enviar correspondencia a Oscar Zamora Arevalo a: Av. Universidad 3004, Col. Copilco Coyoacan, Cub. 1, 1er.Piso, Edificio D, Posgrado, Facultad de Psicología, UNAM, C.P. 04510.

condiciones, en una tarea en que el estímulo muestra estaba compuesto por una secuencia de duraciones. En la primera condición, el intervalo de retención se introdujo entre la terminación de la secuencia y la presentación de las teclas de elección (intervalo de retención al final de la secuencia, IRFS); en la segunda, entre los componentes que formaban la secuencia (intervalo de retención entre componentes, IREC). En el segundo Experimento, se señaló diferencialmente el intervalo entre ensayos y el intervalo de retención, con el objetivo de descartar posibles efectos de ambigüedad. Los resultados se discuten en términos de la utilidad de usar tareas de estimación temporal para el estudio de la memoria episódica en animales.

Palabras clave: Estimación temporal, memoria episódica, cognición animal, bisección temporal, palomas.

Abstract

In the present chapter recent experimental approaches to the study of episodic memory in non-human animals are reviewed. While strong contributions of these studies are stressed, we also identify non-accomplished requirements of the episodic memory definition. We argue that a complete representation of non-human organisms is about to be accomplished and our objective is to present an experimental task, analogous to those used with humans, which leads into that direction. A familiar experimental preparation known formally as delayed symbolic matching to sample was used with pigeons as experimental subjects. The first Experiment manipulated both the duration of the retention interval and its localization, arranging two conditions: between the end of the sequence and the onset of the choice period (retention interval at the end of the sequence, RIES), and between the components that formed the sequence (Retention Interval Between Components, RIBC). In the second Experiment the same conditions were

manipulated, with the exception that the intertrials interval and the retention interval were signaled by different stimuli, with the aim to rule out possible effects of ambiguity. The results are discussed in terms of the possible contribution of the timing tasks to the study of episodic memory in animals.
Keywords: Timing, episodic memory, animal cognition, temporal bisection, pigeons.

Tiempo y memoria

En psicología, el estudio de los mecanismos que subyacen a las capacidades de estimar el tiempo y los juicios temporales ha permanecido separado del que trata de distinguir entre diferentes clases de sistemas de memoria. Una forma de enunciar la intuición de que hay una conexión fundamental entre nuestra comprensión de la realidad temporal y nuestra capacidad de recordar hechos pasados puede encontrarse al combinar dos cuestiones fundamentales: ¿qué papel juega la memoria en nuestro conocimiento del tiempo? y ¿cómo se representa el tiempo en la memoria?

Estas dos preguntas se pueden abordar desde dos aproximaciones. Una, el estudio de las formas que tenemos de pensar y representar las cosas en el tiempo; y la otra, a partir de la información temporal almacenada en la memoria (para una revisión general, Hoerl & McCormack, 2011). Desde una aproximación comparada, memoria implica el control del comportamiento por eventos antecedentes (estímulos que ya no están presentes) y se ha subdividido en muchos tipos en la psicología humana. Por ejemplo, una dicotomía útil distingue entre la memoria de referencia (memoria de la información que se mantiene constante a través de episodios, por ejemplo, qué tipo de coche conduce) y la memoria de trabajo (memoria para información que cambia a través de episodios, por ejemplo, dónde y cuándo estacionó su auto hace un momento). La

memoria de trabajo es mucho más inestable que la de referencia y puede verse más afectada por factores tales como la intoxicación, el envejecimiento, enfermedades y manipulaciones experimentales (Baddeley, 2007 para una revisión). La evaluación de la memoria de trabajo puede proporcionar información importante sobre los posibles efectos cognitivos de algunas de tales factores. Se han diseñado varios procedimientos para evaluar tipos de memoria, incluyendo el laberinto radial y el laberinto de agua de Morris, que se utilizan para evaluar la memoria espacial y/o de referencia (para conocer una comparación entre las técnicas de laberinto de agua y laberinto radial ver Hodges, 1996; Vorhees y Williams, 2006).

Cualquier intento de explicar la relación entre la estimación temporal y el tipo de memoria a estudiar tiene como objetivo aclarar las relaciones entre los diversos procedimientos experimentales y los sistemas o procesos a evaluar (Roberts & Feehey, 2009; Suddendorf, & Busby, 2005). En las líneas que siguen se describen diversos sistemas de memoria y distintos paradigmas experimentales que se cree podrían ser útiles para estudiar algunos tipos de memoria, atribuidos exclusivamente a humanos, en animales.

Re-trazando el pasado

A lo largo de los últimos cincuenta años el estudio experimental de la memoria humana abandonó la idea de una facultad unitaria. En su lugar, se prefirió considerar subsistemas de memoria sugeridos por la información acumulada, en particular la basada en el estudio de pacientes con daño neurológico. Actualmente las dos formas más empleadas de ver a la memoria son la perspectiva de sistemas múltiples y la perspectiva de proceso. Aunque estos puntos de vista no son

opuestos (Roediger, Marsh & Lee, 2002; Tulving 2002), se centran en distintos aspectos. La diferencia fundamental entre la perspectiva de sistemas múltiples y la de proceso de la memoria, es la aplicación de distintas reglas de adquisición, almacenamiento y recuperación del recuerdo, en función de la manera en que se adquirió la información, el tipo de material aprendido y las escalas temporales que abarcó. Los proponentes de la visión de los sistemas múltiples de la memoria se orientan al descubrimiento y definición de diferentes sistemas y estructuras de memoria que son anatómica y evolutivamente distintos, sin hacer referencia a los “métodos de adquisición, representación y expresión del conocimiento” (Tulving, 1985). Aunque hay muchas descripciones del enfoque de sistemas que difieren en sus detalles (por ejemplo, Sherry & Schacter, 1987, Squire 1992), la explicación que aquí prevalecerá es la desarrollada por Tulving y colaboradores (Schacter & Tulving, 1994; Tulving, 1983; para un análisis de mayor profundidad de este tema, el lector interesado puede consultar los distintos capítulos de Tulving, 2000; Foster & Jelicic 1999, y Schacter & Tulving, 1994).

La noción de sistemas múltiples de memoria es ahora ampliamente aceptada (Schacter, Wagner & Buckner 2000; Eichenbaum & Cohen, 2001; Squire, 2004), aun cuando prevalece cierta incertidumbre en torno a cuántos sistemas de memoria hay. En el contexto del trabajo psicológico de corte experimental, el término “sistema de la memoria” no se aceptó sino hasta que fue posible relacionarlo a un marco biológico. El término sistema tiene su propia tradición dentro de la biología: el sistema digestivo, el sistema respiratorio, el sistema nervioso. Incluso dentro del sistema nervioso mismo, ha sido posible hablar de sistemas cerebrales como grupos de estructuras relacionadas con entradas y salidas definidas, algunas veces con

significado funcional identificado (por ejemplo, el sistema colinérgico, el sistema visual). La utilidad del término “sistemas de memoria” parece depender considerablemente de en qué medida un determinado tipo de memoria puede estar relacionado con un sistema específico del cerebro. Un sistema de memoria se percibe mejor como un sistema del cerebro si tiene un papel significativo en el recuerdo y recuperación de cierta información; por ejemplo, el hipocampo es fundamental para la memoria semántica aunque no necesariamente exclusivo. Si bien la información biológica emergente ha propiciado debates sobre sistemas de memoria más específicos, también ha ayudado a definir sus propiedades. Este fue el caso de Tulving (1985), quien estableció que los diferentes sistemas se distinguen entre sí respecto al tipo de información que procesan y representan, los principios que rigen sus operaciones, las estructuras neuronales subyacentes y su desarrollo filogenético y ontogenético. De igual forma, definió al sistema de memoria como una estructura organizada de componentes operativos elementales, donde todo “componente operativo” consta de un sustrato neuronal y de sus correlatos conductuales y cognitivos.

Sistemas de memoria

Se han realizado innumerables intentos clasificatorios de la memoria, algunos basados única y exclusivamente en la evidencia de las estructuras neuroanatómicas involucradas, otros en base a la evidencia cognoscitiva emanada de las tareas y finalmente, los menos, los basados en la evidencia comparada. Analizaremos dos aproximaciones a estos intentos clasificatorios independientemente de la evidencia a la que se haga referencia: la dimensión temporal de la memoria o sus contenidos.

A) *Los contenidos de la memoria*

En este sentido resulta interesante contrastar las visiones de Squire y Tulving. Tomando en cuenta diversos estudios de casos clínicos y un sinnúmero de trabajos realizados en primates y roedores, Squire (1992) concluye que existen dos sistemas de procesamiento de la información: una memoria declarativa, dependiente fundamentalmente del hipocampo, versus una memoria no-declarativa. Esta última reúne una colección heterogénea de habilidades que no requieren de la participación del hipocampo, pero sí de otras estructuras como el neocórtex en el caso de los hábitos y destrezas motoras; del cerebelo en el condicionamiento de la musculatura esquelética; la amígdala en el condicionamiento emocional y la neocórtex posterior, en el caso de preparación (*priming*).

Según Squire, sólo la memoria declarativa puede tener una dimensión temporal (memoria de corto y largo plazo), no así la no-declarativa. En el caso de este último tipo de memoria, se produce un aprendizaje permanente en función de la práctica, el cual ya no se olvida (por ejemplo, andar en bicicleta). Además, para este autor, la memoria episódica sería la que alimentaría a la semántica. Es decir, los conceptos serían la consecuencia de un sinnúmero de exposiciones a un determinado episodio.

Tulving y Schacter (1990), en cambio, definen cinco sistemas de memoria en función de: a) los mecanismos cerebrales involucrados, b) el tipo de información que manejan, y c) los principios de sus operaciones. Sus resultados se basan en estudios neuropsicológicos realizados exclusivamente en seres humanos. Para Tulving, las memorias de corto plazo y episódica serían "explícitas" y el resto (procedimental, *priming* y semántica) "implícitas". Además, todos estos sistemas de memoria, con

excepción de la memoria procedimental, expresarían funciones cognitivas. A diferencia de la clasificación de Squire, su clasificación no incluye formas más primitivas de aprendizaje, como la habituación y la sensibilización. Tulving también discrepa de Squire en otros dos aspectos: a) considera a las memorias semántica y episódica como dos subsistemas independientes, y b) que la información nueva entraría a la memoria semántica a través de los sistemas perceptuales y sería a su vez la memoria semántica la que permitiría alimentar a la episódica.

B) Dimensión temporal de la memoria

La forma más sencilla de evaluar la memoria semántica en los seres humanos es por medio de preguntas y respuestas. Si un experimentador le pregunta el nombre del papa que visitó 3 veces México y contesta “Juan Pablo II”, el experimentador puede concluir sin temor a equivocarse que tiene una memoria declarativa del hecho. Las cosas son un poco más problemáticas con los animales, no podemos pedirle a una rata que nombre al papa. No obstante, muchos animales pueden expresar conocimiento acerca de su entorno de una forma que parece sugerir que tienen memorias declarativas generales: dónde se localiza la comida o cómo evitar una descarga eléctrica.

Memoria episódica

El concepto de la memoria episódica se introdujo para referirse a la capacidad de recordar acontecimientos singulares de nuestras vidas. El recuerdo de una secuencia de eventos en conjunto consta de un episodio. Tal como fue originalmente definida, la memoria episódica es una representación mental del “qué” ocurrió durante un evento, “dónde” sucedió, y “cuándo”. Tulving (1983, 2002a) afirma que la memoria episódica “recibe y

almacena información sobre episodios o eventos fechados temporalmente y las relaciones espacio-temporales entre estos eventos". Por lo tanto, recordar un viaje de verano a Francia con un amigo puede ser una instancia de memoria episódica. Sin embargo, el concepto se ha desarrollado desde su definición original y ahora se refiere a un "sistema de memoria" cuyo funcionamiento tiene atributos adicionales, tales como la capacidad de viajar mentalmente a través del tiempo y una forma específica de la conciencia durante el acto de recordar, que tiene como atributos los términos de cronestesia y autoconciencia. La primera se utiliza para referirse a la capacidad neurocognitiva para expresar la conciencia del individuo en una dimensión temporal en relación con su propia existencia y la de los demás (tiempo subjetivo). En este sentido, la cronestesia haría referencia al recuerdo de hechos y eventos de nuestra vida además de la planificación del futuro. Cronestesia y conciencia autoconciencia coinciden en que ambos conceptos implican la conciencia del yo en el tiempo, pero el énfasis en los conceptos de 'yo' y 'tiempo' difieren entre ambos. En la autoconciencia el énfasis se encuentra en la conciencia del yo, mientras que en la cronestesia el énfasis se centra en el tiempo subjetivo. Esta distinción es importante porque da respuestas en la aplicación clínica cuando los pacientes no pueden situar recuerdos en el tiempo mientras que otros son incapaces de situar recuerdos o planes en un tiempo subjetivo (Tulving, 2002b). Tanto en su concepción original y moderna, memoria episódica puede ser considerada una forma de memoria declarativa, porque la información dentro de ella es proposicional. Sin embargo, difiere de otra forma de memoria declarativa –el conocimiento factual (de hechos) o memoria semántica– en que no se limita a algún contexto espacio-temporal específico. Es probable que los mecanismos cerebrales que participan en estas dos formas de memoria no difieran sino que se superpongan.

Planificación de las acciones

El problema de la temporalidad al planear cualquier acción puede estar orientada a: (1) observar el progreso de la acción en el tiempo o (2) al hecho de tratar con el tiempo mismo (Block & Zakay, 2000). En la distribución del flujo de la acción los planes pueden tener varios tipos de formatos y por lo tanto también diferentes relaciones con respecto a la acción. El carácter crucial de seleccionar actos elementales del entorno contribuye a especificar todos los parámetros temporales de alguna acción. De ahí la pregunta: ¿Qué factores contribuyen a la selección de los componentes de la acción durante su curso? ¿Cuál es el papel de los artefactos y dispositivos presentes en la acción? y ¿Cómo se representan las decisiones de información sobre esa acción? Entonces, cobra relevancia la práctica de estimar, producir y representar determinados períodos, ya que su duración y orden de presentación determinan en gran medida la adecuada ejecución. Ejemplos de esto, hay varios: deportes, música, lenguaje, imitación, propiedades físicas del movimiento simple y coordinado entre otros (Block & Zakay, 2000). Sobre la base de estas características y preguntas en torno al tiempo y la acción, trasladadas a la esencia misma de la memoria episódica, resulta evidente que este sistema de memoria se manifiesta esencialmente a través de dos rasgos absolutamente exclusivos, a saber: (1) que es el único sistema de memoria orientado hacia el pasado (todos los demás sistemas están orientados al presente) y (2) que la evocación o rememoración episódica va acompañada de “conciencia auto-noética”, es decir la experiencia consciente de sí mismo como una unidad continua a través del tiempo. Por tanto, la memoria episódica tiene que ver con el yo en el tiempo: cada acto de recuerdo implica siempre un yo viajando en el tiempo mental desde el momento presente hacia el pasado o hacia el futuro (Tulving, 2005).

No obstante, algunos teóricos consideran más adecuado considerar la memoria episódica como una categoría supraordinal en la que estaría incluida la memoria autobiográfica y otros tipos de memoria, lo que significaría que todo recuerdo autobiográfico es episódico pero no todo recuerdo episódico es de naturaleza autobiográfica (Kopelman & Kapur, 2002). Frente a este planteamiento Martin Conway considera que en efecto, la memoria episódica es diferente a la memoria autobiográfica, pero no en el sentido propuesto por otros investigadores. Conway ha revisado el concepto de memoria episódica a la luz de los hallazgos provenientes de diferentes dominios de investigación (estudios de laboratorio, análisis neuropsicológicos de los trastornos de memoria y estudios neurocognitivos con neuroimágenes) y ha establecido una distinción sustancial y novedosa entre ambas memorias. En concreto la *memoria autobiográfica* incluye dos tipos de representaciones de memoria a largo plazo: la memoria episódica, o la memoria para los eventos específicos y el conocimiento autobiográfico, que se refiere al conocimiento conceptual, genérico y esquemático de nuestras vidas. En todo acto de recordar, estos dos tipos de representación se unen para formar un recuerdo específico.

Según este autor, la memoria episódica sería un sistema que retiene detalles sensorio-perceptuales muy específicos de las experiencias recientes durante intervalos cortos de tiempo (de minutos a horas), mientras que la memoria autobiográfica sería un sistema que retiene el conocimiento relativo al yo en diferentes niveles de abstracción y persiste durante semanas, meses, años, décadas o toda la vida. Por tanto la memoria episódica sería el sistema encargado de representar el conocimiento relativo a un conjunto de acciones (eventos) concretas y a los productos de las acciones derivados de la experiencia

del momento, mientras que la memoria autobiográfica sería el sistema que proporciona el contexto en el que se integran las memorias episódicas sensorio-perceptuales (Conway, 2009).

Se necesita una definición clara de la memoria episódica para identificar el tipo de pruebas necesarias para demostrar su existencia. La memoria humana episódica, como se mencionó anteriormente, se define en términos de su “contenido” del “cuando” y en términos de la conciencia vivida que caracteriza a la retención de un evento en el pasado (Tulving, 1993). Este último componente subjetivo es de obvia importancia desde la perspectiva del bienestar natural de cualquier organismo. Sin embargo, en la actualidad es imposible estudiar la experiencia consciente en organismos no humanos en ausencia de indicadores no lingüísticos acordados. En consecuencia, la investigación científica en esta área se ha concentrado en las características de memoria episódica que son más susceptibles a la investigación empírica (Clayton & Griffiths, 2002).

Memoria episódica en animales

La memoria episódica es más difícil de evaluar en los animales que en el hombre. De hecho, Tulving ha expuesto de manera explícita que los animales no pueden guardar memorias episódicas, al menos no de la forma que lo hacen los humanos (Tulving, 2002; ver también Roberts, 2002). Para Tulving y muchos otros (Addis, D., Pan L, Vu, M.A., Laiser, N. Schacter, & D.L., 2009; Schwartz & Evans, 2001; Szpunar & McDermott, 2008), la memoria episódica requiere un “viaje mental en el tiempo” para reexperimentar el evento. Esto exige tener conciencia del yo y un sentido subjetivo del paso del tiempo. Con la posible excepción de los hallazgos en mamíferos con cerebro grande, como los delfines y los gorilas, la mayor parte de las investigaciones no han logrado documentar autocon-

ciencia o un sentido del paso del tiempo en animales. Mientras que los animales pueden adquirir amplia información general acerca de su entorno, de acuerdo con Tulving (1983) “no pueden viajar en el pasado en sus propias mentes”. El alcance de esta “miopía temporal” fue llevada del pasado al futuro por Suddendorf y Corballis (2007) en la formulación de su “Hipótesis del viaje mental en el tiempo”, que afirma que los animales viven su presente y son incapaces de recordar episodios concretos de acontecimientos del pasado e incapaces de contemplar posibles estados de cosas más allá del futuro inmediato. Sin embargo, otros investigadores sostienen que existe cada vez más evidencia de que otros animales distintos a los primates pueden formar memorias de eventos específicos que incluyen información acerca del contexto espacial y temporal en que esos eventos ocurrieron (Clayton, Yu & Dickinson, 2001; Clayton, Emery & Dickinson, 2006; Baab & Crystal, 2006; Hampton, & Schwartz, 2004; Menzel, 2005). Por ejemplo, los arrendajos (*Aphelocoma coerulescens*) suelen ocultar comida en escondites para recuperarla más tarde. Esas aves recuerdan con precisión la ubicación de sus escondites y regresan ahí más tarde, incluso si en ese lapso el experimentador sacó la comida, lo que demuestra que las aves no se basan sólo en el olfato para descubrir la comida oculta.

Algunos investigadores se han planteado la posibilidad de aplicar el concepto de la memoria episódica de los seres humanos a organismos no-humanos. La memoria episódica está pensada como un sistema neurocognitivo distinto a los otros sistemas de memoria, que almacena eventos y facilita su recuperación, pero su rúbrica está en las experiencias mentales que acompañan a la recuperación, es decir, los sentimientos del “pasado”. Por otra parte, la forma habitual de evaluar la memoria episódica en los seres humanos es con pruebas ver-

bales. En la investigación humana, es fácil pedir a una persona: “¿Recuerdas lo que hiciste en...? o ¿Qué te pasó...?”. Se pueden recoger datos sobre el tipo de información que la gente puede recordar, el contexto y la fuente de los recuerdos, así como sobre los aspectos cualitativos de la memoria. Obviamente, este tipo de pruebas verbales no puede llevarse a cabo con animales, excepto tal vez con un pequeño número de monos entrenados con el lenguaje de señas. Por tanto, al transferir el concepto de memoria episódica de humanos a los organismos no humanos, surge un impedimento metodológico inmediato, por lo que existe interés por desarrollar procedimientos que permitan probar las funciones de la memoria episódica en animales no lingüísticos. En la literatura reciente sobre cognición animal se han utilizado cuatro definiciones operacionales de la memoria episódica. Dos provienen del trabajo en las aves (Clayton & Dickinson, 1998; Zentall, Clement, Bhatt & Allen, 2001) y dos del trabajo en simios (Menzel, 1999; Schwartz, Colon, Sanchez, Rodriguez, & Evans 2002; ver también Eichenbaum & Fortin, 2003; Morris, 2002). Algunas otras definiciones operacionales pueden encontrarse en el trabajo con roedores (Babb & Crystal, 2006; Roberts, 2002). Estas definiciones se centran en el comportamiento en lugar de criterios fenomenológicos, como en el caso de los humanos. Cada definición se centra en un aspecto diferente de la operación de la memoria episódica en los humanos. A continuación se describe la forma en que se estudia cada enfoque en, al menos, dos especies diferentes y cómo se ha evaluado su abordaje de la memoria episódica.

Clayton y Dickinson desarrollaron criterios, basados en la concepción original de Tulving (1972) de memoria episódica, para examinarla en organismos no-humanos (Clayton & Dickinson, 1998, 1999, Clayton & Griffiths, 2002; Clayton, Yu &

Dickinson, 2001; Griffiths et al., 1999). Proponen una definición operacional que se aplique a otros animales, además de los arrendajos con los que trabajan (Griffiths et al., 1999). Según estos autores, la memoria episódica almacena información de los eventos temporalmente fechados y la relación espacio-temporal inherente a los mismos. Los recuerdos episódicos no son simples *bits* de información, ya que implican la conjunción de múltiples componentes de un evento vinculado (o consolidado). Tratan de examinar las pruebas exactas de memoria en torno al “qué”, al “dónde” y al “cuándo” de la información y la unión de esta información, basada en el aprendizaje de episodios únicos. Clayton y Dickinson (1998; 1999) estudian el almacenamiento de alimentos en aves, en particular, el “arrendajo de los matorrales” (*Aphelocoma coerulescens*). Estas aves capturan alimentos extras en la naturaleza y después vuelven a los sitios de captura, cuando la comida escasea. Clayton y Dickinson idearon un ingenioso experimento para determinar si los arrendajos actuarían de manera similar en el laboratorio. Reportan que, además de recordar la ubicación de los huecos con alimento, los arrendajos pudieron formar memorias episódicas de lo que almacenaron. Nicola Clayton y sus colegas dieron ensayos de práctica a los arrendajos en que se les permitía almacenar gusanos y nueces en los compartimientos de una bandeja de cubos de hielo. Se utilizaba una bandeja diferente para cada tipo de comida. Las bandejas se hicieron distintivas colocando diferentes objetos alrededor de ella. Para permitir el ocultamiento de los alimentos, los compartimientos de cada bandeja se llenaron con arena. Cada ensayo constaba de dos episodios de almacenamiento (uno para las nueces y otro para los gusanos, en orden contrabalanceado). Luego se llevó a cabo un periodo de recuperación cuatro o 124 horas más tarde, con las bandejas disponibles. En los ensayos de entrenamiento en el interva-

lo de retención de cuatro horas, ninguno de los alimentos se había descompuesto en el momento de la recuperación o en el momento en que ocurría la prueba de elección. En contraste, en los ensayos con el intervalo de 124 horas los gusanos se habían descompuesto para el momento de la recuperación.

A medida de que avanzaba el entrenamiento, los pájaros aprendieron a elegir los gusanos durante el período de recuperación si ésta estaba programada para ocurrir cuatro horas después del almacenamiento. Si la recuperación ocurría 124 horas después del almacenamiento, las aves elegían las nueces, aunque esta conducta pudo haber sido facilitada por la vista o el olor de los conjuntos de nueces o de gusanos en el período de recuperación. Para impedir que la respuesta se basara en señales visuales u olfativas, en los ensayos de prueba realizados al final del experimento se puso arena fresca en las bandejas y se retiró toda la comida. Los resultados de esos ensayos de prueba indican que los arrendajos aprendían que los gusanos se echan a perder si se almacenan durante 124 horas. Como era de esperar, si la prueba de elección ocurría cuatro horas después de almacenar los gusanos, las aves buscaban más en la bandeja de los gusanos que en las de las nueces. En contraste, buscaron más en la bandeja de las nueces que en la de los gusanos si éstos habían sido almacenados 124 horas antes (descrito en Gallistel & King, 2010). Estos resultados sugieren que los arrendajos pueden recordar no sólo dónde almacenaron comida, sino también qué tipo de comida almacenaron y hace cuánto tiempo (Clayton et al., 2001; 2003; Griffiths, Dickinson & Clayton, 1999). Esta metodología ha demostrado ser un método fiable para explorar las capacidades de memoria del arrendajo expuesto a episodios únicos. Las aves muestran una gran capacidad para reconocer el sitio en que determinados alimentos se almacenaron por largos pe-

riodos, aunque en esos experimentos las aves sólo se habían probado con una elección binaria. Sin embargo, se cuestionaba que la metodología no alcanzaba a abordar la hipótesis del recuerdo de eventos específicos (palinoscopic memory o ver hacia atrás). De acuerdo con esta crítica, las aves sólo tienen que actualizar continuamente sus conocimientos del mundo en el momento presente, en lugar de reflexionar sobre el pasado. De esta forma, este tipo de memoria no es diferente a la memoria donde las claves son únicas. Algunos otros han argumentado que la pérdida de la preferencia por los gusanos almacenados luego del intervalo de retención de 124 horas, refleja el decaimiento del recuerdo de los gusanos más que el conocimiento de “cuándo” tuvo lugar el almacenamiento. Para responder a estas críticas Kort, Dickinson y Clayton (2005) llevaron a cabo un experimento en que la calidad de los gusanos mejoraba como una función del tiempo. Esto es análogo al hecho de que la fruta madura sabe mejor con intervalos de retención largos. En este experimento los arrendajos recibieron ensayos de entrenamiento que involucraban el almacenamiento de gusanos y de nueces, seguido de la oportunidad de recuperación después de cuatro o 28 horas. La calidad de las nueces permaneció igual sin importar el intervalo de retención, pero los experimentadores colocaban mejores gusanos en los sitios de almacenamiento en el intervalo de retención de 28 horas que en el intervalo de cuatro horas. En esas circunstancias, los arrendajos preferían las nueces en el intervalo de retención corto y las lombrices en el intervalo de retención más largo. (Para una revisión sobre la estructura y flexibilidad de la memoria de los episodios de almacenamiento, consultar el trabajo de Salwiczek, Dickinson & Clayton, 2008).

Zentall y sus colegas (2001) proponen una definición operacional basada en las pruebas de la capacidad del animal para

recordar un acontecimiento único, inesperado, en una fase de prueba. Argumentan que un animal no trataría de actualizar la información cuando está entrenado en un paradigma en el que no se anticipa la aparición, en la fase de prueba, de algún elemento presentado durante la fase de entrenamiento (de ahí el nombre del procedimiento de “Prueba sorpresa”). Entrenaron a palomas en una tarea conocida como igualación simbólica a la muestra. Las aves eran reforzadas si respondían a una luz roja después de 4 segundos (Intervalo Fijo IF 4”), habiendo experimentado previamente una línea vertical (estímulo muestra), o si no respondían a una luz verde por lo menos durante 4 segundos (Reforzamiento Diferencial DRO 4”), si previamente se les había presentado una línea horizontal (estímulo muestra). Esto serviría más tarde como el método para demostrar que las palomas poseen la memoria de un evento (entrenamiento) anterior. A continuación, las palomas fueron entrenadas en un programa de automoldeamiento diferencial donde se presentaba un estímulo de color amarillo o azul y después de 4 segundos (Tiempo Fijo TF 4”) se les entregaba alimento de manera no contingente. Los dos tipos de información (rojo o verde y amarillo o azul) no se combinaron durante esta fase de entrenamiento (o pre-test). Después de entrenar estas respuestas, introdujeron una nueva manipulación: habiendo presentado el estímulo azul o amarillo como muestra, se presentaban por primera vez rojo o verde como estímulos de comparación. Para la mitad de las palomas (grupo consistente), la elección del estímulo de comparación amarillo, era la respuesta correcta si era precedido por la presentación la línea vertical (IF 4”) como estímulo muestra, mientras que la elección correcta era el estímulo azul, si previamente se había presentado la línea horizontal (DRO 4”). Para el resto de las palomas (grupo inconsistente), las contingencias se invirtieron. La prueba consistió en una sola sesión

con 96 ensayos de prueba con igual número de ensayos iniciados con los estímulos de color amarillo y azul. El experimento demostró que los estímulos de comparación entrenados para “categorizar” dos patrones genéricos de conducta (picotear o inhibir el picoteo), podían usarse de forma precisa ante nuevas situaciones en las que dichos patrones genéricos estaban implicados. Los resultados indican confiablemente que las palomas podrían señalar correctamente si habían picoteado o no, a partir de su elección de verde y rojo. Los datos también indicaron que las ejecuciones estaban por encima del azar en los pocos ensayos iniciales, cuando el elemento de “sorpresa” todavía estaba presente. Una de las críticas al estudio de Zentall et al. (2001), es que los intervalos de retención fueron lo suficientemente cortos como para caer en el dominio de la memoria a corto plazo o la memoria de trabajo, más que en el dominio de memoria episódica (Bjork & Bjork, 1992; Washburn & Astur, 1998; Schwartz & Evans, 2001). Por lo tanto, no está claro si el rendimiento de las palomas es guiado por la recuperación de la memoria de trabajo o la recuperación de la memoria a largo plazo, por no hablar de la memoria episódica a largo plazo. Además, al igual que ocurre en todos los estudios con animales hasta la fecha, no hay pruebas de que la elección de las palomas se basara en la “auto-reflexión”. Por esa razón, se dice que el estudio de Zentall et al. (2001) no proporciona pruebas concluyentes de un sistema “similar al de memoria episódica” en palomas (Tulving, 2005). Sin embargo lo que esta serie de brillantes experimentos con arrendajos y palomas demuestran, es que la información sobre los tiempos de ocurrencia y la duración de los intervalos son almacenados de una manera que los hace accesibles a algún tipo de computación (Gallistel & King, 2010). El tiempo en el que algo ocurre se almacena en una memoria, cuya estructura permite al sujeto (cerebro) recuperar esa información con el fin de calcular la

duración del intervalo que ha transcurrido entre ese momento (por ejemplo, el momento en que la captura fue realizada) y el momento arbitrario en que se da la recuperación). Asimismo, la información acerca de la duración del intervalo en el que un determinado tipo de comida se estropea se almacena en una manera que permite que el intervalo de deterioro recordado sea comparado con el intervalo transcurrido desde que se hizo la captura. La información del intervalo se puede adquirir antes o después que la información del tiempo de ocurrencia. En cualquier caso, los dos tipos de información –tanto sobre el contenido de la captura, cómo el tiempo que tarda ese tipo de contenido en estropearse– pueden combinarse en formas que no se hayan previsto cuando la información fue adquirida, creando una infinidad de posibles combinaciones: Hay muchos lugares, tipos de alimentos, tasas de decaimiento, demoras entre el almacenamiento y la recuperación, y no hay restricciones sobre sus posibles combinaciones, de lo que se puede derivar que no existe una arquitectura con recursos limitados que pueda hacer frente a esta infinidad de combinaciones, mediante la asignación de recursos por adelantado.

En conclusión, para suponer que la memoria episódica está presente en organismos no humanos se ha desarrollado la hipótesis del recorrido mental hacia el pasado, es decir, la experimentación de eventos pasados en el presente (cronestecia). A partir de esta definición, se han propuesto 3 criterios para su estudio en animales no humanos: el contenido, la estructura y la flexibilidad. El contenido se refiere al qué, cuándo y dónde de los eventos; la estructura a la integración de dicha información y la flexibilidad hace referencia a la maleabilidad del recuerdo ante estímulos nuevos. Con dichos elementos se han evaluado muchos experimentos recientes de memoria

episódica (Clayton, Bussey & Dickinson, 2003; Muñoz & Morris, 2009).

Estimación temporal y memoria

En el transcurso del estudio de la cognición animal existen varios y extensos estudios sobre aprendizaje y memoria, las herramientas para la supervivencia por excelencia; sin embargo, dentro de estos dos procesos, el tiempo como característica intrínseca del ambiente juega un papel importante.

El tiempo es una variable esencial en la percepción. Block (1990) ha identificado cuatro factores que proporcionan un contexto dentro del cual se percibe el tiempo psicológico: i) características de quien experimenta el tiempo, ii) aspectos relacionados con los comportamientos y juicios, iii) el contenido de una duración, y iv) las actividades durante una duración. A pesar de que en esta definición se toma en cuenta cada característica por separado, Block hace hincapié en la interrelación entre los cuatro factores: cambios en uno probablemente inducen cambios en los otros.

Existen intervalos temporales con los que los organismos se enfrentan momento a momento, que requieren una capacidad para regular su conducta en el tiempo, predecir eventos y memorizar duraciones. Dicha capacidad representaría a su vez una función indispensable para lograr la supervivencia. Esta capacidad puede, en términos del estudio de los organismos y la conducta, dividirse en la estimación de intervalos amplios de tiempo y la estimación de intervalos más pequeños, desde los milisegundos hasta los segundos, minutos e inclusive horas (Buhusi & Meck, 2005; Meck, 2005).

Un aspecto fundamental en el análisis de la memoria de trabajo o memoria a corto plazo, con respecto a la duración de eventos,

es la naturaleza de la representación o codificación que determina la eficacia de la ejecución a lo largo de distintos intervalos de retención. Ahora, a más de un cuarto de siglo del artículo seminal de Roberts (1972), el *procedimiento de igualación a la muestra demorada* es sin duda una de las principales herramientas analíticas utilizadas en numerosos estudios sobre este proceso de memoria de trabajo o de retención a corto plazo en organismos no humanos. Una versión comúnmente implementada de esta tarea consiste en trabajar con palomas en una caja estándar de condicionamiento operante equipada con tres teclas de picoteo que pueden ser iluminadas por distintos estímulos (que varían en color, forma geométrica, patrones y orientación de líneas), en la que el reforzamiento consiste en tiempos de acceso a un comedero con grano, localizado regularmente debajo de la tecla central. Se han hecho varios experimentos con palomas en este tipo de procedimiento para investigar la memoria de trabajo para la dimensión temporal. Inicialmente, los sujetos son entrenados a igualar un estímulo muestra que se presenta en la tecla central con diferentes duraciones. Dado que el tiempo de exposición y el color de la tecla corresponden a dimensiones diferentes, la relación aprendida es una igualación a la muestra simbólica o igualación condicional (Honig & Wasserman, 1981). Por ejemplo, la tecla central se ilumina de amarillo durante 2 u 8 segundos e inmediatamente después se iluminan las teclas laterales, por lo general, una con un color rojo y otra con uno verde previo contrabalanceo de posición, de modo que responder en verde proporciona reforzador si la duración en la tecla central de color iluminada de amarillo fue de 2 segundos, mientras que picar en rojo proporciona reforzador si la tecla central estuvo iluminada de amarillo por una duración de 8 segundos. Después de que las palomas han aprendido a discriminar la duración de tiempos, (índices de discriminación por encima del 80% de respuestas correctas), se introducen las

pruebas de memoria mediante una demora antes del encendido de las teclas laterales (decisión) por un período variable (de segundos).

En la literatura más reciente sobre control, ejecución y estimación temporales se hace una distinción metodológica (Killeen & Fetterman, 1995; Killeen, Fetterman & Bizo 1997; Block, 1989; Block & Zakay, 2000; Boltz, 1995; Brown & Stubbs, 1988; Zakay & Block, 1998) que clasifica los procedimientos para estudiar la medición temporal en los animales, en función de que las respuestas proporcionadas por los sujetos: A) reflejen el flujo de la conducta en tiempo real: procedimiento inmediato; B) estén basadas en un intervalo de tiempo ya transcurrido: procedimiento retrospectivo y C) anticipen un intervalo de tiempo aún por transcurrir: procedimiento prospectivo. Estas tres categorías corresponderían, respectivamente, con: a) los métodos de producción; b) los métodos de estimación y c) los procedimientos de demora del reforzamiento y conducta de elección. Aquí se abordará una modificación del Procedimiento de Pico con interrupciones y el procedimiento de bisección temporal.

En bisección temporal, los sujetos son sometidos a diferentes ensayos en los que se presentan dos estímulos cada uno con una duración (por ejemplo, una duración corta de 4 segundos y otra larga de 16 segundos). Posteriormente, los animales tienen acceso a dos palancas (izquierda y derecha). En los ensayos en que se presentó el estímulo con duración corta, la presión de uno de los operandos (por ejemplo, el izquierdo) produce el reforzador, mientras que la presión del otro (el derecho) no produce el reforzador. Lo contrario ocurrirá cuando el estímulo haya durado 16 segundos: entonces la presión del operando derecho producirá el reforzador y éste no aparecerá si el animal presiona el izquierdo. La tarea de discriminación condicio-

nal o igualación simbólica a la muestra demorada mencionada anteriormente puede considerarse equivalente a una tarea de bisección temporal en su fase de entrenamiento.

De manera general, podemos decir que los procedimientos de estimación temporal se basan en la discriminación de la duración de 2 estímulos: ante un estímulo con una duración concreta (que presentamos a manera de pregunta), los sujetos nos informan, mediante la elección de una palanca o tecla, el tiempo que, según su estimación, ocupa el estímulo.

Tras el entrenamiento inicial, se le puede someter a prueba mediante ensayos no reforzados con duraciones intermedias, para observar a qué palanca responde. En esta prueba, conocida como generalización temporal, si observamos que el animal, ante una duración, elige preferentemente una de las dos palancas, podemos concluir que estima esa duración de prueba como semejante al criterio temporal (corto o largo) elegido. Este procedimiento permite determinar cuál duración estima el sujeto como punto medio (de igualdad subjetiva o punto de bisección) entre los dos criterios entrenados; ésta será, por supuesto, aquella duración del estímulo (situada entre 4 y 16 segundos para el ejemplo anterior) ante la que el sujeto manifieste indiferencia, eligiendo en el 50 por ciento de los ensayos una palanca y en el otro 50 por ciento la otra (Church & Deluty, 1977; Machado & Keen, 1999). Las curvas psicofísicas extraídas de los datos se caracterizan porque el valor del punto de bisección se aproxima a la media geométrica de los valores entrenados. Los datos obtenidos con participantes humanos y no humanos son consistentes con alguna escala subjetiva particular: el punto de bisección puede ser cercano a la media geométrica (ver, por ejemplo, Church & Deluty, 1977; Maricq, Roberts & Church, 1981;

Allan & Gibbon, 1991) o a la media aritmética (ver también Staddon & Higa, 1999; Allan & Gerhardt, 2001; Wearden, 1991; Wearden & Ferrara, 1995, 1996).

Por otro lado, el procedimiento de producción más simple consiste en presentar ensayos en los que el reforzador aparece tras la primera respuesta emitida después de un tiempo establecido, que es ocupado por una señal constante, seguido de un período en el que la señal desaparece y las respuestas no tienen consecuencia programada (intervalo entre ensayos). Esto, puede interpretarse como un programa de intervalo fijo (IF) con ensayos discretos, y sin reforzamiento. La evolución de la tasa de respuesta a lo largo del intervalo, con la pausa inicial y la posterior aceleración progresiva de la tasa que caracteriza este tipo de programas, se toma aquí como medida de la discriminación temporal, es decir, como índice de que el tiempo subjetivo se aproxima al criterio temporal entrenado. Al procedimiento básico se le pueden añadir ensayos de prueba en los que el estímulo entrenado está presente, pero con una duración notoriamente mayor que en los ensayos antes descritos y en los que se omite la aparición de comida (programa en extinción en un tiempo fijo TF más largo que el IF previo). Este procedimiento fue originalmente presentado por Catania (1970) y se conoce como procedimiento de pico a partir de Roberts (1981). Es llamado así porque podemos observar en qué instante (tiempo pico) dentro de los ensayos de prueba, el sujeto presenta la mayor tasa de respuesta (tasa pico), instante que nos permite concluir cuándo considera el sujeto que ha transcurrido el tiempo necesario para que aparezca el reforzador.

De forma general, puede decirse que el procedimiento de pico se centra en la producción de respuestas ante propiedades temporales del ambiente: tras cierta duración del estímulo, el

sujeto nos informa de su medición temporal produciendo la respuesta a tasas diferentes (Roberts, 1981; Gibbon & Church, 1990). El procedimiento de pico ha ido adquiriendo una creciente popularidad porque también suministra información sobre la estimación que hace el sujeto del momento en que aparecerá el reforzador (para una revisión, ver Roberts, 1998; Meck, 2005).

Para explicar los resultados en los procedimientos descritos previamente, John Gibbon (1977; 1991) propuso que los organismos son capaces de hacer estimaciones del tiempo necesario para la entrega de un reforzador, las cuales se hacen por medio de un dispositivo que hace transformaciones de escalas entre una unidad de tiempo real y otra de tiempo estimado. Esta teoría conocida como Teoría de Expectancia Escalar (SET por sus siglas en inglés), en su forma más simple, es un modelo de procesamiento de información que postula tres componentes: un reloj interno, memoria y una regla de decisión. El reloj interno posee a su vez tres componentes: un generador de pulsos, un interruptor y un acumulador. El proceso de estimación temporal es de la siguiente manera: Al inicio de un evento a estimar el interruptor se cierra, de esta manera los pulsos pasan del generador al acumulador mientras esté presente el estímulo a estimar. El número de pulsos en el acumulador crece como una función lineal del tiempo que está transcurriendo. Una vez que el evento ha terminado, se abre el interruptor, con lo cual los pulsos dejan de ser almacenados. Si el evento a estimar es relevante para el animal (por ejemplo el tiempo para la obtención de un reforzador) el número de pulsos que hay almacenado se guarda en memoria de referencia. El número de pulsos acumulados en estimaciones temporales pasadas significativas (en este caso todas aquellas duraciones que han estado asociadas con un reforzador) es al-

macenado en la memoria de referencia. Por otro lado, la memoria de trabajo almacena el número de pulsos del intervalo que está transcurriendo. Cuando el valor en memoria de trabajo es muy cercano al valor en memoria de referencia, el animal comienza a emitir sus repuestas.

Una variante interesante del procedimiento de pico anteriormente descrito, conocida como *procedimiento de pico con interrupción* (gap), consiste en introducir un intervalo de retención durante el intervalo fijo. El objetivo principal del procedimiento de pico con interrupciones es cuantificar si existe un cambio en el tiempo pico debido a la interrupción del estímulo a estimar (Buhusi & Meck, 2000; Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994; Roberts, 1981; Roberts & Church, 1978). Se argumenta que en condiciones estándares –cuando la señal a estimar se presenta de manera ininterrumpida–, el interruptor permanece cerrado, dejando pasar los pulsos del generador al acumulador; sin embargo, si la señal se interrumpe (lo que ocurre en el procedimiento de pico con interrupción), el interruptor se abre e impide que los pulsos se sigan acumulando (Gibbon, Church & Meck, 1984; Gallistel & Gibbon, 2000). Lo que se ha observado es que los animales parecen suspender su procesamiento temporal ante la interrupción y eligen una de dos reglas de respuesta: reiniciar el reloj o pararlo. Esta hipótesis parte del supuesto de que los animales recuerdan el intervalo estimado durante la interrupción o período de retención, por lo que se considera que este procedimiento permite probar la memoria para la discriminación temporal. La forma de determinar la regla de respuesta elegida por los animales consiste en medir el cambio en el tiempo pico, comparando los ensayos con y sin interrupción y determinando a qué se parece dicho cambio: a “parar” o a “reiniciar” el reloj (Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994).

La explicación de los datos derivados del procedimiento pico con interrupciones es conocida como hipótesis de Decaimiento de Memoria (Cabeza de Vaca, et al., 1994), el hallazgo empírico muestra que entre más larga es la interrupción, mayor es el desplazamiento en el tiempo pico. Esto es compatible con la idea de que el tiempo subjetivo almacenado en la memoria de trabajo decae lentamente durante la interrupción, dando lugar a un decaimiento mínimo para interrupciones cortas y a un decaimiento mayor cuando la interrupción incrementa su duración. Es decir, a medida que la duración de la interrupción aumenta, el modo de operación cambia de detención a re-inicio, por lo que esta explicación puede dar cuenta de los aparentes cambios en el modo de operación del reloj interno ante diferentes duraciones en la interrupción.

Hasta aquí, los antecedentes presentados muestran que los animales pueden discriminar duraciones de eventos simples y señalan los efectos de utilizar un intervalo de retención en dicha discriminación (ya sea con procedimientos de con igualdad simbólica a la muestra demorada o de pico con interrupción). Sin embargo, es difícil encontrar estudios que hayan presentado eventos relativamente simples de manera secuencial y con intervalos de retención amplios.

Propuesta

Los resultados de los experimentos que usan tareas temporales no han sido evaluados en términos de procesos de memoria sino como evidencia de un modelo de discriminación temporal que supone la presencia de un reloj interno que lleva el registro de la duración. Este trabajo propone la interpretación de la tarea de bisección temporal como una tarea de igualdad simbólica a la muestra. La propuesta que se presenta en este trabajo es que algunas modificaciones a las tareas que ori-

ginalmente se utilizan para estudiar estimación temporal pueden arrojar luz acerca de la forma en que los animales recuerdan eventos diferentes, en particular, aquéllos que se han considerado como privativos de la memoria episódica. Resumiendo, los objetivos de este trabajo fueron i) establecer si la inclusión e incremento de un intervalo de retención en el procedimiento de igualación a la muestra simbólica afectaba diferencialmente los índices de discriminación, ya que cuando se han utilizado intervalos de retención con duraciones de estímulos simples (bisección temporal) tanto en palomas como en ratas (Leblanc & Soffie; 2001; Santi, Weise & Kuiper; 1995; Zentall, Klein & Singer, 2004), se ha observado que mientras incrementa dicho intervalo, decremantan los índices de ejecución; sin embargo, los intervalos sólo se han evaluado después de una duración simple, y ii) implementar en una sola tarea experimental dos procedimientos comúnmente utilizados en el área de estimación temporal (procedimiento de pico con interrupciones y bisección temporal) y evaluar su pertinencia en torno al estudio de la memoria episódica con organismos no humanos.

En el presente trabajo incluimos algunas investigaciones generadas en nuestro laboratorio en relación a la implementación en una sola tarea experimental, de dos procedimientos comúnmente utilizados en el área de estimación temporal (procedimiento de pico con interrupciones y bisección temporal). En ellos, se evaluó la capacidad de las aves para estimar estímulos complejos presentados en secuencias. En la literatura de estimación temporal los estudios que emplean este tipo de estímulos son escasos, pese a que, de efectuarse, proporcionarían mayor confiabilidad y validez a los modelos que han tratado de explicar el control temporal de la conducta a través de estímulos simples. Adicionalmente, se trató de evaluar si

este paradigma satisface los tres criterios requeridos (contenido, estructura y flexibilidad) para establecer que existe memoria episódica en organismos no humanos. En un primer experimento que reportamos (Zamora & Bouzas; 2007) investigamos una tarea de discriminación condicional demorada, en la cual el estímulo muestra consistió en cuatro posibles secuencias de duraciones; cada secuencia podía ser corta o larga y estaba compuesta por dos modalidades de luz (fija-intermitente o viceversa). Una vez adquirido el criterio de discriminación, se estudiaron dos condiciones experimentales en las cuales se añadió un intervalo de retención; éste podía ubicarse entre los estímulos que formaban la secuencia (condición “intervalo de retención entre componentes”, IREC), o al final de ésta (condición “intervalo de retención al final de la secuencia”, IRFS). Dada la constitución de los ensayos en el primer Experimento, fue difícil evaluar la ejecución de los sujetos y el índice de discriminación ante valores no entrenados en la fase de adquisición o línea base. En un segundo Experimento se re-entrenó a los mismos sujetos en dos combinaciones: 1) una combinación con la que ya tenían experiencia (2 – 4 s) donde la secuencia iniciaba con 2 s de luz fija y fue seguida por 4 s de luz intermitente (secuencia corta 6 s) y 2) otra combinación que no había sido entrenada (8-4 s) donde 8 s de luz fija y 4 s de luz intermitente definían un secuencia larga (12 s) de estímulos.

Para ocho palomas criollas, cuatro experimentalmente ingenuas y cuatro con experiencia en otros estudios, la respuesta de picoteo fue reforzada. Las palomas fueron reducidas al 80% del peso que adquirieron en 30 días de acceso libre al alimento y se alojaron en jaulas individuales con acceso libre a agua y grit cárico en una habitación que controló la temperatura y el ciclo de luz-oscuridad (12 h por 12 h). Las sesiones

experimentales se llevaron a cabo en cuatro cajas operantes para palomas de 37 cm de largo, 30 cm de ancho y 35 cm de altura. Dentro de las cajas, una rejilla de 36 cm de largo, 29 cm de ancho y 5 cm de espesor sirvió de piso. Tres teclas de respuesta de 2.7 cm de diámetro que requerían de una fuerza aproximada de 0.15 N para ser operadas, se montaron en la pared frontal de las cajas a 21 cm del piso; una en el centro, otra 7 cm a la derecha de ésta, y la tercera 7 cm a la izquierda de la tecla central. Tres focos de 2 W que se podían iluminar de color verde, rojo y amarillo se instalaron detrás de las teclas. Abajo de la tecla central, a 5.5 cm del piso, se montó un comedero que al ser activado por un solenoide entregaba una mezcla de grano mejorado (maíz, garbanzo, lenteja, linaza, sorgo, nabo, trigo, girasol) acompañada de, una luz blanca que proporcionaban dos focos de 2 W fijos sobre el comedero. Una luz general de 6 W colocada en el centro del techo, proporcionó iluminación constante a las cajas y un extractor de aire hizo la función ruido blanco. El control de los estímulos y el registro de las respuestas se llevaron a cabo con computadoras personales (486-PC) conectadas a una interfase (Med Associates) y programadas en lenguaje MED-PC.

Entrenamiento Experimento 1

Para las fases de entrenamiento y las fases de prueba, el estímulo muestra, presentado en la tecla central, era una secuencia de dos estímulos de diferente duración y diferente modalidad luminosa (luz amarilla fija o amarilla intermitente). Los estímulos que componían las secuencias podían durar dos, cuatro u ocho segundos, y sus posibilidades de combinación eran las siguientes: 2 s fijos - 4 s intermitentes; 4 s intermitentes - 2 s fijos; 4 s fijos - 8 s intermitentes; 8 s intermitentes - 4 s fijos. Así, los estímulos muestra eran dos secuencias cortas (6 s en total) y dos largas (12 s en total).

Para esta *fase de entrenamiento* al concluir la secuencia se apagaba la tecla central y se iluminaban las teclas laterales, una con luz roja y la otra con luz verde. La asociación entre las teclas laterales y la luz correspondiente se determinó aleatoriamente a lo largo de los ensayos. Las secuencias de duraciones se presentaban siempre en orden cuasialeatorio, cada una con probabilidad de 0.5. Las sesiones finalizaban después de 90 ensayos. Para cuatro pichones, la respuesta correcta después de una secuencia corta era picotear la tecla roja, y después de una secuencia larga, picotear la verde. Para los otros tres pichones se invirtió el color correcto. Las respuestas correctas permitían a los pichones acceder a la comida durante tres segundos, al término de los cuales se iniciaba un IEE variable de 15 segundos en promedio (5, 10, 15, 20 o 25 segundos). Durante el IEE, todas las luces de la caja estaban apagadas, excepto la luz general. Las respuestas incorrectas producían inmediatamente el IEE. Esta fase se mantuvo al menos durante 10 sesiones. Cuando la ejecución del sujeto alcanzaba índices de discriminación de al menos 80% por cinco días consecutivos, se le pasaba a una fase de *entrenamiento probabilístico*, donde se redujo la probabilidad de reforzamiento de las respuestas correctas de 1.0 a 0.5. Estas sesiones de entrenamiento probabilístico, fueron introducidas para adaptar a las palomas a tasas bajas de comida que se producían durante las fases de prueba posteriores. Esta fase se mantuvo por 10 días antes de iniciar las fases de retención y se mantenía el criterio de índices de discriminación de al menos 80% por cinco días consecutivos.

Prueba Experimento 1

En las dos *fases de retención* se mantuvieron las condiciones de la fase de entrenamiento probabilístico con la particularidad de que en cada sesión de esta fase, en el 40% de los ensayos, las teclas laterales se iluminan inmediatamente después de que se apagaba la tecla central (intervalos de retención iguales a cero

segundos). En el otro 60% de los ensayos, se introdujo un intervalo de retención de dos, cinco o 15 segundos (20% para cada duración). Los intervalos de retención podían presentarse de dos formas diferentes: como una condición de *intervalo de retención entre componentes* (IREC) o como una condición de *intervalo de retención al final de la secuencia* (IRFS). Cabe señalar que el orden de presentación de estas condiciones se contrabalanceó entre los sujetos. Durante los intervalos de retención todas las luces del espacio experimental estuvieron apagadas, a excepción de la luz general. Estas fases de retención duraron 10 sesiones de 120 ensayos cada una y a su terminación se re-entrenó a los animales en las fases de entrenamiento y entrenamiento probabilístico.

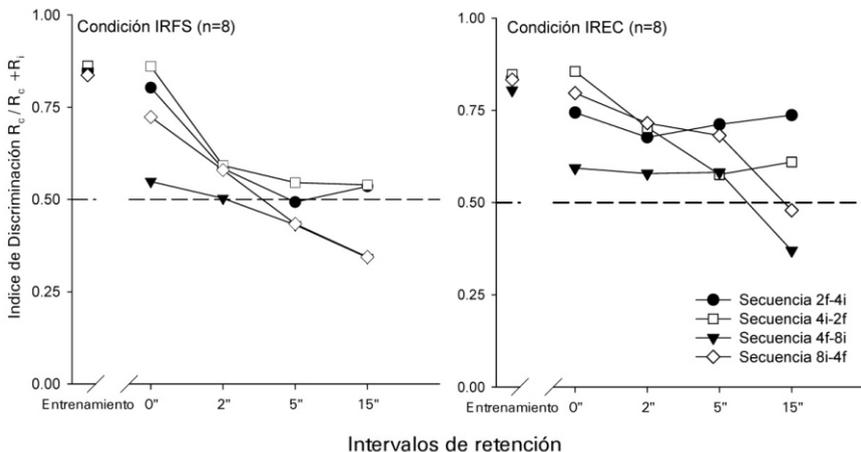


Figura 1. Índices de discriminación como una función de los intervalos de retención en las fases de prueba del primer experimento.

Los valores promedio del índice de discriminación se graficaron en la Figura 1 en función de los intervalos de retención. Los círculos representan los datos obtenidos con las secuencias cortas de tipo 2 s fija-4 s intermitente (2f-4i), los cuadrados

los correspondientes a secuencias cortas 4i-2f, los triángulos los de las secuencias largas 4f – 8i y los diamantes las secuencias largas 8i – 4f. Los símbolos inconexos representan el valor promedio durante los últimos cinco días de la fase de entrenamiento probabilístico. En ambas condiciones, cuando el intervalo de retención era igual a cero, la ejecución se mantuvo cerca del 80% y los índices de discriminación disminuyeron conforme se incrementó la duración de los intervalos de retención. El mayor efecto se observa cuando los intervalos de retención son de 15 segundos. Sin embargo, el decremento fue más pronunciado en la condición IRFS.

Un análisis de varianza múltiple de medidas repetidas (MANOVA) mostró diferencias significativas para los factores de condición [$F(1,6)=51.92, p < .05$], tipo de secuencia [$F(3, 18)=10.14, p < .05$], duración de los intervalos de retención [$F(3, 18)=40.68, p < .05$] y para la interacción tipo de secuencia y duración de los intervalos de retención [$F(9, 54)=3.60, p < .05$].

Entrenamiento - Prueba Experimento 2

En un segundo experimento se re-entrenó a las mismas palomas en dos combinaciones: 1) una combinación con la que ya tenían experiencia (2f – 4i seg.) donde la secuencia iniciaba con 2 segundos de luz fija y fue seguida por 4 segundos de luz intermitente (secuencia corta 6 s) y 2) otra combinación que no había sido entrenada (8 f-4 i seg.) donde 8 segundos de luz fija y 4 segundos de luz intermitente definían un secuencia larga (12 s) de estímulos. Adicionalmente, los Intervalos Entre Ensayos y los Intervalos de Retención se diferenciaron claramente uno del otro para evitar cualquier tipo de confusión, en los Intervalos de Retención todas las luces de la caja se apagaron y en los Intervalos Entre Ensayos la luz general de la caja

permanecía encendida. Al igual que en el primer Experimento, en el análisis de resultados de este segundo experimento se evaluó el impacto que implica introducir un intervalo de retención al estimar secuencias de duración.

El valor promedio del índice de discriminación se graficó en la Figura 2 en función de los intervalos de retención. Los círculos vacíos representan secuencias cortas (6 s), los rellenos secuencias largas (12 s) y los inconexos el promedio de las sesiones de entrenamiento. La figura muestra que valores promedio del índice de discriminación obtenidos para las secuencias cortas fueron similares a los computados con las secuencias largas. Las intromisiones de los intervalos de retención al final de la secuencia, tuvieron un efecto sobre el valor promedio del índice de discriminación que fue similar al que ocasionaron los intervalos de retención presentados entre los componentes de la secuencia. En las dos secuencias, cortas y largas, el valor promedio del índice de discriminación disminuyó con el incremento en la duración del intervalo de retención; sin embargo, en ninguno de esos intervalos el valor promedio del índice de discriminación fue menor a 0.5.

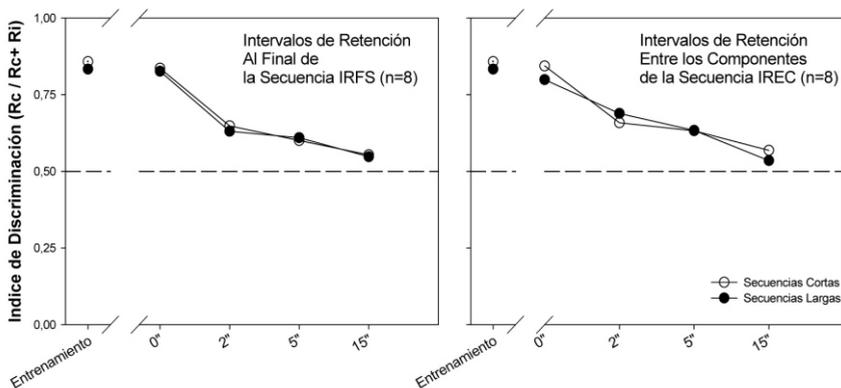


Figura 2. Índices de discriminación como una función de los intervalos de retención en las fases de prueba del segundo experimento.

Un análisis de varianza múltiple de medidas repetidas (MANOVA) confirmó los resultados de la Figura 2, no se encontraron diferencias significativas con los factores de condición [$F(1,2)=.17, p < .05$], días [$F(1,2)=.45, p < .05$] y duración [$F(1,2)=1.70, p < .05$]. Sin embargo, para los intervalos de retención el MANOVA mostró diferencias significativas [$F(3, 39)=60.47, p < .05$].

Discusión

Un objetivo del presente escrito fue presentar una revisión amplia aunque no exhaustiva sobre las controversias acerca de las definiciones conceptuales, los criterios y procedimientos utilizados para evaluar “memoria episódica” en organismos no humanos, así como evaluar si organismos no humanos, en este caso palomas, podían responder diferencialmente ante secuencias conformadas por dos estímulos (luces fijas, luces intermitentes y sus distintas combinaciones) de diferente duración, tarea conocida como igualación simbólica a la muestra demorada. Procedimiento que ya había sido abordado con pequeñas variantes en estudios previos, en los resultados reportados por Dreyfus, Fetterman, Stubbs y Montello (1992); Fetterman (1995); Zamora y Bouzas (2007) y Zentall et al. (2001). En una primera parte del estudio bajo condiciones de entrenamiento y entrenamiento probabilístico, se demostró que las palomas pueden discriminar exitosamente entre secuencias de duraciones cortas y largas, los datos no se muestran en el escrito pero todos los sujetos individualmente alcanzaron criterios de discriminación por arriba de 80% a lo largo de 5 días consecutivos en ambas etapas de entrenamiento.

Un objetivo adicional fue establecer si la inclusión e incremento de un intervalo de retención en el procedimiento de igualación a la muestra simbólica afectaba diferencialmente los índi-

ces de discriminación, ya que cuando se han utilizado intervalos de retención con duraciones de estímulos simples (bisección temporal) tanto en palomas como en ratas (Leblanc & Soffie; 2001; Santi, Weise & Kuiper; 1995; Zentall, Klein & Singer, 2004), se ha observado que mientras incrementa dicho intervalo, decrecientan los índices de ejecución; sin embargo, los intervalos sólo se han evaluado después de una duración simple. En nuestro caso este objetivo fue evaluado en las condiciones de prueba IREC (intervalo de retención entre los componentes de la secuencias) e IRFS (intervalo de retención al final de la secuencia) con secuencias de duraciones. En el primer experimento se observó que el valor promedio en el índice de discriminación disminuye diferencialmente pero sólo en relación con el tipo de secuencia que se está evaluando, siendo mayor el decremento en las secuencias largas sin importar el tipo de ensayo que se trate ni el tipo de intervalo de retención que se esté utilizando. Las secuencias cortas aún en los intervalos de retención se mantienen muy por arriba del azar independientemente del tipo de ensayo que se trate. En el segundo experimento se mostró que la intromisión de un intervalo de retención o tiempo fuera deterioró la ejecución de las palomas, el valor promedio del índice de discriminación se deterioró conforme se incrementó la duración de los intervalos de retención en ambas condiciones (Figura 2), los análisis estadísticos de los factores que se evaluaron no mostraron diferencias significativas en el deterioro del índice de discriminación.

A diferencia de lo que se ha reportado en la literatura con estímulos simples y lo que reportamos del primer experimento, en este segundo experimento el “efecto de elección al corto” no se presentó. Los resultados de ambas condiciones no mostraron evidencia de olvido asimétrico, en los ensayos de se-

cuencia corta el índice de discriminación disminuyó de la misma manera que lo hizo en los ensayos de secuencia larga; en ninguno de los intervalos de retención utilizados las secuencias tanto larga como corta cayeron por debajo del 50 % de respuestas correctas. Los resultados de este segundo experimento sugieren que las palomas utilizaron una estrategia de discriminación, respondieron en las diferentes condiciones indicando que recordaban la duración de la secuencia muestra (12 ó 6 s). Además sugieren que las funciones de retención divergentes se pueden deber más a confusiones en los procedimientos utilizados que a estrategias de detección, o a algún déficit selectivo en la memoria que afecte la configuración de estímulos particulares.

Los resultados en general muestran que, al parecer, la probabilidad del recuerdo depende del tipo de claves disponibles, así como la naturaleza y la combinación de éstas; la retención está significativamente relacionada con la saliencia (secuencias cortas parecen tener mayor saliencia) de los eventos. Sin embargo, este efecto fue mucho mayor cuando los intervalos de retención se presentaban al final de la secuencia (condición IRFS). Este resultado es consistente con lo reportado en la literatura sobre discriminación condicional demorada para estudiar memoria con duraciones simples, tanto en pichones (Cabeza de Vaca, Brown, & Hemmes, 1994; Zental, Klein, & Signer, 2004), como en humanos (Rattat & Droit-Volet, 2005; Lieving, Lane, Cherek, & Tcheremissine, 2006) y ratas (Leblanc & Soffié, 2001).

Estas claves pueden ser interpretadas para caracterizar la diferencia entre memoria episódica y semántica como la que existe entre el conocimiento por adquisición y conocimiento por descripción, pero, pueden ser utilizadas también para caracterizar los componentes mínimos de memoria episódica (el qué,

cómo, dónde y cuándo) de esos aspectos, cuestión abordada más adelante.

En la condición IRFS se aprecia que la ejecución es asimétrica, es decir, las ejecuciones en las secuencias cortas no disminuyen más allá del azar y sólo en el tipo de secuencias 4-2 ó 2-4 el olvido se fue presentando lentamente; sin embargo en el tipo de secuencias largas 4-8 ó 8-4 de esta condición, se aprecia claramente una disminución en los índices de discriminación, conforme aumenta el valor del intervalo de retención. Este hallazgo ampliamente reportado en la literatura de discriminación condicional con estímulos simples y con duraciones como estímulos muestra y conocido como “efecto de elección al corto” (Kraemer & Roberts, 1985; Spetch & Wilkie, 1982), consiste en que después de la muestra de duración corta (en este ejemplo, 2 segundos), las curvas de retención (índices de discriminación) declinan sólo gradualmente sobre el intervalo de retención (IR). Sin embargo, después de la muestra larga (8 segundos), el olvido ocurre mucho más rápidamente y las curvas de retención caen por debajo del 50 por ciento del índice de discriminación (nivel de elección). El efecto de elección al corto se refiere al hecho de que, conforme el IR se hace más largo, los organismos muestran un incremento en la preferencia por los estímulos prueba asociados con la duración muestra corta. Aún incluso cuando estas secuencias largas pueden ser consideradas como eventos “olvidados”, pueden ser recuperadas con claves adicionales –por ejemplo cuando el componente final de la secuencia larga es de 8 segundos– lo que demuestra que ningún evento concreto se olvida completamente, lo que parece ser consistente con una propiedad de los recuerdos episódicos, se retienen patrones de activación-inhibición durante largos períodos (Conway, 2009). Esto es la descripción del efecto. En nuestro estudio, la conformación de los

ensayos, al menos en la condición de prueba IRFS, parece estar jugando un papel discriminativo, más que la propia duración de la secuencia. Si los patrones de activación-inhibición son los que determinan la accesibilidad de los detalles episódicos, esto significa que los diversos detalles del recuerdo episódico presentan diferentes niveles de accesibilidad, en el sentido de que unos detalles episódicos pueden ser activados (empezar la secuencia larga con un componente de 8 segundos), y, por tanto serán fáciles de recuperar; mientras que otros pueden inhibirse (empezar la secuencia larga con un componente de 4 segundos) y su acceso será difícil. Por tanto la misma secuencia larga (el mismo recuerdo episódico) puede ser simultáneamente activada o inhibida.

Es importante señalar que el intervalo de retención en ambas condiciones de prueba muestra un efecto de reducción de la elección a las respuestas en las secuencias largas, incluso en los valores del intervalo de retención 0 seg. Parece ser que el simple hecho de presentar ensayos entremezclados con distintos intervalos de retención, hace que los índices de discriminación disminuyan aún en estos valores de 0 seg, lo cual tiene relación con una explicación ofrecida en la literatura y conocida como la Hipótesis de confusión (Cabeza de Vaca, Brown, & Hemmes, 1994; Sherburne, Zentall, & Kaiser, 1998) la cual señala que el simple hecho de cambiar de la condición de entrenamiento (en nuestro caso sin ningún tipo de intervalo de retención) a las condiciones de prueba (donde introducimos una condición novedosa y distinta a entrenamiento, es decir la utilización de los intervalos de retención) provocará un deterioro en la ejecución del organismo. En términos de una explicación más acorde con los modelos de estimación temporal que asumen la presencia de un reloj interno, una posible interpretación de los resultados es que el intervalo de retención

en la condición IRFS afecta a la memoria de una decisión (a corto o largo plazo) ya adoptada. Mientras que, cuando el intervalo de retención se introduce entre los componentes de la secuencia IREC, su efecto es en el mecanismo de estimación. Al parecer, el organismo detiene el supuesto reloj y lo vuelve a reiniciar cuando aparece la segunda parte de la secuencia. De igual forma, el hallazgo es bastante consistente con mucha evidencia reportada en relación con la duración de la interrupción (Buhusi, Paskalis, & Cerutti, 2006; Kaiser, Zentall, & Neiman, 2002), pues se ha reportado que cuando la interrupción es breve el reloj se detiene, pero cuando es larga el reloj se reinicia (Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994). Esto es lo que, al parecer, está sucediendo en la Condición IRFS tanto en secuencias cortas y largas del tipo 2-4 y 4-8 y con relación a la localización de la interrupción, pues cuando la interrupción se presenta al inicio del intervalo se encuentra que el reloj se detiene, lo cual al parecer pasa con la condición IREC, mientras que si la interrupción se presenta cuando el intervalo está avanzado (condición IRFS), el reloj se reinicia (Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994; Menez & López, 2006).

Finalmente, otro de los objetivos de este trabajo fue implementar en una sola tarea experimental dos procedimientos comúnmente utilizados en el área de estimación temporal (procedimiento de pico con interrupciones y bisección temporal) y evaluar su pertinencia en torno al estudio de la memoria episódica con organismos no humanos.

Es difícil decir si los datos obtenidos califican como memoria episódica del tipo contemplado por Tulving (1985) quien parece estar siempre “actualizando” su concepto de memoria episódica en humanos, pero al igual que él también lo hacen algunos investigadores al trabajar con animales. Clayton y Dickinson han ampliado su investigación inicial en memoria

episódica para incluir requisitos tales como *estructura* de los contenidos de memoria episódica y no estar limitada a un solo recuerdo y el requisito de *flexibilidad* en el uso de memoria episódica para guiar el comportamiento (Clayton, Yu, & Dickinson, 2001; Clayton, Bussey, & Dickinson, 2003; ver también la revisión de Kort, & et al, 2005). No obstante los resultados encontrados pueden ser explicados en términos de otras propiedades de la memoria episódica, dado que la diferencia entre la elección de secuencias cortas o largas, implica que el organismo tuvo que hacer una vuelta al pasado para recordar varios atributos: i) las secuencias que le fueron presentadas (qué), ii) interrumpidas (cómo), iii) reactivadas (cuándo), iv) hacer una comparación de si fueron cortas o largas y finalmente v) qué relación tienen el tipo de secuencia con la palanca correcta (dónde).

Si el objeto de conocimiento es el pasado, es tentador, en efecto, describir la memoria episódica como re-experimentación del pasado. Esa descripción no debe tomarse demasiado literalmente, pero es una característica de la memoria episódica que no es sólo la representación de un suceso pasado, es también una representación de la experiencia de ese evento. De tal manera una definición diferente de memoria episódica de un evento parece ser necesaria y esta podría estar basada en: (i) lo que surge de una experiencia original de ese evento y (ii) lo que incluye la experiencia (o una representación de esa experiencia) como parte de su contenido. Podemos prestar mucha más atención a la parte del contenido de la memoria que se refiere al evento en sí. La pregunta que ahora se formula es la siguiente: ¿El vínculo entre memoria episódica y el pasado nos dice algo sobre la naturaleza del tiempo? Consideramos que sí. Señala la posibilidad de que el -qué-cuándo-y dónde no necesariamente se oriente al pasado; algunos investigadores

han argumentado que la integración del qué-cuándo y dónde de la memoria puede meramente representar una regla de aprendizaje (para críticas, véase Roberts, 2002 y Zentall, 2006). Es posible que una serie de reglas semánticas (elija la tecla de la izquierda cuando la demora es larga) podría potencialmente explicar lo aparente de el -qué-cuándo-dónde de la memoria episódica y que este tipo de regla basada en aprendizaje se parece más a una memoria semántica. En sentido estricto, recurrir a una regla basada en aprendizaje parece menos probable en los experimentos donde información de ensayo único (por ejemplo, Dere et al, 2005a; Ferkin et al, 2008.), pero puede representar un problema en experimentos con exposición repetida a los eventos. Para evitar el problema de la exposición repetida a los acontecimientos, Zentall et al. (2001; 2006) propuso la manipulación de la “pregunta inesperada”, ya referida. Esto, afirma Zentall, debiera demostrar que la memoria episódica es operativa y no una regla basada en memoria semántica, ya que las preguntas inesperadas no puede ser planeadas, lo que obligaría al animal a “viajar en el tiempo” para recordar la respuesta.

Los resultados aquí presentados también se pueden ver desde otra perspectiva. Si se tratara de humanos no verbales, ¿qué evidencia se aceptará para decir que hay memoria episódica en esa persona? En otras palabras, ¿es la descripción verbal de un suceso pasado necesaria (o incluso suficiente) para demostrar la memoria episódica? Consideramos que las palomas no simplemente recuperan la duración de los eventos de forma individual, sino en forma ligada o secuencial, de tal manera que la recuperación de un componente de la secuencia activa la recuperación de los demás componentes y da lugar a una representación única de cada duración. Un criterio adicional es la flexibilidad. Esto requiere que información episódica

pueda usarse de manera declarativa. En otras palabras, este tipo de memoria no está vinculada a un determinado comportamiento de respuesta, sino que debe utilizarse de forma flexible en relación con lo que recientemente se ha adquirido, ya sea información semántica o episódica. Aunque el enfoque utilizado en el presente estudio no puede proporcionar evidencia definitiva de la capacidad de memoria episódica en las palomas, no hay duda de que puede ayudarnos a obtener la información necesaria para formular mejores preguntas sobre capacidades humanas análogas, tales como la prospección de consecuencias hedónicas de eventos que nunca fueron experimentadas en el pasado y que pueden manifestarse sin recurrir a lenguaje (Dally, Emery, & Clayton, 2006; Gilbert & Wilson, 2007).

Por otro lado, el tipo de tarea que se diseñó en este estudio no sólo tiene implicaciones en términos de las características que debería cubrir un procedimiento que trate de abordar el estudio integral de memoria episódica, sino en términos de la forma en que tradicionalmente se ha venido abordando el estudio de la memoria de trabajo (elemento importante en el modelo de expectancia escalar). En la mayoría de los estudios con organismos no verbales, trátase de animales o infantes, las tareas utilizadas son igualación a la muestra demorada, o como en el caso de estimación temporal, la tarea de bisección temporal con demoras o pico con interrupciones. El punto es que existe la impresión de que para estudiar la memoria de trabajo es necesario imponer demoras, interrupciones o vacíos en la tarea experimental, sin embargo, la tarea aquí presentada demuestra que lo anterior no es así, ya que el simple hecho de utilizar secuencias de duraciones o estímulos muestra en secuencia, sugiere que el organismo tiene que mantener el recuerdo de un primer estímulo o un primer compo-

nente de la secuencia, estar atento a la segunda parte de la secuencia o a la duración del segundo componente y poder emitir posteriormente una respuesta que le garantice la obtención del reforzador, situación muy parecida a lo que realmente ocurre en situaciones cotidianas como por ejemplo poder seguir una conversación, donde las palabras (estímulos) tienen un contenido y significado en lo individual pero también en lo grupal y/o secuencialmente. O, por ejemplo, al estar realizando una operación aritmética de varias cifras, durante el recuerdo de estímulos en tareas de atención dividida, en tareas donde se interrumpe el flujo de la información o los patrones o ritmos sonoros generados por un ejecutante musical, por citar sólo algunos ejemplos (Baddeley, 1986; Block & Zakay, 2008; Zakay & Block, 1996).

Conclusiones

A manera de conclusión, la memoria episódica tiene que redefinirse de un modo que esencialmente garantice que no es exclusiva de los humanos y que es susceptible de estudiarse en especies no humanas. Lo que hace necesaria una serie de hipótesis diferentes y comparativas apoyada en un conjunto de datos. En primer lugar, una serie de nuevas tareas de comportamiento están siendo desarrolladas para aclarar algunas distinciones sutiles, dentro del dominio de memoria declarativa, memoria “similar” a la episódica y semántica. Es razonable suponer que los animales podrían adquirir el conocimiento de que las cosas cambian con el tiempo y que diferentes marcos de conocimiento serían convenientes a diferentes horas del día o del año (por ejemplo, en relación con la seguridad de la disponibilidad de alimento de día o de noche). Sin embargo, la pretensión radical de los que defienden la perspectiva de la “singularidad humana” de la memoria episódica, es que los

animales pueden saber todas estas cosas en relación con el lugar y la hora de su alimento y sin embargo, permanecer “atrapados en el tiempo” (Suddendorf & Corballis; 2007), es decir, que los animales no tienen ni un sentido del pasado, ni un sentido del futuro, a pesar de poseer tanto sistemas de aprendizaje declarativos y procedimentales que permitan a su comportamiento futuro beneficiarse de la experiencia pasada. La afirmación anterior puede ser correcta, pero no es concluyente (para una perspectiva diferente ver Dally, Emery, & Clayton, 2006). Sobre la base de los tipos de datos que se presentan aquí, al menos a nivel cognitivo y comportamental, la idea de que algunos animales pueden tener la memoria episódica como un tipo particular de memoria parece sostenible. Sin embargo, ciertas cuestiones deben ser reconocidas. En primer lugar, si bien es cierto que la memoria episódica es definida como un conjunto de determinadas experiencias mentales, como revivir el pasado, siempre puede quedar la duda de si realmente estamos evaluando el que los animales tengan estas experiencias. Suddendorf & Corballis (2007) han apoyado la “hipótesis de singularidad” de Tulving donde sugiere que “la posibilidad de viajar mentalmente en el tiempo constituye una discontinuidad entre los seres humanos y otros animales”. Sin embargo, otros autores como Schwartz, Hoffman, & Evans (2005) sostienen que algunas pruebas de qué, dónde y cuándo no requieren que el animal o cualquier otro organismo piense hacia atrás en el pasado, sino más bien podría basarse en una representación actual de la forma en que el mundo está en el presente (por ejemplo, los gusanos están podridos ahora, o el chocolate está disponible ahora). Skov-Rackette et al. (2006), en experimentos con palomas, prueba que las aves también requieren “pensar hacia atrás” ante un evento previo y recordar qué estímulo fue presentado en un lugar determinado y qué tan larga fue la demora que experimentaron para dar una

respuesta en una discriminación del presente. Los procedimientos de igualación a la muestra demorada (y no de igualación de la muestra) parecen ser insuficientes como ejemplos de memoria episódica y del viaje mental en el tiempo, ya que pueden ser explicados a través de mecanismos de familiaridad. El animal puede basar su elección en la persona u objeto que le sea más familiar y no recordar ningún evento del pasado. Sin embargo, a medida que intervienen más eventos, como en el caso de los procedimientos utilizados en los experimentos aquí reportados, el argumento de la familiaridad disminuye. Además de que familiaridad no toma en cuenta, ni explica la capacidad y el alto desempeño de los organismos al realizar y resolver tareas de igualación simbólica a la muestra, el animal o bien podría representar “lo igual” por la familiaridad activada asociativamente o a través de mantener “lo igual” en la mente inmediatamente en vez de buscar hacia atrás en una muestra anterior. Lo mismo puede decirse de los trabajos de Schwartz et al. (2005), con monos y de Skov-Rackette et al. (2006) con aves.

Consideramos que el trabajo en este ámbito deberá continuar en una variedad de direcciones. En primer lugar, se debe realizar investigación sobre otras formas de estimación temporal. Por ejemplo, si la estimación temporal del “cuánto tiempo hace que” que se ha demostrado en los arrendajos (Clayton & Dickinson, 1998; 1999) y en las ratas (Babb & Cristal, 2005, 2006) puede extenderse al caso de las palomas. Adicionalmente, se debería tratar de mostrar memoria a largo plazo para eventos únicos, esto es, transferir a estas tareas el -que-cuándo-dónde dentro de tareas más similares a memoria episódica. Estas tareas tendrán que ser examinadas en relación con los complejos patrones y procesos subyacentes, pero la premisa de los investigadores en ciencias cognitivas

del comportamiento es que las técnicas para abordar estas cuestiones están ya disponibles.

La memoria episódica en los animales es un tema muy amplio y difícil de estudiar. Cada experimento ingenioso con el que los investigadores contribuyen nos acerca al entendimiento de una memoria episódica en animales. A medida que adquirimos conocimiento sobre una variedad de especies y técnicas para el estudio de la memoria episódica en los animales, también se proponen mejores modelos que prueban las funciones y los déficits de la memoria episódica en humanos. La evidencia de memoria episódica, o de memoria similar a la episódica en animales, está comenzando a converger y estamos descubriendo que los seres humanos no pueden ser únicos en poseer este sistema de memoria de gran alcance.

Referencias

- Addis, D., Pan, L., Vu, M.A., Laiser, N., & Schacter, D.L. (2009). Constructive episodic simulation of the future and the past: Distinct subsystems of a core brain network mediate imagining and remembering. *Neuropsychologia*, *47*, 2222-2238.
- Allan, L. G., & Gibbon, J. (1991). Human bisection at the geometric mean. *Learning and Motivation*, *22*, 39-58.
- Allan, L. G., & Gerhardt, K. (2001). Temporal bisection with trial referents. *Perception & Psychophysics*, *63*(3), 524-540.
- Babb, S. J., & Crystal, J. D. (2005). Discrimination of what, when, and where: Implications for episodic-like memory in rats. *Learning and Motivation*, *36*(2), 177-189.
- Babb, S.J., & Crystal, J.D. (2006). Episodic-like memory in the rat. *Current Biology*, *16*, 1317-1321.

- Baddeley, A. D. (1986). *Working memory*. Oxford University Press, London.
- Baddeley, A. D. (2007). *Working memory, Thought and Action*. Oxford University Press, London.
- Block, R. A. (1989). Experiencing and remembering time: affordances, context, and cognition. En I. Levin & D. Zakay (eds.), *Time and Human Cognition: A Life Span Perspective*. Amsterdam: North-Holland, pp. 333-363.
- Block, R. A., & Zakay, D. (2000). Psychological time: Memory, attention, and consciousness. In R. Buccheri, V. di Gesù, & M. Saniga (Eds.), *Studies on the structure of time: From physics to psycho(patho)logy*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic.
- Block, R. A., & Zakay, D. (2008). Timing and remembering the past, the present, and the future. En S. Grondin (Ed.), *Psychology of Time* (pp. 367-394). Bingley, England: Emerald.
- Boltz, M.G. (1995). Effects of event structure on retrospective duration judgments. *Perception and Psychophysics*, 57, 1080-1096.
- Brown, S. W., & Stubbs, D. A. (1988). The psychophysics of retrospective and prospective timing. *Perception*, 17, 297-310.
- Bjork, R. A., & Bjork, E. L. (1992). A new theory of disuse and an old theory of stimulation fluctuation. In A. F. Healy, S. M. Kosslyn, & R. M. Shiffrin (Eds.), *From learning processes to cognitive processes: Essays in honor of William K. Estes* (Vol. 2, pp. 35-67). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Block, R. A. (1990). Models of psychological time. In R. A. Block (Ed.), *Cognitive models of psychological time* (pp. 1-35). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Block, R. A., & Zakay, D. (2001). Psychological time at the millennium: Some past, present, future, and interdisciplinary issues. In M. P. Soulsby & J. T. Fraser (Eds.), *Time: Perspectives at the millennium* (The study of time X, pp. 157-173). Westport, CT: Bergin & Garvey.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2000). Timing for the absence of a stimulus: The gap paradigm reversed. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 26(3), 305-322.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Review of Neuroscience*, 6(10), 755-765.
- Buhusi, C. V., Paskalis, J. P. G., & Cerutti, D. T. (2006). Time-sharing in pigeons: Independent effects of gap duration, position and discriminability from the timed signal. *Behavioural Processes*. 71(2-3), 116-125.
- Cabeza de Vaca, S., Brown, B. L., & Hermes, N. S. (1994). Internal clock and memory processes in animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20(2), 184-198.
- Catania, A. C. (1970). Reinforcement schedules and psychophysical judgments: A study of some temporal properties of behavior. En W. N. Schoenfeld (Ed.), *The theory of reinforcement schedules* (pp. 1-42). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Church, R. M., & Deluty, M. Z. (1977). Bisection of temporal intervals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3(3), 216-228.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by Scrub-jays. *Nature*, 395, 272-274.

- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology*, *113*, 403-416.
- Clayton, N. S., Bussey, T. J., & Dickinson, A. (2003). Can animals recall the past and plan for the future? *Nature. Review of Neuroscience*, *4*, 685-691.
- Clayton, N. S., Yu, K. S., & Dickinson, A. (2001). Scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) form integrated memories of the multiple features of caching episodes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *27*, 17-29.
- Clayton, N. S., Emery, N. J., & Dickinson, A. (2006). The rationality of animal memory: The cognition of caching. In: Nudds, M & Hurley, S (Eds.) *Rational Animals?* (pp. 197-216). Oxford University Press: Oxford.
- Clayton, N. S., & Griffiths, D. P. (2002). Testing episodic-like memory in animals. In L. Squire & D. L. Schacter (Eds.), *The neuropsychology of memory* (pp. 492-507). New York: Guilford.
- Conway, M. A. (2009). Episodic memories, *Neuropsychologia*, *47*(11), 2305-2313.
- Dally, J. M., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, *312*, 1662-1665.
- de Kort S. R., Dickinson A., & Clayton N. S. (2005). Retrospective cognition by food-caching western scrub-jays. *Learning and Motivation*, *36*, 159-176.
- Dere, E., Huston, J. P., & Souza Silva, M. A. (2005). Episodic-like memory in mice: Simultaneous assessment of ob-

- ject, place and temporal order memory. *Brain Research Protocols*, 16(1-3), 10-19.
- Dreyfus, L. R., Fetterman, J. G., Stubbs, D. A., & Montello, S. (1992). On discriminating temporal relations: Is it relational?. *Animal Learning & Behavior*, 20, 135-45.
- Eichenbaum, H. & Cohen, N. J. (2001). *From Conditioning to Conscious Recollection: Memory Systems of the Brain*. Oxford University Press: Oxford.
- Eichenbaum, H., & Fortin, N. J. (2003). Episodic memory and the hippocampus: It's about time. *Current Directions in Psychological Science*, 12, 53-57.
- Ferkin, M. H., Combs, A., del BarcoTrillo, J., Pierce, A. A., & Franklin, S. (2008). Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, have the capacity to recall the "what", "where", and "when" of a single past event. *Animal Cognition*, 11(1), 147-159.
- Fetterman, G.J. (1995). The psychophysics of remembered duration. *Animal Learning & Behavior*, 23(1), 49-62.
- Foster, J. K., & Jelicic, M. (1999). *Memory: Systems, process, or function?* Oxford, UK: Oxford University Press.
- Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2000). Time and rate in classical condition. *Psychological Review*, 107, 289-344.
- Gallistel, C. R., & King, A. P. (2009). *Memory and the computational brain: Why cognitive science will transform neuroscience*. New York: Wiley/Blackwell.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and weber's Law in animal timing. *Psychological Review*, 84, 279-325.
- Gibbon, J. (1991). Origins of Scalar Timing. *Learning and Motivation*, 22, 3-38.

- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. A. (1984). Scalar timing in memory, in Timing and Time Perception. En Gibbon, J., Allan, L.G. (Eds.), *Annals of the New York Academy of Sciences: Timing and Time Perception*, vol. 423. New York Academy of Sciences, New York, pp. 52–77.
- Gibbon, J., & Church, R. M. (1990). Representation of time. *Cognition*, 37, 23-54.
- Gilbert, D. T., & Wilson, T. D. (2007). Propection: Experiencing the future. *Science*, 317, 1351-1354.
- Griffiths, D.P., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (1999). Declarative and episodic memory: what can animals remember about their past? *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 74–80.
- Hampton, R. R., & Schwartz, B. L. (2004). Episodic memory in nonhumans: what, and where, is when?, *Current Opinion in Neurobiology*, 14(2), 192-197.
- Hodges, H. (1996). Maze procedures: the radial-arm and water maze compared, *Cognitive Brain Research*, 3(3-4), 167-181.
- Hoerl, C., & McCormack, T. (2001). Perspectives on time and memory. C. Hoerl & T. McCormack (eds.): *Time and Memory: Issues in Philosophy and Psychology*, Oxford University Press, pp. 1-33.
- Honig, W. K., & Wasserman, E. A. (1981). Performance of pigeons on delayed simple and conditional discrimination under equivalent training procedures. *Learning and Motivation*, 12, 149-170.
- Kaiser, D. H., Zentall, T. R., & Neiman, E. (2002). Timing in pigeons: Effects of the similarity between intertrial interval

- and gap in a timing signal. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 28, 416-422.
- Killen, R. P., & Fetterman, J. G. (1995). Categorical Scaling of Time: Implications for Clock-Counter Models. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21(1), 43-33.
- Killen, R. P., Fetterman, J. G., & Bizo. L. A. (1997). Time's causes. En C.M. Bradshaw, E. Szabadi (Eds.). *Time and Behaviour: Psychological and Neurobehavioral Analyses*. Amsterdam: Elsevier, pp. 1-40.
- Kopelman, M. D., & Kapur, N. (2001). The loss of episodic memories in retrograde amnesia – single-case and group studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 356, 1409-1421 (P).
- Kreamer, P. J., & Roberts, W. A. (1985). Short-term memory for simultaneously presented visual and auditory signals in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 137-151.
- Leblanc, P., & Soffié, M. (2001). The choose-short effect in rat memory for event duration: the subjective-shortening model. *Behavioural Processes*, 56, 31-40.
- Lieving, L. M., Lane, S. D., Cherek, D. R., & Tcheremissine, O. V. (2006). Effects of delays on human performance on a temporal discrimination procedure: Evidence of a choose-short effect. *Behavioural Processes*, 71, 135-143.
- Machado, A., & Keen, R. (1999). Learning to time (LET) or scalar expectancy theory (SET)? A critical test of two models of timing. *Psychological Science*, 10, 285-290.
- Maricq, A., Roberts, S., & Church, R. (1981). Methamphetamine and time-estimation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7(1), 18-30.

- Meck, W. (2005). Neuropsychology of timing and time perception. *Brain And Cognition*, 58(1), 1–8.
- Menez, M., & López, F. (2006). Interrumpiendo el reloj interno: efectos de la discriminabilidad y la localización de la interrupción. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 32(1), 27-36
- Menzel, C. R. (1999). Unprompted recall and reporting of hidden objects by a chimpanzee (*Pan troglodytes*) after extended delays. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 426–434.
- Menzel, Ch. (2005). Progress in the Study of Chimpanzee Recall and Episodic Memory. En Herbert S. Terrace & Janet Metcalfe (Eds.) *The Missing Link in Cognition: Origins of Self-Reflective Consciousness* (pp. 188-224) New York: Oxford University Press.
- Morris, R. G. M. (2002). Episodic-like memories in animals: Psychological criteria, neural mechanisms and the value of episodic-like tasks to investigate animal models of neurodegenerative disease. En A. Baddeley, M. Conway, y J. Aggleton (Eds.), *Episodic memory: New directions in research* (pp. 181–203). New York: Oxford University Press.
- Muñoz, M., & Morris, R. G. M. (2009). Episodic Memory: Assessment in Animals. *Encyclopedia of Neuroscience*, 1173-1182.
- Rattat, A. C., & Droit-Volet, S. (2005). The long-term retention of time: A developmental study. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 58b, 163-176.
- Roberts, S. (1981). Isolation of an interval clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 242-268.

- Roberts, S. (1998). The Mental Representation of Time: Uncovering a Biological Clock. En D. Scarborough & S. Sternberg (vol. eds.) *Methods, models, and conceptual issues. Vol. 4 of Invitation to cognitive science.* (D. Osherson, series ed.). Cambridge, MA MIT Press. pp. 53-106.
- Roberts, S., & Church. R. M. (1978). Control of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 4, 318-337.
- Roberts, W. A. (1972). Short-term memory in the pigeon: Effects of repetition and spacing. *Journal of Experimental Psychology*, 94, 74-83
- Roberts, W. A. (2002). Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin*, 128, 473-489.
- Roberts, W. A., & Feeney, M. C. (2009). The comparative study of mental time travel. *Trends Cognition Science*, 13, 271-277.
- Roediger, H. L., III, Marsh, E. J., & Lee, S. C. (2002). Kinds of memory. En H. Pashler & D. Medin (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology: Vol. 2. Memory and cognitive processes* (3rd ed., pp. 1-41). New York: Wiley.
- Salwiczek. L.H., Dickinson, A. & Clayton, N. S. (2008). What do animals remember about their past? En R. Menzel (Ed.) *Cognitive Psychology of Memory.* Oxford: Elsevier, pp. 441-459.
- Santi, A., Weise, L., & Kuiper, D. (1995). Memory for event duration in rats. *Learning & Motivation*, 26, 83-100.
- Schacter, D. L., & Tulving, E. (1994). What are the memory systems of 1994? En D. L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory systems 1994* (pp. 1-38). Cambridge, MA: MIT Press.

- Sherry, D. F., & Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, *94*, 439–454.
- Schacter, D. L., Wagner, A. D., & Buckner, R. L. (2000). Memory systems of 1999. En E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp. 627–643). New York: Oxford University Press.
- Schwartz, B. L., & Evans, S. (2001). Episodic memory in primates. *American Journal of Primatology*, *55*, 71 - 85.
- Schwartz, B. L., Hoffman, M. L., & Evans, S. (2005). Episodic-like memory in a gorilla: A review and new findings. *Learning and Motivation*, *36* (2), 226-244.
- Schwartz, B. L., Colon, M. R., Sanchez, I. C., Rodriguez, I. A., & Evans, S. (2002). Single-trial learning of “what” and “who” information in a gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*): Implications for episodic memory. *Animal Cognition*, *5*, 85–90.
- Sherburne, L. M., Zentall, T. R., & Kaiser, D. H. (1998). Timing in pigeons: The choose-short effect may result from pigeons’ “confusion” between delay and intertrial intervals. *Psychological Bulletin & Review*, *5*, 516.
- Skov-Rackette, S. I., Miller, N. Y., & Shettleworth, S. J. (2006). What-where-when memory in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *32*(4), 345-358.
- Spetch, M. L., & Wilkie, D. M. (1982). A systematic bias in pigeons’ memory for food and light durations. *Behaviour Analysis Letters*, *2*, 267-274.
- Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: Multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*, 232-243.

- Squire, L. R. (2004). Memory Systems of the Brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 171-177.
- Suddendorf, T., & Busby, J. (2005). Making decisions with the future in mind: Developmental and comparative identification of mental time travel. *Learning & Motivation*, 36, 110-125.
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). Mental time travel across the disciplines: The future looks bright. *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 335-351.
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. J. (1999). Time and memory: toward a pacemaker-free theory. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 71, 215-251.
- Szpunar, K. K., & McDermott, K. B. (2008). Episodic future thought: Evidence from ratings of subjective experience. *Consciousness Cognition*, 17, 330-334.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. En E. Tulving & W. Donaldson, (Eds.). *Organization of memory*. New York: Academic Press. pp. 381-403.
- Tulving, E. (1983). Echphoric processes in episodic memory. *Philosophical Transactions Royal Society of London Series B, Biological Science*, 302(1110), 361-370.
- Tulving, E. (1985). How many memory systems are there? *American Psychologist*, 40, 385-398.
- Tulving, E. (2000). Concepts of memory. En E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory* (pp. 33-43). New York, NY: Oxford University Press, Inc.
- Tulving, E. (2002a). Episodic memory: From mind to brain. *Annual Review of Psychology*, 53, 1-25.

- Tulving, E. (2002b). Chronesthesia: conscious awareness of subjective time. En Stuss D.T., Knight, R. (Eds) *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; pp. 311-25.
- Tulving, E., & Schacter, D. L. (1990). Priming and human memory systems. *Science*, *247*, 301-306.
- Vorhees C. V., & Williams M. T. (2006). Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nature Protocols*, *1*, 848–858.
- Washburn, D. A., & Astur, R. S. (1998). Nonverbal working memory of humans and monkeys: Rehearsal in the sketchpad. *Memory and Cognition*, *26*, 277–286.
- Wearden, J. H. (1991). Human performance on an analogue of an interval bisection task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *43B*(1), 59-81.
- Wearden, J. H., & Ferrara, A. (1995). Stimulus spacing effects in temporal bisection human. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *48B*, 289-310.
- Wearden, J. H., & Ferrara, A. (1996). Stimulus range effects in temporal bisection human. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *49B*, 24-44.
- Zakay, D., & Block, R.A. (1998). New perspective on Prospective Time Estimation. En V. De Keyser, G. d'Ydewalle, y A. Vandierendonck, (Eds.) *Time and the Dynamic Control of Behavior*. pp. 130-141, Germany, Hogrefe & Huber Publishers.
- Zamora, O., & Bouzas, A. (2007). Discriminación y Memoria de Secuencias Temporales en Pichones. *Revista Mexicana de Psicología*. *24*(1), 127-137.

- Zentall, T. R., Clement, T. S., Bhatt, R. S., & Allen, J. (2001). Episodic-like memory in pigeons. *Psychonomic Bulletin and Review*, 8, 685–690.
- Zentall, R. T., Klein, E. D., & Singer, R. A. (2004). Evidence for detection of one duration sample and default responding to other duration samples by pigeons may result from an artifact of retention-test ambiguity. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 30(2), 129-134.
- Zentall, T. R. (2006). Mental time travel in animals: A challenging question. *Behavioural Processes*, 72(2), 173-183.

4

Estimación Temporal en un modelo animal de Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad

Vladimir Orduña, Ana García y Arturo Bouzas

Facultad de Psicología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 04510, México

Resumen

Como queda claro por la revisión de los diversos capítulos que componen este libro, la investigación sobre la estimación temporal es un área que presenta gran actividad en diversas disciplinas científicas interesadas en la comprensión del comportamiento. Además del interés en la comprensión de los mecanismos responsables de la estimación temporal, y de sus sustratos neurofisiológicos, es importante que la investigación aborde problemas de importancia práctica, como podría ser la posibilidad de que anormalidades en el proceso de estimación temporal puedan ser predictores de alteraciones en otros procesos conductuales, como el aprendizaje, la motivación y la elección. El presente capítulo toma esta perspectiva y analiza hasta que grado las anormalidades en el procesamiento temporal pueden estar relacionadas con los síntomas característicos del Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad (TDAH); para ello, resumiremos la investigación que hemos realizado en nuestro laboratorio empleando el modelo animal

de TDAH más empleado y aceptado en la literatura, las ratas espontáneamente hipertensas.

La estimación temporal adquiere un papel cada vez más relevante en las teorías del aprendizaje y la elección animal. Gallistel y Gibbon (2000) han mostrado como los fenómenos más importantes del condicionamiento clásico y operante, y del área de elección pueden ser parsimoniosamente explicados asumiendo que las variables controladoras del comportamiento son el conocimiento de los intervalos temporales entre eventos y el recíproco de dichos intervalos, la tasa de ocurrencia de los eventos.

Los procesos que le permiten a un organismo estimar el paso del tiempo y ajustar su conducta a las propiedades temporales del ambiente han sido ampliamente estudiados mediante diversos procedimientos que modelan la relación existente entre el tiempo y el comportamiento. Killeen y Fetterman (1988) clasificaron las tareas de estimación temporal en tres grupos dependiendo de esta relación: a) en las tareas de estimación retrospectiva, las respuestas de los organismos reflejan la estimación temporal de un evento que ya ha transcurrido; b) en las tareas de estimación inmediata, las respuestas de un organismo reflejan la estimación del tiempo que está transcurriendo; y c) en las tareas de estimación prospectiva, las respuestas de los organismos dependen de la estimación del tiempo que transcurrirá entre su conducta y la ocurrencia de un evento. Debido a que posteriormente describiremos datos obtenidos con algunos de estos procedimientos, éstos serán descritos detalladamente:

- a) En los procedimientos de estimación temporal retrospectiva, el dato de principal interés es la respuesta de un organismo con relación a la duración de un evento que ya ha

terminado. El procedimiento de estimación retrospectiva más ampliamente utilizado es la bisección temporal (Church & Deluty, 1977). En esta tarea, los organismos son entrenados a distinguir entre dos duraciones del estímulo muestra. Por ejemplo, si la duración de un tono fue 2 segundos, presionar la palanca derecha es reforzado; si la duración del tono fue 8 segundos, presionar la palanca izquierda es reforzado. Cuando los sujetos responden adecuadamente ante estos estímulos, se someten a prueba mediante ensayos no reforzados en los que se presentan duraciones del estímulo situadas entre los dos valores entrenados. Esta prueba de generalización temporal permite determinar cual duración es estimada como el punto medio entre los dos criterios entrenados (punto de bisección); ésta será la duración del estímulo situada entre 2 y 8 segundos ante la que el sujeto manifieste indiferencia, eligiendo en el 50 por ciento de los ensayos una palanca determinada y el 50 por ciento restante la otra palanca.

- b) En los procedimientos de estimación temporal inmediata, la tarea del organismo es estimar el paso de cierto intervalo, normalmente el tiempo necesario para que un reforzador esté disponible. Cuando el inicio de dicho intervalo es marcado por la propia respuesta del organismo tenemos un programa de reforzamiento conocido como de tiempo entre respuestas (TER); cuando el intervalo comienza con la obtención del reforzador tenemos un programa de reforzamiento de intervalo fijo (IF), o un procedimiento de pico. En los programas $TER > t$, también conocidos como Reforzamiento Diferencial de Tasas Bajas, el reforzador se entrega a cada respuesta que esté separada de la respuesta anterior por al menos el tiempo criterio (t). Para valorar la ejecución en estos programas se evalúan la tasa de respues-

tas y la tasa de reforzamiento, que están inversamente relacionadas, y la razón entre estas medidas es considerada como un índice de la “eficiencia”. Estas medidas son suficientes para detectar los efectos de ciertos fármacos, y lesiones en el cerebro (al-Ruwaitea, al-Zahrani, Ho, Bradshaw, & Szabadi, 1997). Además de estas medidas, se analiza la distribución de frecuencias de los TER, que normalmente es bimodal, con una moda en TERs muy cortos, y la otra aproximadamente en el TER criterio.

El procedimiento de pico (Roberts, 1981) tiene como antecedente la regularidad en el comportamiento observada en los programas de reforzamiento de intervalo fijo (regla que especifica que se entregará reforzador a la primera respuesta que ocurra después de que ha transcurrido cierto intervalo desde la obtención del reforzador anterior) en los que la tasa de respuesta es muy baja inmediatamente después de la obtención del reforzador y va acelerándose cada vez más, hasta la obtención del siguiente reforzador. En el procedimiento de pico, además de los ensayos reforzados en los que un IF está en efecto, existen ensayos no reforzados de una duración tres veces mayor al IF que solamente pueden diferenciarse por que ha transcurrido el tiempo sin la obtención del reforzador. Cuando el organismo se ha ajustado a este programa, en los ensayos no reforzados se observa un incremento progresivo en la tasa de respuestas que tiene un punto máximo (pico) alrededor de la duración del IF de los ensayos reforzados, seguida por una disminución progresiva de la tasa de respuesta. Este programa, por lo tanto, permite observar tanto la estimación de la anticipación del reforzador, como la estimación de que el tiempo esperado para el reforzamiento ha transcurrido sin que éste se presente.

- c) La eficacia de un reforzador disminuye como una función de la separación temporal de la respuesta que lo produjo. Cuando un organismo selecciona una opción asociada con una demora, se asume que de alguna manera está estimando el tiempo que transcurrirá después de su respuesta hasta la obtención del reforzador. Debido a esto, las tareas que permiten la evaluación del gradiente de demora, pueden ser consideradas también procedimientos de estimación temporal prospectiva

Los resultados de estos tres tipos de tareas han dado lugar a diversos modelos de estimación temporal entre los que destaca la Teoría de Expectancia Escalar (Gibbon, 1991). De acuerdo a esta teoría, existen tres diferentes fases en el proceso de ajuste temporal del comportamiento. El primer nivel, **El Reloj**, consiste en a) un generador que emite pulsos mediante los cuales el tiempo es medido b) un interruptor sensible a procesos atencionales que determina cuando los pulsos son tomados en cuenta, y c) un acumulador en el que el número total de pulsos es almacenado. El número de pulsos en el acumulador representa la cantidad de tiempo que ha transcurrido desde que el interruptor fue cerrado y la estimación temporal comenzó. La siguiente fase, **Memoria**, está compuesta por una memoria de trabajo, en la que el contenido del acumulador en el ensayo actual es copiado, y una memoria de referencia, en la que se encuentran los diversos tiempos que han sido depositados en el acumulador. La tercera fase, Comparación, aplica una regla de decisión que determina si el valor en el acumulador (memoria de trabajo) se aproxima al valor de una muestra obtenida de la memoria de referencia, en cuyo caso se ejecuta la respuesta. En un ejemplo concreto, cuando se presenta el estímulo que señala el evento a estimar, el interruptor se cierra, lo que permite que los pulsos pasen del generador de pul-

sos al acumulador. Eso continuará mientras esté presente el estímulo a estimar. El número de pulsos en el acumulador crece como una función lineal del tiempo que está transcurriendo. Cuando el evento a estimar concluye, se abre el interruptor, lo que provoca que los pulsos dejen de ser acumulados. En caso de que el evento estimado haya sido relevante para el organismo (por ejemplo, si se obtuvo un reforzador) el número de pulsos acumulado es transferido a la memoria de referencia, la cual almacena todas las duraciones importantes del evento estimado a lo largo de los diferentes ensayos. Por otro lado la memoria de trabajo almacena el número de pulsos del intervalo que está transcurriendo. Cuando el valor en memoria de trabajo es muy cercano al valor en memoria de referencia, el animal comienza a emitir sus repuestas. Esta teoría de alguna manera ha guiado la investigación de la estimación temporal y ha permitido la investigación conjunta de las diversas disciplinas relacionadas con el ajuste temporal del comportamiento. Por ejemplo, ha fomentado un gran interés en encontrar la relación entre diversas manipulaciones farmacológicas y la estimación temporal, encontrando que las diversas etapas del reloj pueden ser alteradas mediante la administración de diversos fármacos. Por ejemplo, los fármacos dopaminérgicos incrementan la velocidad de la generación de pulsos (Maricq & Church, 1983), los fármacos noradrenérgicos afectan los procesos atencionales relacionados con la operación del switch (Penney, Standaert, Testa, Landwehrmeyer, & Young, 1996), y los fármacos colinérgicos afectan la velocidad con la que la información es transmitida del acumulador a la memoria de referencia (Meck & Church, 1987). La relación entre la impulsividad y la estimación temporal, implícita en los modelos de estimación prospectivos, ha sido estudiada mediante la lesión del sistema serotoninérgico, bajo la suposición de que la impulsividad es afectada debido a la alteración de las

funciones de estimación temporal (Ho, Al-Zahrani, Al-Ruwai-tea, Bradshaw, & Szabadi, 1998; Ho et al., 1995).

Van den Broek et al (1987), en un intento de relacionar la impulsividad con la estimación temporal clasificaron a participantes humanos de acuerdo a la presencia de impulsividad, y los sometieron a un programa de reforzamiento $TER > 10$ segundos. Los sujetos impulsivos ganaron menos reforzadores debido a la emisión de muchas respuestas con tiempos entre respuesta cortos (menores a 10 segundos). Debido a que la deficiente ejecución en los programas $TER > t$ no necesariamente implica un déficit en la estimación temporal, Van den Broek et al (1992) sometieron a sujetos impulsivos y no impulsivos a una tarea de reproducción temporal, encontrando que los sujetos impulsivos producían tiempos más cortos que los requeridos. De esta manera, parece ser que lo sujetos impulsivos tienen un problema en la evaluación del paso del tiempo, y registran un tiempo mayor al realmente transcurrido, lo que puede ocasionar el déficit conductual mencionado.

La impulsividad discutida en los párrafos anteriores es uno de los componentes principales de varios trastornos psiquiátricos entre los que destaca el Trastorno por Déficit de Atención e Hiperactividad (TDAH). Las estimaciones de la abundancia de este trastorno en la población infantil varían entre 3 y 17%, mientras que su abundancia en la población adulta es de aproximadamente 4% (Taylor, 1998). Este trastorno se caracteriza por un patrón trans-situacional de déficit de atención, hiperactividad y/o impulsividad que interfiere con el funcionamiento académico o social apropiado. La definición brindada por el DSM-IV incluye una lista de 18 síntomas conductuales agrupados en dos conjuntos: Déficit de Atención, e Hiperactividad/impulsividad, con 9 sín-

tomas en cada categoría. Los pacientes cumplen con el diagnóstico si tienen seis síntomas o más de una de las categorías, o una combinación de ambas, lo que da origen a tres subtipos del trastorno, el tipo combinado, el tipo con desorden de Atención, y el tipo hiperactivo-impulsivo. Las características principales de los diversos síntomas se presentan a continuación:

Déficit de Atención

El déficit de atención de los pacientes con TDAH se manifiesta en la atención focalizada visual y auditiva, en tareas de vigilancia, y en distractibilidad. Estos problemas de atención están relacionados con factores motivacionales, y probablemente se derivan de ellos, puesto que cuando los pacientes están involucrados en actividades altamente reforzantes, el déficit se atenúa, o desaparece. De acuerdo a Voeller (2001), el déficit de atención está relacionado con dificultades en la planeación, o en la adherencia a los planes para alcanzar metas en el futuro. Otro aspecto implícitamente relacionado con la atención es la habilidad de estimar el tiempo transcurrido. Las personas con TDAH tienen mayor dificultad para visualizarse en el futuro, por lo que es difícil organizar los materiales para llevar a cabo alguna actividad en el futuro. También tienen dificultades para desarrollar representaciones de lo que ha ocurrido en el pasado. El registro del paso del tiempo y la habilidad para reproducir duraciones están deterioradas en niños (Barkley, 1997a; Meaux & Chelonis, 2003), adultos (Barkley, Edwards, Laneri, Fletcher, & Metevia, 2001), y adolescentes (Barkley, Murphy, & Bush, 2001) con TDAH. Es posible que esta incapacidad influya en la dificultad para demorar las recompensas, que es observada en pacientes con TDAH.

Hiperactividad

El incremento en la actividad motora es una característica fundamental del TDAH. Diferentes estudios que registran los niveles de actividad reportan que los niños con TDAH recorren áreas 4 veces más grandes que niños sin TDAH (Teicher, Ito, Glod, & Barber, 1996). La mayor actividad en niños con TDAH se da incluso durante el sueño (Porrino, 1983). Los niños con TDAH hablan más a otros niños, los molestan, y hacen más ruidos que niños sin TDAH.

Impulsividad

La impulsividad es el conjunto de síntomas que recientemente ha sido propuesto como el más importante en TDAH (Johansen, Aase, Meyer, & Sagvolden, 2002; Johansen & Sagvolden, 2004). En términos generales, puede ser definida como actuar sin reflexionar sobre las consecuencias, y sin planeación. Se suele dividir a la impulsividad en impulsividad motora (que es difícil de distinguir de la hiperactividad), e impulsividad cognitiva, que implica que los pensamientos cambian constantemente, resultando en olvidos, uso ineficiente del tiempo, problemas para organizar la propia conducta, y problemas para generar y ajustarse a planes.

En cuanto a la etiología del trastorno, actualmente existe acuerdo en que la carga genética es un factor importante en la expresión de TDAH, ya que diversos estudios han encontrado que el estimado de heredabilidad es por lo menos .7 (para una revisión, ver Tannock, 1998). Otros factores que contribuyen a la existencia del TDAH es la adversidad psicosocial y ambiental (Rutter, Cox, Tupling, Berger, & Yule, 1975; Sprich-Buckminster, Biederman, Milberger, Faraone, & Lehman, 1993). El estrés marital, la disfunción familiar, la clase

social baja, por un lado, y la exposición a sustancias tóxicas, y complicaciones en el embarazo y en el parto, por el otro, son factores de riesgo para el desarrollo de TDAH. A pesar de que no existe un perfil patofisiológico claro de TDAH, los datos existentes implican una disfunción en las vías fronto-subcorticales que controlan la atención y la conducta motora. La efectividad de estimulantes como el metilfenidato en el tratamiento del trastorno, estudios de imagenología cerebral en humanos y estudios neurobiológicos en modelos animales sugieren que una alteración en los sistemas catecolaminérgicos, en especial dopaminérgicos, consituye un factor muy relevante en el desarrollo del TDAH (para una revisión, ver Faraone & Biederman, 1998; Voeller, 2001).

En un intento de unir diversas teorías sobre TDAH, Barkley (1997b) propone que la inhibición de respuestas es el problema más importante en este trastorno. La inhibición de respuestas de acuerdo a este autor tiene tres vertientes. A) la capacidad de retardar la respuesta que obtiene un reforzador inmediato o lo ha obtenido en el pasado B) la capacidad de interrumpir respuestas con base en retroalimentación ambiental acerca de la inefectividad de éstas, y C) la capacidad de inhibir respuestas a fuentes de interferencia mientras se está involucrado en tareas dirigidas a metas. Existe considerable evidencia obtenida por grupos de investigación diferentes (para una revisión, ver Barkley, 1997b) que estos tres tipos de inhibición de respuestas están dañados en personas con TDAH, por lo que la capacidad de inhibición de respuestas ha sido considerada como un endofenotipo (característica cuantificable y heredable que indica la propensión de un individuo a desarrollar cierta enfermedad; Almasly & Blangero, 2001) del TDAH (Castellanos & Tanock, 2002).

Johansen y Sagvolden (2004), por otro lado, proponen que los problemas en la inhibición de respuestas pueden ser explicados a su vez por un déficit en los mecanismos de reforzamiento y extinción derivados de los bajos niveles dopaminérgicos observados en las personas que sufren TDAH. En particular sugiere que un gradiente de demora más corto puede explicar los tres conjuntos de síntomas prevalecientes en el TDAH, el déficit de atención, la impulsividad y la hiperactividad.

Por otro lado, Castellanos y Tannock (2002) destacan la necesidad de encontrar los endofenotipos asociados a TDAH, y sugieren que si bien es cierto que la inhibición de respuestas puede ser uno de ellos, el gradiente de demora al reforzador, y el procesamiento de información temporal también deben ser considerados como dos potenciales endofenotipos capaces de explicar la hiperactividad motora, la impulsividad cognitiva, el déficit de estimación temporal, y la variabilidad en tiempos de reacción observados en pruebas de inhibición motora.

De esta manera, encontramos que dos líneas de investigación diferentes plantean la estrecha relación existente entre el gradiente de demora, la estimación temporal y los diversos síntomas del TDAH, por lo que parece importante conocer de manera mas precisa el impacto de estos procesos en el TDAH.

La investigación realizada con personas que sufren TDAH, como toda investigación cuasiexperimental, tiene la desventaja de que no permite aislar el impacto de algunas variables, pues la presencia del trastorno normalmente no es la única diferencia con las personas que son usadas como controles.

En todas las áreas de la ciencia se intenta encontrar o construir modelos que puedan ser usados para simplificar un fenómeno y facilitar su comprensión. La investigación clínica se beneficia del uso de modelos animales ya que tienen las ventajas de que

el investigador trabaja con un sistema más simple, los datos son más fáciles de interpretar que el caso clínico en toda su expresión, los grupos son genéticamente más homogéneos, y es posible realizar una mayor cantidad de intervenciones que en los seres humanos. Además de estas ventajas, los modelos animales evitan los complejos efectos de la comorbilidad, la previa exposición a fármacos, las interacciones familiares y otros factores sociales implicados en los trastornos psiquiátricos.

En general, un modelo animal debe parecerse al desorden clínico en sintomatología, respuestas al tratamiento, patofisiología, e idealmente, etiología. Aunque no se tienen criterios establecidos para evaluar la validez de un modelo, ha sido sugerido (Willner, 1986) que los modelos mas adecuados deben a) imitar, aunque de una forma más simple los déficits conductuales del caso clínico (validez aparente), b) ser consistente con aspectos teóricos del trastorno como la patofisiología y los tratamientos (validez de constructo) y c) ser capaces de predecir aspectos conductuales, genéticos y neurobiológicos desconocidos hasta el momento en el caso clínico (validez predictiva).

Como posibles modelos animales del TDAH se han propuesto ratones transgénicos carentes de receptor a la dopamina, ratas sometidas a hipoxia neonatal, ratas con desarrollo alterado del cerebelo, animales expuestos a tóxicos ambientales, ratas macho hiposexuales y ratas espontáneamente hipertensas, entre otros (para una revisión, ver Davids, Zhang, Tarazi, & Baldessarini, 2003). Las ratas espontáneamente hipertensas (REH) son a la fecha el modelo animal de TDAH más empleado y aceptado. Esta cepa se originó de ratas Wistar-Kyoto (RWK) seleccionadas artificialmente por hipertensión (Okamoto & Aoki, 1963). De manera no esperada, la selección por hipertensión trajo consigo una actividad motora

exagerada, además de diversas características conductuales y neurobiológicas similares al TDAH.

La validez aparente del modelo ha sido demostrada en diferentes experimentos. Sagvolden y colaboradores (Johansen & Sagvolden, 2004; Sagvolden, Aase, Zeiner, & Berger, 1998), por ejemplo, han investigado los síntomas del TDAH tanto en niños con este trastorno como en REH mediante un procedimiento en el que un programa Intervalo fijo y uno de extinción alternaban cada dos minutos teniendo diferentes estímulos discriminativos asociados (programa múltiple IF/Ext). El intervalo fijo evalúa la reactividad a reforzadores, la actividad y la impulsividad motora, mientras que el componente de extinción evalúa la sensibilidad al cambio de estímulos y la atención sostenida. Al inicio del procedimiento, ni los niños con TDAH, ni las REH difirieron de sus grupos de comparación en el número de respuestas durante el componente extinción, sin embargo, conforme el entrenamiento fue continuado, el número de respuestas durante la extinción aumentó respecto al grupo control. Estos hechos demuestran una normal sensibilidad al cambio de estímulos, pero déficit en la atención sostenida. De igual manera, tanto los niños con TDAH, como las REH muestran un gradual aumento de actividad conforme avanza el programa (cada vez mayor número de respuestas durante el IF), e impulsividad motora (mayor proporción de tiempos entre respuestas cortos durante el IF). Las REH también muestran impulsividad cognitiva: En una tarea que requiere cierto número de respuestas antes de presionar otra palanca para obtener el reforzador, tuvieron mayor dificultad que sus controles en presionar 6 veces antes de cambiar a la otra palanca (Evenden & Meyerson, 1999). La hiperactividad también ha sido demostrada con otros procedimientos: Cuando REH fueron reforzadas por permanecer inmóviles en un

área específica de la caja durante un corto tiempo, se comportaron tan bien como los sujetos control; sin embargo, cuando se requirieron 8-10 segundos de inmovilidad, las REH fueron incapaces de obtener reforzadores (Wultz & Sagvolden, 1992), conducta parecida a los movimientos agitados de los niños con TDAH. Las REH son también más sensibles a reforzamiento inmediato, y menos sensibles al reforzamiento demorado (Sagvolden, Pettersen, & Larsen, 1993), hecho análogo a la preferencia de niños con TDAH por reforzadores pequeños inmediatos sobre grandes demorados (Sonuga-Barke, 1992).

Uno de los hechos en que existe consenso es la estrecha relación existente entre el TDAH y la alteración del sistema dopaminérgico, por lo que es interesante encontrar que en REH también se ha mostrado un funcionamiento del sistema dopaminérgico por debajo de lo normal (Sadile, 2000), lo cual contribuye a la validez de constructo del modelo REH. Elementos adicionales de la validez de constructo, los tenemos en el hecho de que las anomalías cognitivas y funcionales de REH son atenuadas mediante tratamiento con fármacos estimulantes de amplio uso en el tratamiento de TDAH como el metilfenidato y d-anfetaminas (Myers, Musty, & Hendley, 1982).

Aunque siempre se ha supuesto que existen alteraciones en el mecanismo del reforzamiento en niños con TDAH, los detalles de estos procesos y sus consecuencias no se conocieron hasta el desarrollo de modelos animales. De particular interés es la posibilidad de conocer el curso del desarrollo de la hiperactividad y la impulsividad (ausente en situaciones novedosas, pero rápidamente desarrollado). Por otro lado, los métodos disponibles en laboratorios de neurociencias pueden encontrar con gran precisión las estructuras cerebrales que están alteradas y proveer datos anatómicos y bioquímicos para investigar el TDAH en niños. Estos hechos sugieren que el

modelo REH también tiene validez predictiva potencial. De especial interés es la posibilidad de que el conocimiento derivado de la evaluación del gradiente de demora y de los procesos de estimación temporal en REH puedan dar algunas claves acerca de tratamientos potenciales de problemas de autocontrol y de impulsividad motora en niños con TDAH.

De acuerdo a los argumentos presentados en los párrafos anteriores es posible llegar a las siguientes conclusiones: a) los procesos de estimación temporal están estrechamente relacionados con la conducta de impulsividad b) entre los trastornos psiquiátricos afectados por la impulsividad tenemos el TDAH, en cuya comprensión cada vez adquiere mayor relevancia el papel de la impulsividad; c) Las REH han sido considerado el modelo animal más válido del TDAH, pues aspectos conductuales, neurobiológicos, y de reacción al tratamiento en dichas ratas son similares a los que se observan en humanos con este trastorno d) el gradiente de demora y el procesamiento temporal han sido propuestos por diferentes líneas de investigación como variables importantes en el desarrollo de los síntomas del TDAH.

Con base en estas ideas, realizamos un conjunto de experimentos para evaluar la relación entre la estimación temporal y los síntomas característicos del TDAH, mediante el uso del modelo animal más empleado en la literatura, las ratas espontáneamente hipertensas. A continuación presentamos un resumen de los datos más importantes.

En el primer experimento (Orduña, Hong, & Bouzas, 2007), utilizamos el procedimiento de bisección temporal con 9 REH, 9 ratas Wistar, y 9 ratas WKY, de aproximadamente 60 días de edad al inicio del experimento. Los sujetos fueron alojados en cajas individuales, y la ración diaria de alimento fue

disminuida con el objetivo de que su peso disminuyera al 80% y estuvieran motivados por el reforzador. Además del alimento obtenido en la sesión experimental, diariamente se les brindó alimento adicional para mantenerlos en el peso indicado.

Se emplearon 6 cámaras de condicionamiento operante (Med 008-B1). La presentación de estímulos y la recolección de respuestas se realizaron mediante computadoras personales, usando el lenguaje de programación MedState.

Cuando los sujetos se encontraron en el peso criterio, fueron habituados a la cámara de condicionamiento en una sesión de 30 min., en la cual había 60 pellets disponibles en el comedero. Cuando un sujeto comía los 60 pellets, se consideraba que la habituación había finalizado, y el entrenamiento a comedero inició la siguiente sesión; durante este entrenamiento, se encendió el foco sobre cada una de las palancas, y se entregó un pellet cada 45 segundos y/o cada vez que el sujeto presionaba cualquiera de las palancas (programa alternativo tiempo fijo 45 segundos, razón fija 1). Una vez logrado este objetivo, los sujetos fueron cambiados a un programa concurrente razón fija 1-razón fija 1, y cuando obtuvieron 80 reforzadores en una sesión de 30 minutos, se consideró que los sujetos habían adquirido la conducta de palanqueo. Posteriormente, se entrenó a los sujetos a responder de manera alternada en las palancas izquierda y derecha, y se les familiarizó con los intervalos entre ensayos. Cada 30 segundos, se encendió la luz sobre una de las palancas, y para obtener el reforzador era necesario presionar esa palanca. Después de obtenido el reforzador, había 30 segundos de intervalo entre ensayos, durante el cual todos los estímulos estaban apagados y era imposible obtener un reforzador. Después del IEE, se encendía el foco de la otra palanca, y el ciclo continuaba hasta que transcurrieran 50 minutos. En caso de obtener 60

reforzadores, concluyó el preentrenamiento, y el procedimiento de bisección inició la siguiente sesión.

Durante el procedimiento de bisección, cada sesión consistió en 80 ensayos. En cada ensayo, se encendía un tono de 65 decibeles, ya sea por 2 o por 8 segundos. Cuando el tono se apagaba, se encendían las luces sobre las palancas izquierda y derecha. En los ensayos en que el tono duraba 2 segundos, responder en la palanca izquierda producía un reforzador, mientras que responder en la palanca derecha llevaba al IEE; en los ensayos en que el tono duraba 8 segundos, responder en la palanca derecha producía un reforzador, mientras que responder en la palanca izquierda llevaba al IEE. La duración del tono fue decidida aleatoriamente (probabilidad .5) con la única restricción que no ocurrieran más de 3 duraciones iguales continuas. Después de una respuesta incorrecta o de 20 segundos sin respuesta después de la finalización del tono, todos los estímulos fueron apagados durante 30 segundos. Este entrenamiento continuó hasta que los sujetos respondieron correctamente ante ambas duraciones en por lo menos el 80% de las veces durante 3 días seguidos. Cuando este criterio fue satisfecho, la probabilidad de reforzamiento para las respuestas correctas fue disminuida a .75, y cuando tuvieron 80% de respuestas tres días seguidos, fueron transferidas a la fase de generalización.

La única diferencia con la fase de entrenamiento fue la introducción de ensayos de prueba, es decir, duraciones ante las cuales no recibió entrenamiento. Se evaluó la reacción de los sujetos a cinco duraciones de prueba, 2.52, 3.17, 4.0, 5.04, y 6.35 segundos. La probabilidad de un ensayo de prueba fue .25 y la sesión terminó cuando cada uno de estos valores fue presentado 4 veces. La probabilidad de reforzamiento para las respuestas correctas ante las duraciones originales fue de 1.0.

Debido a que ante las duraciones de prueba no existe una respuesta correcta, en estos ensayos no se entregó reforzador, sin importar la palanca presionada. Esta fase de evaluación se mantuvo por 15 sesiones.

Los datos obtenidos en este procedimiento comúnmente se analizan graficando, para cada sujeto, el porcentaje de elecciones de la palanca asociada a la duración larga %L para cada una de las duraciones evaluadas (2, 2.52, 3.17, 4.0 5.04, 6.35 y 8 segundos). Una vez obtenida esta gráfica (ver figura 1), se realizó el ajuste de la siguiente función logística de dos parámetros:

$$(1 / [1 + (t/T_{50})^e]) \quad (1)$$

En donde T_{50} y e son parámetros libres que expresan el punto de bisección y la pendiente de la función, respectivamente. Con estos valores, se calcula la fracción de Weber dividiendo el limen (la mitad de la diferencia entre la duración del estímulo que provoca %L=25 y %L= 75) entre el punto de bisección. El punto de bisección y la fracción de Weber fueron analizados mediante análisis de varianza.

Los resultados demostraron que en promedio, el punto de bisección no resultó significativamente diferente, y los valores para cada cepa se encontraron cercanos a la media geométrica de las duraciones entrenadas, como es comúnmente encontrado. Por otro lado, la fracción de Weber que es el índice de la sensibilidad temporal, tampoco resultó ser significativamente diferente, lo cual nos da a entender que las REH perciben los cambios en la duración de un estímulo de la misma manera que los dos grupos control empleados.

Una variable en donde sí encontramos diferencias significativas, fue en la presión arterial. Las REH tuvieron una presión

ESTIMACIÓN TEMPORAL EN UN MODELO ANIMAL DE TRASTORNO POR DÉFICIT DE ATENCIÓN E HIPERACTIVIDAD

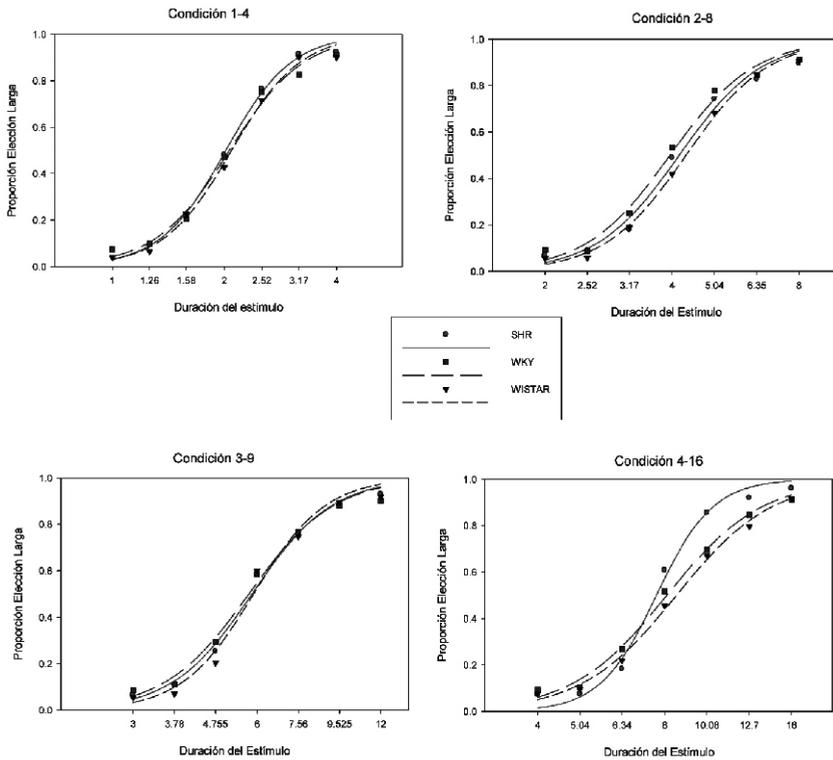


Figura 1. Proporción de elección de la palanca asociada a la duración larga como una función de la duración del estímulo. Los puntos representan el promedio de cada cepa (círculos, REH; Cuadrados, WKY; Triángulo, WI). Las curvas representan los ajustes de la función logística (Línea continua, REH; rayas largas, WKY; rayas cortas, WI).

sistólica considerablemente más alta que la de los dos grupos control analizados. Aunque este último resultado puede parecer obvio, es muy importante porque es una forma de demostrar que las ratas empleadas efectivamente pertenecían a la cepa REH. En resumen, ninguna de las medidas derivadas del ajuste de la función logística difirió significativamente entre los grupos; este resultado, junto con la alta presión arterial en-

contrada en las ratas REH, sugiere que la estimación temporal retrospectiva no está alterada en las ratas REH. Para aumentar la generalidad de este hallazgo, 4 ratas de cada cepa fueron evaluadas en tres condiciones adicionales que difirieron en las duraciones entrenadas (1 vs 4, 3vs 12, y 4 vs 16). Como puede ser observado, la relación entre la duración corta y la larga se mantiene constante en todas las condiciones (relación 1:4), por lo que la Teoría de Expectancia Escalar predice que la fracción de Weber se mantendrá constante. La tabla 1 muestra la media y el error estándar de la media para cada grupo en cada condición. Como puede ser observado, el punto de bisección estuvo en todos los casos cercano a la media geométrica, e incrementó de la misma manera en los tres grupos. La fracción de Weber de cada grupo permaneció constante en todas las condiciones, lo cual indica que la precisión de la estimación temporal retrospectiva de las REH es normal, por lo menos en el rango de duraciones analizado.

Dada la gran importancia que diversas teorías del TDAH dan al procesamiento temporal, nos pareció importante evaluar otros aspectos de la estimación temporal, bajo la idea de que es posible que la estimación temporal retrospectiva no esté alterada en REH, y sin embargo otros tipos de estimación temporal sí lo estén. Para ello, utilizamos dos procedimientos de estimación temporal inmediata ampliamente usados, el procedimiento de pico, y el procedimiento de Tiempo entre Respuestas $> T$.

En el Procedimiento de Pico, se presentan dos tipos de ensayos alternados de manera aleatoria. En los ensayos IF, se presenta un estímulo discriminativo, y la primera respuesta que ocurre después de que transcurre cierto intervalo es reforzada. En los ensayos pico, se presenta el mismo estímulo discriminativo que en los ensayos IF, pero con una duración

ESTIMACIÓN TEMPORAL EN UN MODELO ANIMAL DE TRASTORNO
POR DÉFICIT DE ATENCIÓN E HIPERACTIVIDAD

Tabla 1. *Parámetros de la función logística ajustada a los datos individuales de las diferentes condiciones del experimento.*

	REH	WKY	WISTAR
CONDICIÓN 1-4			
PUNTO DE BISECCION	2.02±.04	2.07±.04	2.1±.07
LIMEN	.46±.05	.55±.11	.49±.07
FRACCION DE WEBER	.23±.02	.26±.05	.23±.03
BONDAD DE AJUSTE	.994±.002	.9944±.002	.9947±.001
28 CONDICIÓN 2-8			
PUNTO DE BISECCION	4.12 ± .10	4.07±.13	4.17±.13
LIMEN	1.09 ± .09	1.07±.11	.99±.13
FRACCION DE WEBER	.27 ± .02	.26±.02	.24±.03
BONDAD DE AJUSTE	.9942 ± .002	.9933±.001	.9948±.002
CONDICIÓN 3-9			
PUNTO DE BISECCION	5.85±.12	5.73±.18	5.94±.22
LIMEN	1.47±.26	1.47±.13	1.31±.21
FRACCION DE WEBER	.25±.04	.26±.03	.22±.03
BONDAD DE AJUSTE	.9947±.003	.9953±.0009	.9936±.0026
CONDICIÓN 4-16			
PUNTO DE BISECCION	7.78±.14	8.23±.34	8.49±.17
LIMEN	1.67±.31	2.44±.11	2.23±.26
FRACCION DE WEBER	.21±.04	.30±.01	.26±.03
BONDAD DE AJUSTE	.9971±.0003	.9954±.0025	.996±.0013

Media ± Error Estándar de la Media

por lo menos tres veces mayor, y sin la posibilidad de obtener reforzador. El análisis de la conducta durante estos ensayos revela que la tasa de respuestas incrementa gradualmente después de la presentación del estímulo discriminativo, alcanza un máximo alrededor del valor del IF, y disminuye simétricamente después de este punto. Este procedimiento ha sido modificado para estudiar algunos as-

pectos de la conducta de estimación temporal que no son accesibles en el procedimiento de pico original, por ejemplo, memoria y atención. En el procedimiento de pico con interrupciones (Roberts, 1981), algunos ensayos pico son sustituidos por ensayos con interrupciones, en los que el estímulo discriminativo es apagado por un corto periodo. El cambio en el tiempo pico en estos ensayos es un indicador del proceso empleado por el reloj interno hipotético durante las interrupciones, el cual se ha propuesto que está relacionado con los procesos de atención y memoria. Si el cambio en el tiempo pico es igual a la duración de la interrupción, se infiere que el reloj fue detenido durante la interrupción, y una vez que ésta terminó, el valor acumulado previamente fue mantenido en memoria de trabajo; si el cambio en el tiempo pico es igual a la duración de la interrupción más la duración del estímulo discriminativo previa a la interrupción, se infiere que el reloj fue reiniciado durante la interrupción. Aunque el resultado de esta manipulación depende de una gran cantidad de variables, como la especie evaluada, la dimensión sensorial del estímulo discriminativo y la duración y ubicación temporal de la interrupción (Zentall, 2005), es frecuentemente encontrado que el cambio en el tiempo pico es intermedio a las hipótesis de detención y reinicio. Para explicar este hecho, Cabeza de Vaca et al. (1994) han propuesto el modelo de decaimiento de memoria, el cual supone que cuando ocurre una interrupción, la representación del tiempo acumulado empieza a decaer, por lo que la duración de la interrupción determinará la magnitud del cambio en el tiempo pico. Bajo este contexto, Buhusi y Meck (2006) propusieron la hipótesis de tiempo compartido, la cual sugiere que el decaimiento en memoria está influido por la atención que es retirada de la tarea de estimación temporal; particularmente, sugieren

que mientras más recursos atencionales se dedican a aspectos no temporales de la tarea, hay menos recursos disponibles para los aspectos temporales, y entonces la representación del tiempo acumulado decae más rápidamente, produciendo un cambio mayor en el tiempo pico de los ensayos con interrupción. La relevancia de este análisis para el tema que nos ocupa es que si las REH en realidad tienen un déficit en la atención, se espera que su cambio en el tiempo pico en los ensayos con interrupción sea mayor que el de las ratas de los grupos control. Siguiendo estas ideas, en el siguiente experimento empleamos un procedimiento de pico para evaluar la estimación temporal inmediata en REH (Orduña, García, Menez, Hong, & Bouzas, 2008); si esta cepa presenta anomalías en la estimación temporal parecidas a la de humanos con TDAH, la fracción de Weber debería ser más alta que en los grupos control. En la segunda fase del experimento introducimos ensayos pico con interrupciones para investigar los posibles déficits en atención en esta cepa, los cuales deberían manifestarse en mayores cambios en el tiempo pico en los ensayos pico con interrupciones.

Para moldear la respuesta de palanqueo, empleamos el mismo procedimiento descrito en el experimento anterior, con la excepción de que una vez que los animales obtuvieron 80 reforzadores dos sesiones consecutivas en el programa concurrente RF1-RF1, se les aplicó un programa intervalo aleatorio 15 segundos en la palanca derecha. En este programa, cada segundo hay una probabilidad de 0.67 de que habrá un reforzador disponible para la siguiente respuesta. La palanca izquierda fue retraída, y permaneció así por el resto del experimento. Cuando los sujetos obtuvieron 50 reforzadores dos sesiones seguidas, el programa intervalo aleatorio fue cambiado a 30

segundos; una vez que los sujetos obtuvieron 50 reforzadores en dos sesiones consecutivas, el preentrenamiento fue terminado y el procedimiento de pico inició el siguiente día.

Bajo este procedimiento, cada sesión consistió de 65 ensayos; cada ensayo daba inicio mediante el encendido de la luz sobre la palanca y la luz general. En 50 de estos ensayos, un programa Intervalo Fijo estaba en marcha, y la primera respuesta después de transcurridos 30 segundos, otorgaba reforzador; en 15 de estos ensayos (ensayos de pico), la luz general y la luz sobre la palanca permanecían encendidos durante una duración variable, por lo menos 90 segundos, y las respuestas no producían reforzadores. Los ensayos estuvieron separados por intervalos entre ensayos de duración variable (promedio 45 segundos) en los cuales la palanca estaba presente, pero todos los estímulos apagados. Los primeros cinco ensayos de cada sesión fueron ensayos reforzados, y se presentaron 60 sesiones consecutivas.

Posteriormente, iniciamos la fase de Procedimiento de pico con interrupciones, en la que se introdujeron interrupciones en 80% de los ensayos pico. Durante 10 sesiones, conducidas inmediatamente después de la fase anterior, se presentaron dos tipos de interrupciones, a) tempranas, definidas como una interrupción de 9 segundos en los estímulos discriminativos a partir del segundo 6 después de iniciado el ensayo, y b) tardías, definidas como una interrupción de 9 segundos en los estímulos discriminativos a partir del segundo 15.

Para analizar los datos, se registró el número de respuestas cada segundo, y se construyó una gráfica del número de respuestas a lo largo de los primeros 90 segundos de los ensayos pico. En los ensayos pico con interrupciones, se graficaron los primeros 90 segundos después de finalizada la interrupción.

Una vez construidas estas gráficas, se ajustó la siguiente función Gaussiana:

$$y = y_0 + ae \left[0.5 \left(\frac{x - x_0}{b} \right)^2 \right] \quad (2)$$

en donde x es el tiempo desde el inicio del ensayo, y_0 , $y_0 + a$, and b son parámetros libres que reflejan el tiempo pico, la tasa pico y la desviación estándar, respectivamente. La fracción de Weber, que es un índice de la precisión de la estimación temporal fue calculada dividiendo la desviación estándar entre el tiempo pico.

En la fase de procedimiento de pico, se calculó el valor de cada parámetro para cada sujeto en cada una de las últimas 10 sesiones, y se realizó un análisis de varianza de dos factores (cepa * sesión), con medidas repetidas en el segundo, para evaluar posibles diferencias en tiempo pico, tasa pico, fracción de Weber y desviación estándar. El factor sesión fue incluido para analizar la estabilidad de los parámetros. Para la fase de procedimiento de pico con interrupciones, el cambio en el tiempo pico fue calculado restando del tiempo pico en los ensayos con interrupción, el tiempo pico en los ensayos sin interrupción.

Los resultados encontrados en la primera fase del procedimiento son presentados en la figura 2. El panel A muestra el promedio de la tasa absoluta de respuesta para cada cepa, y el panel B muestra la tasa de respuesta expresada como un porcentaje de la máxima tasa de respuesta para cada sujeto.

La gráfica permite observar que no existen diferencias muy notorias ni en el tiempo pico (el máximo de respuestas ocurre aproximadamente en el mismo lugar para los tres grupos) ni en la desviación estándar (las distribuciones de respuesta parecen tener la misma amplitud), pero si parece haber diferen-

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

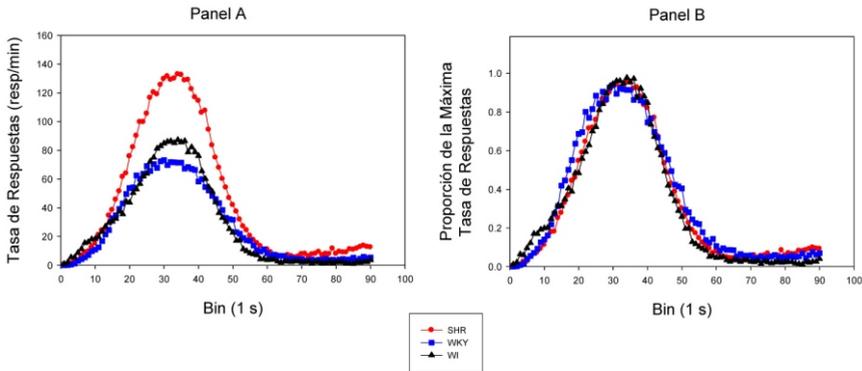


Figura 2. Ejecución durante los últimos 10 días de ensayos pico. En el Panel A, los símbolos representan el promedio de la tasa absoluta de respuestas para los cuatro sujetos de cada cepa (círculos, REH; cuadrados, WKY; triángulo, WI), como una función del tiempo transcurrido desde el inicio del ensayo. En el Panel B, la tasa de respuestas se presenta como una proporción de la máxima tasa de respuestas para cada sujeto (símbolos iguales al Panel A).

cias en la tasa pico, siendo ésta mayor para las REH que para los otros dos grupos. Los análisis estadísticos confirmaron estas observaciones; hubo un efecto estadísticamente significativo del factor cepa en la tasa de respuestas pico ($F(2,9) = 23.71; p < 0.05$), y análisis Post hoc demostraron que la tasa pico de las REH (133.85 responses/min) fue mayor que la de las WKY (72.35 resp/min) y que la de las WI (85.99 responses/min). El efecto de cepa en tiempo pico no fue significativo ($F(2,9) = 0.17; p = 0.85$), al igual que el efecto de cepa en la desviación estándar ($F(2,9) = 2.55; p = .13$) y en la fracción de Weber ($F(2,9) = 1.22; p = 0.34$).

En la figura 3 podemos observar el promedio del cambio en el tiempo pico para cada cepa en cada tipo de interrupción. En la figura puede ser observado claramente que los cambios en el tiempo pico son mayores en las interrupciones tardías que

en las interrupciones tempranas, pero no parece haber diferencias entre los grupos. Los datos estadísticos confirmaron estas observaciones, pues el efecto del tipo de interrupción resultó ser estadísticamente significativo ($F(1,9) = 86.14$; $p < 0.05$), pero no se encontraron interacciones de esta variable con cepa ($F(2,9) = 2.49$; $p = 0.14$), ni efectos principales de ésta ($F(2,9) = 0.09$; $p = 0.92$).

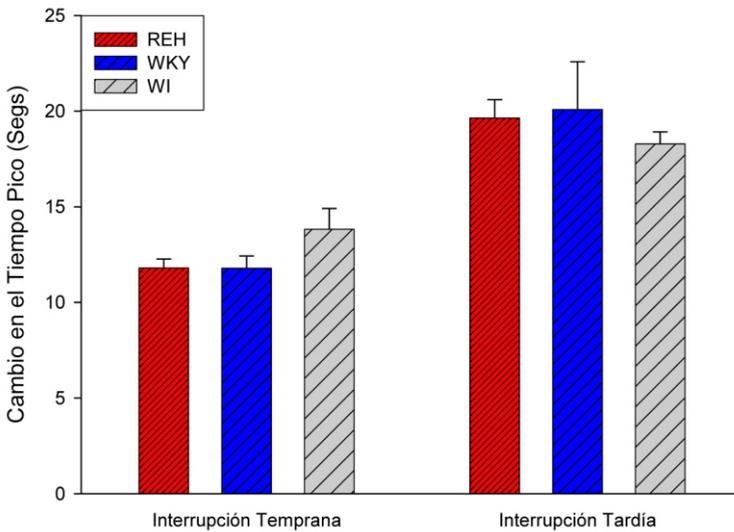


Figura 3. Promedio de cambio en el tiempo pico (Tiempo pico en ensayos con interrupción menos tiempo pico en ensayos pico sin interrupción) para cada cepa en función de la ubicación de la interrupción.

La conclusión de este estudio fue que ninguna de las variables relacionadas con estimación temporal (tiempo pico y fracción de Weber en la primera fase, y cambio en el tiempo pico en la segunda) difirió significativamente entre las REH y los grupos control. Por otro lado, el hecho de que encontramos diferencias en la tasa de respuesta pico y en la presión arterial sistólica, son factores convincentes acerca de la validez de la cepa

empleada. De esta manera, tenemos razones para firmar que a pesar de que las ratas eran hipertensas, e hiperactivas, no manifestaron ningún déficit en esta tarea de estimación temporal inmediata, y no se observaron signos de un déficit de atención, por lo menos en lo que se refiere a conducta de estimación temporal. En una replicación del presente experimento, Fox et al (2009) evaluaron durante 15 sesiones a ratas REH y WKY en un procedimiento de pico IF 20 segundos. Al analizar los datos mediante el ajuste de una función Gaussiana similar a la empleada por nosotros, confirmaron nuestros hallazgos, el tiempo pico, y la fracción de Weber fueron iguales en REH y en WKY, y la tasa pico fue mas alta en REH; sin embargo, al realizar un análisis diferente, que consistía en agrupar el número de respuestas en los segundos 1-4, 2-5, 3-6, etc, y posteriormente analizar en que periodo ocurría el máximo número de respuestas, encontraron que el tiempo pico de las REH se encontró significativamente antes que el de las WKY. Para entender esta discrepancia en resultados, es importante analizar las diferencias entre ambos procedimientos; una de ellas es que mientras que nosotros empleamos 60 sesiones antes de la evaluación, Fox et al usaron únicamente 15. Esta diferencia plantea la posibilidad de que el tiempo pico adelantado encontrado por Fox et al implica que si bien en estado estable no existen diferencias en la estimación temporal, probablemente existe algún retardo en la adquisición. Para resolver este problema, reanalizamos los datos de nuestro experimento para buscar diferencias en la adquisición de la conducta de estimación temporal.

En la figura 4, observamos el promedio de la tasa relativa de respuestas durante la semana número 2, 4, 6, 8, 10 y 12 para las ratas REH y WKY. A pesar de que en los datos de la primera semana parece haber una mayor dispersión, esta desapare-

ESTIMACIÓN TEMPORAL EN UN MODELO ANIMAL DE TRASTORNO POR DÉFICIT DE ATENCIÓN E HIPERACTIVIDAD

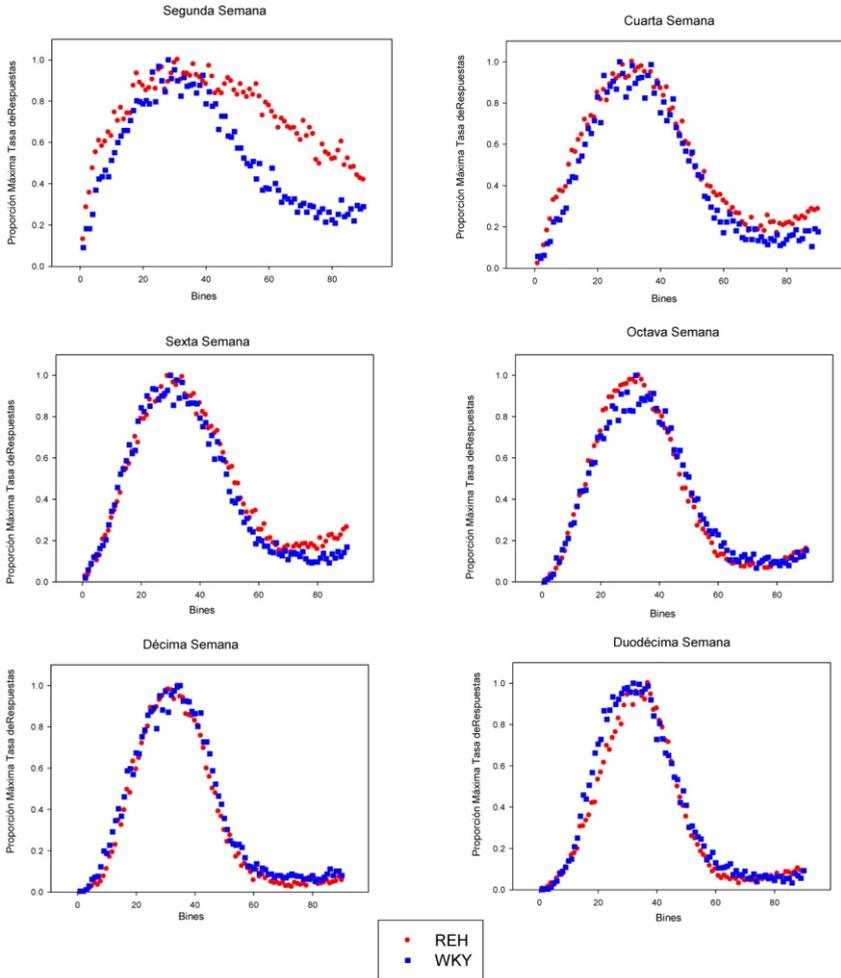


Figura 4. Ejecución en los ensayos de pico a lo largo del experimento. Cada Panel representa el promedio de la ejecución durante la semana señalada. Los símbolos representan el promedio de cada cepa (Círculos, REH; Cuadrados, WKY).

ce para la segunda semana, además de que la máxima tasa de respuestas se encuentra en el mismo lugar para ambas cepas, incluso desde la primera semana. Debido a esto, no consideramos que la diferencia entre los resultados de Fox et al (2009), y

Orduña et al (2008) se deban a un retardo en la adquisición de la conducta de estimación temporal en REH. Consideramos como argumento mas plausible las diferencias en la experiencia que los sujetos experimentales tuvieron en el experimento de Fox et al (2009), particularmente la exposición a un programa múltiple IF20-IF40.

Estos resultados nos sugieren una adecuada estimación temporal inmediata en REH, lo cual se encuentra en marcado contraste con varios resultados que han encontrado que en otra tarea de estimación temporal inmediata, el programa TERS> t se ha reportado repetidamente que las REH obtienen menos reforzadores y son menos eficientes que sus grupos control. Ante este panorama, decidimos explorar la conducta de estimación temporal inmediata en REH con la idea de encontrar alguna manera de aislar los efectos que la estimación temporal tiene en la tarea mencionada (Orduña, Valencia-Torres, & Bouzas, 2009).

Para ello, tres REH, tres WKY y dos ratas Wistar fueron expuestas a 70 sesiones en un programa TERS> 10 segundos. Cada sesión duraba un máximo de 45 minutos o el tiempo necesario para la obtención de 120 reforzadores, lo que ocurriera primero. La figura 5 muestra la ejecución de las ratas de las tres cepas al inicio (1ª semana), en medio (5ª semana) y al final (10ª semana) del experimento. Es claro que las ratas REH presentan un mayor número de respuestas total, y una distribución de TERS sesgada a la izquierda durante por lo menos las primeras cinco semanas, pero que al final del entrenamiento las diferencias en estas variables con los grupos control disminuyen notablemente.

Ante la obtención de estos resultados, nos encontramos con un interesante problema; aunque se ha asumido que la tarea

ESTIMACIÓN TEMPORAL EN UN MODELO ANIMAL DE TRASTORNO
POR DÉFICIT DE ATENCIÓN E HIPERACTIVIDAD

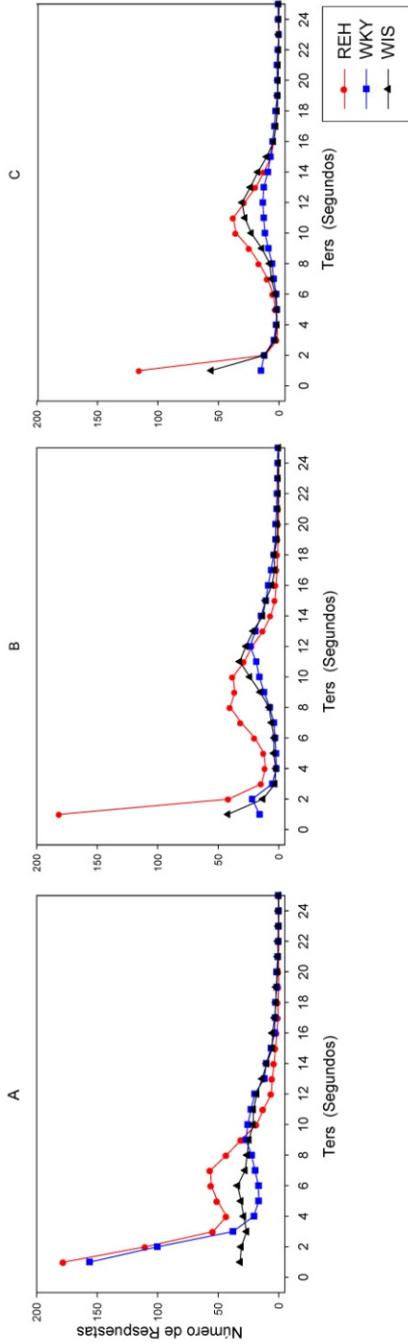


Figura 5. Distribución de tiempo entre respuestas de cada cepa durante la primera (Panel A), quinta (Panel B) y décima semana (Panel C) del experimento. Los símbolos representan el promedio del número de respuestas con el tiempo entre respuestas indicado en la abscisa (círculos, REH; cuadrados WKY; triángulo, WI).

empleada depende de la habilidad del organismo para estimar el tiempo transcurrido, los dos experimentos anteriores nos demuestran que las REH estiman el tiempo correctamente, por lo que su deficiencia en la tarea $TERs > t$ debe tener un origen diferente, relacionado con algún proceso de inhibición de respuestas. En otras palabras, las ratas pueden responder antes del tiempo criterio porque a) estiman que ya pasó dicho tiempo, en cuyo caso tendríamos un problema de estimación temporal, o b) estiman que no ha pasado, y sin embargo responden, lo cual sería considerado un problema de inhibición de respuestas. Ante este panorama, decidimos realizar un análisis que nos permitiera distinguir entre estos dos procesos. El modelo más directo para distinguir entre estos dos procesos fue propuesto por Sanabria y Killeen (2008), quienes analizaron la ejecución de ratas REH, WKY y Long Evans en programas $TERs > 5$ segundos y $TERs > 60$ segundos, bajo la suposición de que la ejecución en estos programas es el resultado de dos procesos, uno relacionado con la estimación temporal y otro con la presentación de respuestas aleatorias; este análisis, capturado en el “Modelo de Regulación Temporal”, permitió la distinción entre impulsividad y estimación temporal, demostrando que la precisión temporal de las REH, indicada por la fracción de Weber, era excelente, mientras que el proceso de inhibición de respuestas era menos exitoso que en las ratas control. La ecuación básica del modelo es:

$$B(t) = q\Phi_{Tq, \sigma^2}(T) + (1-q)(1-e^{-\lambda t}) \quad (3)$$

En donde $B(t)$ es la proporción de $TERs$ mas cortos que t , Φ es la función de una distribución normal acumulada (media = $\mu = T\theta$ y *varianza* = σ^2) de las respuestas producidas por el proceso de estimación temporal (T representa el TER mínimo reforzado), λ la tasa de respuestas aleatorias, y q es la probabilidad de que el organismo entre al proceso de estimación temporal. Es decir,

para explicar una distribución de tiempos entre respuestas, el modelo asume que existe cierta probabilidad (p) de entrar al proceso de responder aleatoriamente, y cierta probabilidad, q de responder de acuerdo al tiempo estimado; una vez que se entró al proceso de responder aleatoriamente, existe un parámetro, λ , que determina el número de respuestas. Si, alternativamente, el animal entró al proceso de estimación temporal, responderá de acuerdo a una distribución normal, de la cual podemos conocer su valor medio, y su desviación estándar, que nos representarán la exactitud y la precisión del proceso de estimación temporal. De igual manera al estudio reportado por Sanabria y Killeen (2008), nos interesó analizar los siguientes parámetros: El umbral de respuesta (θ), relacionado con la impulsividad, y la desviación estándar, relacionada con la precisión de la estimación temporal. La Fracción de Weber fue obtenida posteriormente dividiendo la media entre la desviación estándar. Estos parámetros fueron estimados para los datos de cada sujeto, en cada sesión, empleando el programa SOLVER de Microsoft Excel, para conocer los parámetros de la Ecuación X que minimizan la suma de desviaciones cuadradas entre este modelo y las distribuciones de TERS observadas. Para una descripción detallada, ver [28]).

La figura 6 muestra un resumen de los datos obtenidos a lo largo del experimento completo. El panel izquierdo muestra que el parámetro de inhibición de respuestas, representado por el parámetro θ , es considerablemente más pequeño en REH durante las primeras sesiones, pero al final del entrenamiento es indistinguible del de las ratas control; esto fue confirmado por un ANOVA, el cual mostró un efecto significativo del factor cepa ($F(2,5) = 54.46, p < .05$), del factor sesión ($F(61,305) = 3.19, p < .05$) y de la interacción entre estas dos variables ($F(122,305) = 1.58, p < .05$). Análisis Posthoc de-

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

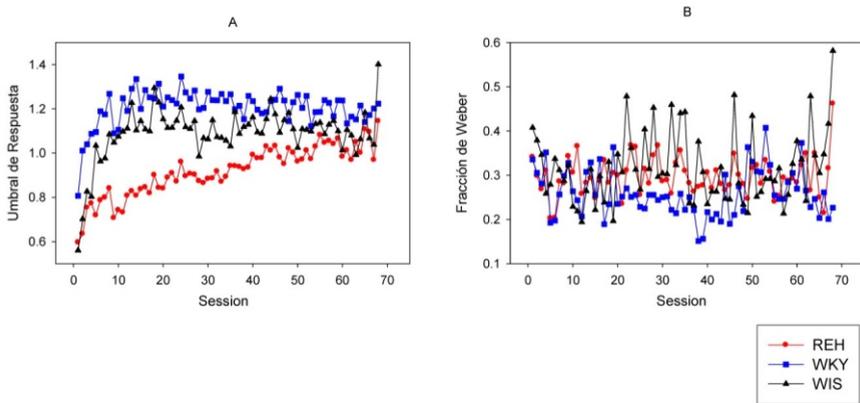


Figura 6. Promedio del umbral de respuesta (Panel A), y de la fracción de Weber (Panel B) para cada cepa durante cada sesión del experimento completo (círculos, REH; cuadrados, WKY; triángulo, WI).

mostraron que el parámetro de umbral de respuesta fue más pequeño para las Ratas REH que para WKY y WIS. Otro ANOVA para las últimas 5 sesiones demostró que no había diferencias al final del experimento en este parámetro. El panel derecho muestra que no existen diferencias entre cepas en la Fracción de Weber desde el inicio y hasta el final del experimento; esto fue confirmado por un ANOVA que no reveló diferencias significativas relacionadas con el factor cepa ($F(2,5) = 2.18, p = .21$), ni con su interacción con sesión ($F(122,305) = 1.18, p = .13$).

De esta manera, el conjunto de resultados aquí presentado nos sugiere que las ratas REH no presentan deficiencias en el proceso de estimación temporal; esta afirmación parece tener generalidad, pues se han empleado diversos procedimientos tanto de estimación temporal retrospectiva, como de estimación temporal inmediata, y se ha evaluado un amplio rango de duraciones. El presente conjunto de datos también sugiere precaución al interpretar los datos de la ta-

rea $Ter > t$, pues aunque se ha afirmado que la deficiencia en esta tarea está relacionada con una deficiencia en la estimación temporal, la comparación de la ejecución de las REH en los diversos procedimientos, deja claro que su deficiencia en el programa $Ter > t$ no puede ser adjudicada a problemas en la estimación temporal. Los resultados basados en el modelo de regulación temporal apoyan esta idea.

Los datos aquí presentados contrastan radicalmente con los obtenidos con participantes humanos que sufren de TDAH. Como fue descrito en la introducción, está bien documentado que niños y adolescentes con TDAH presentan mayor variabilidad intraindividual en sus estimaciones temporales, tanto en una tarea de discriminación temporal, como en una de reproducción temporal (Para una revisión, ver Toplak, Dockstader, & Tannock, 2005).

Un punto que debe analizarse a la hora de comparar los reportes de una estimación temporal normal en REH y una alteración en la estimación temporal en humanos con TDAH, es que las tareas empleadas no han sido las mismas, por lo que es posible que otros procesos psicológicos, en lugar de la estimación temporal, sean responsables de las deficiencias encontradas en humanos con TDAH (Droit-Volet, 2010). Por ejemplo, la tarea de discriminación temporal que ha sido ampliamente empleada en estudios con humanos con TDAH, consiste en la comparación de dos duraciones, que se presenten al participante separadas por un breve lapso de tiempo. La tarea del participante es decir cual de las dos duraciones fue más grande, si es que alguna lo fue. Es claro que esta tarea pone mayor presión en memoria de trabajo que el que implica, por ejemplo, la tarea de bisección temporal que fue reportada en el presente capítulo. En esta misma línea, recientemente ha sido demostrado (Droit-Volet, 2010) que en las tareas de repro-

ducción temporal, el componente motor implícito en ellas es responsable de algunos casos de sobreestimación temporal, particularmente en duraciones pequeñas, por lo que es posible que algunos casos de aparente sobreestimación o subestimación temporal puedan deberse simplemente a que el componente motor se encuentra acelerado o más lento que en el grupo control. Esta posibilidad es particularmente relevante cuando el grupo de interés (TDAH) es conocido por una notable alteración en componentes motores.

Una conclusión del presente capítulo podría apuntar a una inconsistencia entre los datos obtenidos con el modelo animal de TDAH más empleado, y los datos obtenidos con humanos, lo cual sugeriría que el modelo animal no está imitando adecuadamente esta parte del trastorno humano; sin embargo, una revisión cuidadosa de ambas líneas de investigación deja claro que existe una gran discrepancia en las metodologías empleadas, no solamente al comparar la literatura con animales con la literatura con humanos, sino dentro de ésta última. También es notoria la ausencia de investigación con humanos mediante el empleo de los procedimientos experimentales que han favorecido el avance de nuestra comprensión de los mecanismos de la estimación temporal en animales, especialmente, el procedimiento de bisección, y el procedimiento de pico. Para analizar las implicaciones teóricas de estas discrepancias, se sugiere la realización de investigación de la estimación temporal en participantes con TDAH mediante el procedimiento de bisección temporal; estos datos permitirían una comparación directa con los datos aquí presentados. Si el déficit en estimación temporal en participantes con TDAH es confirmado mediante esta tarea, parecería obvio que las REH no están imitando el déficit en estimación temporal encontrado en seres humanos, por lo que sería importante también con-

templar en la agenda de la investigación de la estimación temporal en modelos animales de TDAH, a otros modelos animales diferentes a las REH, los cuales podrían, de confirmarse el déficit en al estimación temporal en humanos con los procedimientos sugeridos, imitar mas cercanamente el déficit que las REH.*

* Agradecimientos. Durante la elaboración de este capítulo se contó con financiamiento del Proyecto PAPIIT IN 305109, y Conacyt 82990. Deseamos agradecer al Dr. Enrique Hong por la donación de los sujetos experimentales, y al Ing. Fernando Salinas por el mantenimiento del equipo MED.

Referencias

- al-Ruwaitea, A. S., al-Zahrani, S. S., Ho, M. Y., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1997). Effect of central 5-hydroxytryptamine depletion on performance in the "time-left" procedure: further evidence for a role of the 5-hydroxytryptaminergic pathways in behavioural "switching". *Psychopharmacology (Berl)*, *134*(2), 179-186.
- Almasy, L., & Blangero, J. (2001). Endophenotypes as quantitative risk factors for psychiatric disease: rationale and study design. *American Journal of Medical Genetics*, *105*(1), 42-44.
- Barkley, R. A. (1997a). Attention-deficit/hyperactivity disorder, self-regulation, and time: toward a more comprehensive theory. *Journal of Developmental and Behavioral Pediatrics*, *18*(4), 271-279.
- Barkley, R. A. (1997b). Behavioral inhibition, sustained attention, and executive functions: constructing a unifying theory of ADHD. *Psychological Bulletin*, *121*(1), 65-94.
- Barkley, R. A., Edwards, G., Laneri, M., Fletcher, K., & Metevia, L. (2001). Executive functioning, temporal discounting, and sense of time in adolescents with attention deficit hyperactivity disorder (ADHD) and oppositional defiant disorder (ODD). *Journal of Abnormal Child Psychology*, *29*(6), 541-556.
- Barkley, R. A., Murphy, K. R., & Bush, T. (2001). Time perception and reproduction in young adults with attention deficit hyperactivity disorder. *Neuropsychology*, *15*(3), 351-360.

- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2006). Time sharing in rats: A peak-interval procedure with gaps and distracters. *Behavioural Processes*, 71(2-3), 107-115.
- Cabeza de Vaca, S., Brown, B. L., & Hemmes, N. S. (1994). Internal clock and memory processes in animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20(2), 184-198.
- Castellanos, F. X., & Tannock, R. (2002). Neuroscience of attention-deficit/hyperactivity disorder: the search for endophenotypes. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(8), 617-628.
- Church, R. M., & Deluty, M. Z. (1977). Bisection of temporal intervals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3(3), 216-228.
- Davids, E., Zhang, K., Tarazi, F. I., & Baldessarini, R. J. (2003). Animal models of attention-deficit hyperactivity disorder. *Brain Research Reviews*, 42(1), 1-21.
- Droit-Volet, S. (2010). Stop using time reproduction tasks in a comparative perspective without further analyses of the role of the motor response on the temporal performance : The case of children. *The European Journal of Cognitive Psychology*, 22(1), 130-148.
- Evenden, J., & Meyerson, B. (1999). The behavior of spontaneously hypertensive and Wistar Kyoto rats under a paced fixed consecutive number schedule of reinforcement. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, 63(1), 71-82.
- Faraone, S. V., & Biederman, J. (1998). Neurobiology of attention-deficit hyperactivity disorder. *Biological Psychiatry*, 44(10), 951-958.
- Fox, A. T., Hand, D. J., & Reilly, M. P. (2009). Evaluating timing in spontaneously hypertensive and Wistar-Kyoto rats

- using the peak procedure. *Behavioural Processes*, 81(2), 293-297.
- Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2000). Time, rate, and conditioning. *Psychological Review*, 107(2), 289-344.
- Gibbon, J. (1991). Origins of scalar timing. *Learning and Motivation*, 22, 3-38.
- Ho, M. Y., Al-Zahrani, S. S., Al-Ruwaitea, A. S., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1998). 5-hydroxytryptamine and impulse control: prospects for a behavioural analysis. *J Psychopharmacol*, 12(1), 68-78.
- Ho, M. Y., al-Zahrani, S. S., Velazquez Martinez, D. N., Lopez Cabrera, M., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1995). The role of the ascending 5-hydroxytryptaminergic pathways in timing behaviour: further observations with the interval bisection task. *Psychopharmacology*, 120(2), 213-219.
- Johansen, E. B., Aase, H., Meyer, A., & Sagvolden, T. (2002). Attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD) behaviour explained by dysfunctioning reinforcement and extinction processes. *Behavioural Brain Research*, 130(1-2), 37-45.
- Johansen, E. B., & Sagvolden, T. (2004). Response disinhibition may be explained as an extinction deficit in an animal model of attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD). *Behavioural Brain Research*, 149(2), 183-196.
- Killeen, P. R., & Fetterman, J. G. (1988). A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, 95(2), 274-295.
- Maricq, A. V., & Church, R. M. (1983). The differential effects of haloperidol and methamphetamine on time estimation in the rat. *Psychopharmacology*, 79(1), 10-15.

- Meaux, J. B., & Chelonis, J. J. (2003). Time perception differences in children with and without ADHD. *Journal of Pediatric Health Care, 17*(2), 64-71.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1987). Nutrients that modify the speed of internal clock and memory storage processes. *Behavioral Neuroscience, 101*(4), 465-475.
- Myers, M. M., Musty, R. E., & Hendley, E. D. (1982). Attenuation of hyperactivity in the spontaneously hypertensive rat by amphetamine. *Behavioral & Neural Biology, 34*(1), 42-54.
- Okamoto, K., & Aoki, K. (1963). Development of a strain of spontaneous hypertensive rats. *Japanese Circulation Journal, 27*, 282-293.
- Orduña, V., García, A., Menez, M., Hong, E., & Bouzas, A. (2008). Performance of spontaneously hypertensive rats in a peak-interval procedure with gaps. *Behavioural Brain Research, 191*(1), 72-76.
- Orduña, V., Hong, E., & Bouzas, A. (2007). Interval bisection in spontaneously hypertensive rats. *Behavioural Processes, 74*(1), 107-111.
- Orduña, V., Valencia-Torres, L., & Bouzas, A. (2009). DRL performance of spontaneously hypertensive rats: dissociation of timing and inhibition of responses. *Behavioural Brain Research, 201*(1), 158-165.
- Penney, J. B., Standaert, D. G., Testa, C. M., Landwehrmeyer, G. B., & Young, A. B. (1996). Glutamate receptor genes in Parkinson's disease. *Advances in Neurology, 69*, 79-86.
- Porrino, L. J., Rapoport, J. L., Behar, D., Sceery, W., Ismond, D.R., Bunney, W.A. (1983). A naturalistic assessment of the motor activity of hyperactive boys. I. Comparison with normal controls. *Archives of General Psychiatry, 40*(681-687).

- Roberts, S. (1981). Isolation of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7(3), 242-268.
- Rutter, M., Cox, A., Tupling, C., Berger, M., & Yule, W. (1975). Attainment and adjustment in two geographical areas. I--The prevalence of psychiatric disorder. *British Journal of Psychiatry*, 126, 493-509.
- Sadile, A. G. (2000). Multiple evidence of a segmental defect in the anterior forebrain of an animal model of hyperactivity and attention deficit. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 24(1), 161-169.
- Sagvolden, T., Aase, H., Zeiner, P., & Berger, D. (1998). Altered reinforcement mechanisms in attention-deficit/hyperactivity disorder. *Behavioural Brain Research*, 94(1), 61-71.
- Sagvolden, T., Pettersen, M. B., & Larsen, M. C. (1993). Spontaneously hypertensive rats (SHR) as a putative animal model of childhood hyperkinesis: SHR behavior compared to four other rat strains. *Physiology & Behavior*, 54(6), 1047-1055.
- Sanabria, F., & Killeen, P. R. (2008). Evidence for impulsivity in the Spontaneously Hypertensive Rat drawn from complementary response-withholding tasks. *Behavioral and Brain Functions*, 4, 7.
- Sonuga-Barke, E. J., Taylor, E., Sembi, S., Smith, J. (1992). Hyperactivity and delay aversion: I. The effect of delay on choice. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 33, 387-398.
- Sprich-Buckminster, S., Biederman, J., Milberger, S., Faraone, S. V., & Lehman, B. K. (1993). Are perinatal complications relevant to the manifestation of ADD? Issues of co-

- morbidity and familiarity. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 32(5), 1032-1037.
- Tannock, R. (1998). Attention deficit hyperactivity disorder: advances in cognitive, neurobiological, and genetic research. *Journal of Child Psychology & Psychiatry & Allied Disciplines*, 39(1), 65-99.
- Taylor, E. (1998). Clinical foundations of hyperactivity research. *Behavioural Brain Research*, 94(1), 11-24.
- Teicher, M. H., Ito, Y., Glod, C. A., & Barber, N. I. (1996). Objective measurement of hyperactivity and attentional problems in ADHD. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 35(3), 334-342.
- Toplak, M. E., Dostader, C., & Tannock, R. (2005). Temporal information processing in ADHD: Findings to date and new methods. *Journal of Neuroscience Methods*, 151(1), 15-29.
- van Den Broek, M. D., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1987). Behaviour of impulsive and non-impulsive humans in a temporal differentiation schedule of reinforcement. *Personality and individual differences*, 8(2), 233-239.
- van Den Broek, M. D., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1992). Performance of impulsive and non-impulsive subjects on two temporal differentiation tasks. *Personality and Individual Differences*, 13(2), 169-174.
- Voeller, K. K. S. (2001). Attention-deficit/hyperactivity disorder as a frontal-subcortical disorder. In D. G. Lichten, J.L. Cummings (Ed.), *Frontal-subcortical circuits in psychiatric and neurological disorders* (pp. 334-371). New York: Guilford Press.

- Willner, P. (1986). Validation criteria for animal models of human mental disorders: learned helplessness as a paradigm case. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 10(6), 677-690.
- Wultz, B., & Sagvolden, T. (1992). The hyperactive spontaneously hypertensive rat learns to sit still, but not to stop bursts of responses with short interresponse times. *Behavior Genetics*, 22(4), 415-433.
- Zentall, T. R. (2005). Timing, memory for intervals, and memory for untimed stimuli: the role of instructional ambiguity. *Behavioural Processes*, 70(3), 209-222.

5

Interaction of temporal memories in extinction

*Carlos Pinto, Inês Fortes,
Jeremie Jozefowicz & Armando Machado**
University of Minho

Abstract

Two experiments tested how training in a fixed-interval (FI) 15-s schedule interfered with previous temporal learning. In both experiments, a control group was exposed to a FI 15-s schedule and then to a 500-s extinction trial. Its performance during extinction served as a baseline against which the performance of the experimental groups could be compared. The Experimental Group was initially exposed to either a FI 120-s schedule (Experiment 1) or a peak FI 120-s schedule (in Experiment 2); next it was exposed to the FI 15-s schedule and then to the extinction trial. In both experiments, the sole effect of the initial training was on the overall response rate of the Experimental Group, which was either higher (Experiment 1) or lower (Experiment 2) than the overall response rate of the Control Group. The data are not consistent with Machado's (1997) Learning-to-Time (LeT) model.

* Correspond with: Dr. Armando Machado, Escola de Psicologia, Universidade do Minho, Campus de Gualtar, 4710 - 057 Braga, Portugal.
Email: armandom@psi.uminho.pt
Phone: +351-253-604-252. Fax: +351-253-604-224
Submitted March 2011

Keywords: Memory, Timing, Extinction, Reinforcement history, Fixed Interval, Peak Procedure, LeT, pigeon.

Interaction of temporal memories in extinction

A common procedure to study the sense of time in animals is the Fixed Interval (FI) reinforcement schedule. In a FI schedule, a time marker (e.g., a light) signals the onset of an interval and the first response after a specified time has elapsed turns off the time marker and is reinforced. An animal well trained in this schedule shows a typical response pattern: After an initial pause, response rate increases and peaks around the time of reinforcement (e.g., Ferster & Skinner, 1957).

Previous studies have examined the effects of a particular reinforcement history on FI schedule performance. For example, rats and pigeons have been exposed to Fixed Ratio, Variable Ratio, or Differential Reinforcement of Low rates schedules to examine how such exposure affected response rate and response patterning on subsequent FI schedules (e.g., Freeman & Lattal, 1992; López & Menez, 2005). The rationale for these studies was the idea that the “subject’s history” includes a variety of sources of control of current performance and for that reason an Experimental Analysis of Behavior cannot ignore it.

One way to conceptualize history effects is in terms of memory formation and memory interaction with current context (see, for instance, Bouton, 2004 for a similar approach to the role of context and memory in Pavlovian conditioning). An experience at time t_1 and in context c_1 may leave an animal with memory m_1 , and that memory may then influence the animal’s behavior at time t_2 and in context c_2 . In addition, the new ex-

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

perience may leave the animal with memory m_2 , which may interact with m_1 . If the experiences at times t_1 and t_2 involve temporal discriminations we refer to the memories as temporal memories. The main goal of the present study is to understand how the temporal memories m_1 and m_2 affect each other and relate to behavior.

To illustrate the approach, assume that a pigeon is exposed to a FI 120-s schedule for 30 sessions. At the end of training, it will have learned to suppress keypecking during the first half of the Inter Reinforcement Interval (IRI) such that, averaged across trials, its response rate curve shows the typical signature of temporal discrimination, the sigmoid curve. Most theories of timing (e.g., Gibbon, Church, & Meck, 1984; Jozefowicz, Staddon, & Cerutti, 2009; Killeen & Fetterman, 1988; Machado, 1997; Staddon & Higa, 1999) assume that during training the pigeon forms a long lasting temporal memory. For example, Scalar Expectancy Theory (SET; Gibbon, Church, & Meck, 1984; see also Gibbon, 1977, 1991) assumes that the animal represents the IRI by a Gaussian random variable whose instances are stored in long-term memory; this memory is then used to decide when to start responding during a trial. Because the mean and standard deviation of the Gaussian variable are proportional to the IRI, different IRIs engender different temporal memories.

In the Behavioral Theory (BeT; Killeen & Fetterman, 1988), the Learning-to-Time (LeT; Machado, 1997; Machado, Malheiro, & Erlhagen, 2009) and the Behavioral Economic Model (BEM; Jozefowicz et al., 2009) family of models, the assumption related to temporal memory takes the form of associations or couplings between behavioral states and the operant response. During the IRI, the behavioral states are activated in series. In addition, the most active states during reinforce-

ment become strongly coupled with the operant response, whereas earlier states in the series will become less strongly coupled because they are active mostly during extinction periods; the very first states in the series, active during the beginning of the IRI, will be either weakly coupled or even uncoupled with the operant response because they will rarely or never be active during reinforcement. Other things equal, given two distinct IRIs, 120 s and 15 s, for example, the states most strongly coupled with the operant response will be further down the series in the 120-s case than in the 15-s case. Hence, the vector of couplings between the states and the operant response is akin to a long-term memory of the IRI.

What happens to the temporal memory when the reinforcement conditions change? A few empirical studies have examined how a temporal memory acquired during periodic reinforcement (FI schedule) changes during extinction and reacquisition. Guilhardi & Church (2006; see also Guilhardi, Yi, & Church, 2006), exposed rats to three experimental phases. During the first phase, the rats were exposed to a three-component multiple schedule with discriminative stimuli A, B, and C: Mult. $A \rightarrow \text{FI } 30 \text{ s}$, $B \rightarrow \text{FI } 60 \text{ s}$, $C \rightarrow \text{FI } 120 \text{ s}$. During the second phase, the three component schedules changed to extinction and finally, during the third phase, the multiple schedule was reinstated, either with the same stimulus mapping (i.e., $A \rightarrow \text{FI } 30 \text{ s}$, $B \rightarrow \text{FI } 60 \text{ s}$, $C \rightarrow \text{FI } 120 \text{ s}$; group consistent) or with a different mapping (e.g., $B \rightarrow \text{FI } 30 \text{ s}$, $C \rightarrow \text{FI } 60 \text{ s}$, $A \rightarrow \text{FI } 120 \text{ s}$; group inconsistent). They found that during extinction the overall response rate decreased significantly, but when the animals responded the response pattern was similar to the pattern displayed during acquisition (i.e., response rate increased throughout the interval, with greater slope in A, the stimulus associated with the FI 30 s, then in B,

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

the stimulus associated with the FI 60 s, and then in C, the stimulus associated with the FI 120 s). This result suggests that the three temporal memories acquired during the first condition were preserved during extinction. Additional evidence for memory retention came from the first sessions of the reacquisition phase: For both groups of rats, consistent and inconsistent, responding increased rapidly and its gradient during the first 3 cycles of the multiple schedule was determined by the schedule associated originally with the discriminative stimulus. Whereas group consistent showed the final gradients since the first cycles of phase 3, group inconsistent needed a few sessions to learn the new stimulus mapping and display the appropriate gradients. These results show not only that the three temporal memories survived during the extinction phase, but also that they were accessed by the discriminative stimuli.

In Guilhardi and Church's (2006) study, the temporal memories were formed simultaneously during Phase 1 and they were always bound to particular exteroceptive stimuli such as a clicker (A), noise (B), or light (C). Hence, it is not clear whether their findings apply more generally, for example, to situations in which the temporal memories are formed successively and are not bound to distinct discriminative stimuli. Before we describe in greater detail the foregoing situation, consider a simpler, intermediate case. A pigeon is exposed to a mixed FI 15 s FI 120 s: On half of the trials, a FI 15-s schedule is in effect; on the other half, a FI 120-s schedule is in effect. The trials are intermixed randomly and only one response key is available. Results show that, at the steady state, the pigeon pauses for a few seconds, then it responds at a constant rate until either reinforcement occurs at 15 s and the trial ends or until a few seconds elapse after 15 s, in which

case it pauses again and finally, closer to 120 s, it resumes pecking until it receives the reinforcer and the trial ends. Hence, on the longer trials, performance consists of a break-run-break-run pattern (Leak & Gibbon, 1995; see also Ferster & Skinner, 1957, pp. 597–605; Catania & Reynolds, 1968). The initial break-run sub pattern is a function of the shorter FI duration; the final break-run sub pattern is a function of the longer FI duration. These sub patterns clearly express two temporal memories, one for the 15-s IRI and the other for the 120-s IRI. As in Guilhardi and Church's (2006) study, the two temporal memories were formed simultaneously¹, but in contrast with their study, the memories are not bound to distinct stimuli. In fact, the only exteroceptive stimulus in the situation is the response key, turned on at trial onset². Hence, the two memories seem to be accessed by a common stimulus or time marker, albeit at different times, one at trial onset (15-s IRI), and the other significantly later into the long trials (120-s IRI).

Consider now the case in which the two memories, accessible by a single stimulus, are formed sequentially. To be concrete suppose that a pigeon is exposed to a FI 120-s schedule for 30 sessions (Phase 1) and then to a FI 15 s for an additional 15 sessions (Phase 2). Throughout, the discriminative stimu-

¹ It remains to be seen whether the two temporal memories acquired during a mixed FI FI schedule and expressed in the break-run-break-run pattern are preserved under extinction and revealed under reacquisition, as in Guilhardi & Church's (2006) study.

² The discriminative stimulus may be more complex and comprise, in addition to the keylight illumination, the reinforcer delivery that ends the previous trial and the changes in the houselight that follow the reinforcement period. But the point of the argument is that regardless of the precise nature of the discriminative stimulus, it remains the same for the two temporal memories.

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

lus remains the same – the keylight is turned on at trial onset. At the end of Phase 2, will there be two memories, one for the 120-s IRI and another for the 15-s IRI, or will the memory for the 15-s IRI replace the memory for the 120-s IRI? If the older memory is retained, will it be changed by the new memory, a form of retroactive interference, or will the new memory be affected by the older memory, a form of proactive interference? More generally, how do the two memories affect each other? In addition, if two distinct temporal memories are formed sequentially, can they still be accessed by the same discriminative stimulus? In Guilhardi and Church's (2006), three distinct stimuli accessed three distinct temporal memories (see left panel of Figure 1). In the example with the mixed FI 15-s FI 120-s schedule, the same discriminative stimulus, S, accessed two temporal memories but these memories were formed simultaneously (see middle panel of Figure 1).

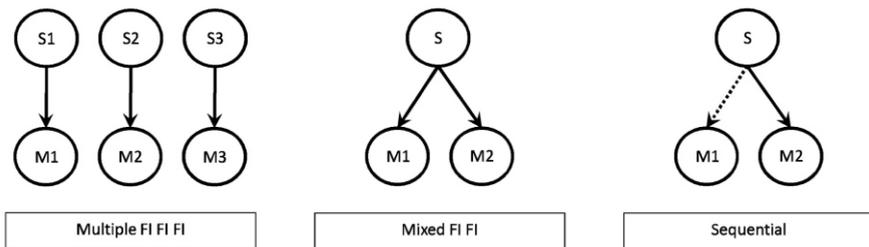


Figure 1. Diagram of stimulus-memory associations in different training situations. M1 and M2 and M3 refer to distinct temporal memories. In the Multiple Schedule, the three memories are formed simultaneously and are accessed by three distinct stimuli. In the Mixed FI FI schedule, the two memories are formed simultaneously but are accessed by the same stimulus. In the Sequential task, the two memories are formed sequentially (M1 at time t1, M2 at time t2) and are accessed by the same stimulus.

In the current example, the discriminative stimulus is bound during Phase 1 to the temporal memory for the 120-s IRI (M1 in the right panel of Figure 1) and then the same stimulus is bound during Phase 2 to the temporal memory for the 15-s IRI (M2 in the right panel of Figure 1). Hence, it is unclear whether S can still access the original memory for the 120-s IRI.

Of the timing models considered above, only LeT makes specific predictions concerning the foregoing situation. With respect to SET, BeT, and BEM, neither model is sufficiently explicit about how temporal memories are formed or changed with experience and, for that reason, neither model can answer questions related to the potential interactions of sequentially formed temporal memories or their accessibility by a single stimulus (see also Machado & Silva, 2007; Gallistel, 2007, for the difficulties of SET with mixed FI schedules). With respect to LeT, under reasonable assumptions, it predicts that the vector of couplings (the temporal memory) learned during the FI 120-s schedule will change during the FI 15-s schedule such that, at the end of training, there will be two sets of states strongly coupled with the operant response, the set active around 15 s and the set active around 120 s. The states that are active well before 15 s ($t < 15$ s) and the states that are active well after 15 s but well before 120 s ($15 < t < 120$ s) will be poorly coupled with the operant response because these two intervals are extinction periods. In fact, when the two IRIs are significantly apart, as in the current example with 120 s and 15 s, LeT predicts that the vector of couplings will be similar to that engendered by a mixed schedule. That is, exposing the animals to a FI 120 s and then to a FI 15 s (right panel of Figure 1) should engender approximately the same vector of couplings (temporal memories)

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

as exposing the animals to a random mixture of a FI 15-s and a FI 120-s schedules (middle panel of Figure 1). In terms of measurable behavior, LeT predicts that if the experimenter extends the trial significantly beyond 15 s, then the states that are active around 120 s will reveal their couplings with the operant response. That is, on such trial, response rate will be low during the first seconds of the trial, attain a peak during 15 s (revealing M2), decrease thereafter and then increase again until a new peak is reached around 120 s (revealing M1) (Figure 2)³.

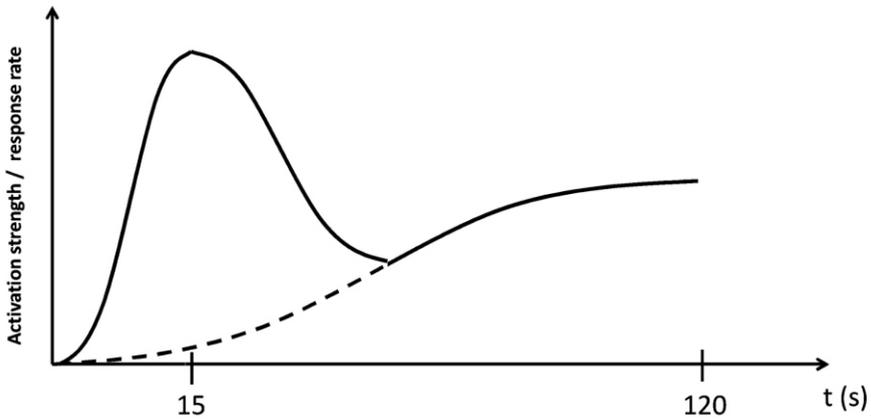


Figure 2. Predictions of Machado's (1997) LeT model for extinction following training in two FI schedules, FI 15 s and FI 120 s.

³ What happens after 120s depends on the assumption concerning the initial couplings of the states. The original LeT model (Machado, 1997) predicts that response rate will decrease after 120 s (i.e., response rate will show a generalization gradient around 120 s; see Machado & Cevik, 1998). The new LeT model (Machado, Malheiro, & Erlhagen, 2009) predicts that response rate will remain high for a long while because it assumes that all states are initially sufficiently coupled to sustain the operant response. That is, the animal learns when not to respond.

The present study attempted to answer the foregoing questions and predictions by means of the following experimental design. Pigeons were first exposed to a 120-s IRI such that temporal memory M1 would be formed and accessed by the single key, S, present in the situation. Next, the IRI changed to 15 s so that temporal memory M2 would be formed and accessed by the same stimulus, S. Finally, two long periods of extinction were included in each session to determine whether memory M1 could still be accessed by S. A control group was exposed only to the 15-s IRI and therefore only memory M2 was formed. Any difference between the two groups during the extinction period, in particular any difference in response rate or response patterning around 120 s, would reveal the presence of M1 and its accessibility by S.

EXPERIMENT 1

Method

Subjects

The subjects of Experiment 1 were twelve adult pigeons (*Columba livia*). Four of the animals were experimentally naïve while the remaining birds had participated in a time-left experiment or a categorical discrimination experiment. The birds were divided in two groups, and care was taken to distribute the birds with different experimental histories equally between the two groups. Throughout the experiment, the animals were maintained at 80% of their free-feeding body weight. Water and grit were always freely available in their living cages. The pigeon colony room was maintained in a 13h:11h light/dark cycle, with the lights on at 08:00, and its temperature was kept between 20 and 22°C.

Apparatus

Six operant chambers were used in Experiment 1, three Lehigh Valley pigeon chambers and three Med Associates test chambers. The two types of chambers differed slightly only in their dimensions. The Med Associates chambers (31.8-cm long, 25.4-cm wide and 34.3-cm high) were enclosed in a PVC Sound Attenuating Cubicle equipped with a ventilation fan. The response panel was equipped with three circular response keys distributed in a horizontal line, 8 cm apart, center to center. The diameter of each key was 2.5 cm and they were located 20.5 cm above the floor grid. Below the response keys, a grain feeder (with a 6 x 6.5 cm opening) allowed access to food. A houselight, centered horizontally on the wall opposite to the response panel and 22 cm above the floor, provided illumination to the chamber.

The dimensions of the Lehigh Valley chambers were 34 cm (height) x 35 cm (length) x 31 cm (width). Each chamber was enclosed in an outer box, equipped with a ventilation fan. Three response keys, 2.5 cm in diameter, were arranged in a horizontal row, 9 cm apart center to center. The bottom edge of each key was 22.5 cm above the wire mesh floor. The hopper opening (6 x 5 cm) was centered horizontally on the response panel, 8.5 cm from the floor. When activated, the food hopper was illuminated with a 7.5-W light. On the wall opposite the response panel, a houselight was centered horizontally, 30 cm above the floor. In all chambers, the response keys could be illuminated with colored hues. The ventilation fans circulated air inside the boxes and masked outside noises.

The experimental events were controlled through Lafayette Instrument's "Animal Behavior Environment Test System" (ABET II) software program, which also recorded the session data.

Procedure

The pigeons were divided into an Experimental and a Control Group (see Table 1). The Control Group was trained only with a FI 15-s schedule, but the Experimental Group received FI 120-s training before the FI 15-s training.

Table 1. *Training and testing conditions in Experiment 1.*

Group	Training		Testing
Control	---	FI 15 s	FI 15 s + 500-s Extinction
Experimental	FI 120 s	FI 15 s	FI 15 s + 500-s Extinction

FI 120-s training: Only the pigeons from the Experimental Group went through this phase. A trial started with the illumination of the center key with a red hue. The first peck on the key after an interval of 120 s had elapsed operated the feeder for 4 s. Reinforcement was followed by a 10-s inter-trial interval (ITI), spent in darkness. Each daily session comprised 40 trials. After a minimum of 15 sessions, the pigeons moved to the next phase of the experiment if the average response rate functions for the last three consecutive sessions superimposed, as determined by visual inspection. If this stability criterion had not been met even after 30 sessions, the pigeon moved to the next phase.

FI 15-s training: All pigeons went through this phase. The procedure was identical to that for the FI 120-s phase except that a) the FI was 15-s long, b) if no peck occurred between 15 and 20 s into the trial, the trial was cancelled (this limited hold ensured that no reinforcement occurred between 20 and 120 s); c) to keep body weight constant, the reinforcement duration varied across pigeons from 2.5 to 3 s; and d) sessions ended af-

ter 60 trials. The learning criterion was the same as in the previous phase. If it was not met after 25 sessions, the pigeon moved to the next phase.

Test: All pigeons went through this phase. Sessions remained as in the previous phase, except that they included two more trials, each lasting 500 s and ending without reinforcement. Specifically, each session comprised 60 trials divided into 5 blocks. The first, third, and fifth blocks comprised 10 FI 15-s trials. The second and fourth blocks comprised one 500-s extinction trial and 14 FI 15-s trials, with the location of the extinction trial determined randomly. Therefore, there were two 500-s extinction trials in each daily session. Reinforcement duration on the FI 15-s trials varied across birds from 2 to 4 s. The test phase ran for 5 sessions.

Results and Discussion

Pigeons in the Control Group took an average of 20 sessions to meet the stability criteria (range: 15 to 25 sessions); pigeons in the Experimental Group took on average 24 sessions (range: 17 to 30) to meet the criterion in the FI 120-s phase and 24 sessions (range: 23 to 25 sessions) to meet it in the FI 15-s phase.

Figure 3 shows the temporal pattern of response rate for both groups during each FI phase. The right panel of Figure 3 shows the response rate pattern during the FI 120-s phase for the Experimental Group, as well as the response pattern for both groups during the FI 15-s phase. Average response rate increased steadily during both the 120-s interval and the 15-s interval, which reveals good temporal control. Moreover, overall response rate was much lower during the FI 120-s phase than the FI 15-s phase. This result is consistent with data on the effect of reinforcement rate on response rate (Killeen, 1998; Shull, 2005).

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

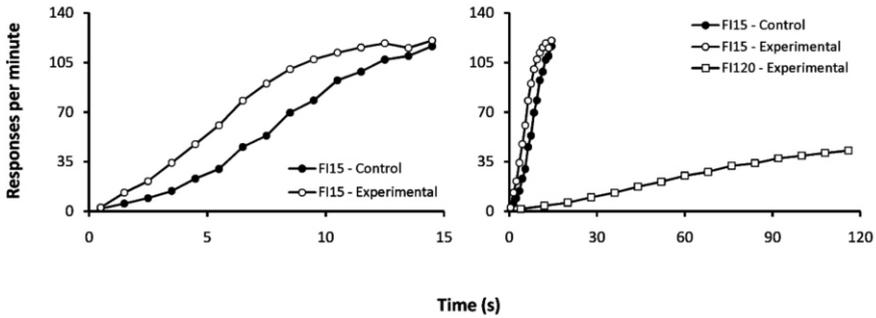


Figure 3. Average response rate as a function of time in a trial in the FI 15-s phase (left and right panels) and the FI 120-s phase (right panel) in Experiment 1.

The left panel of Figure 3 suggests by visual inspection that both groups exhibited temporal control during the FI 15-s stage, somewhat better in the Control than the Experimental Group. However, because of substantial variability in absolute response rates across birds, only when the response rate functions were normalized the differences between the two groups were statistically significant (i.e., a between-within ANOVA on relative response rate yielded a significant Group \times Time-into-the-trial interaction, $F(14,140)=5.13, p<.001$). We conclude that the groups differed in response patterning, with the Control Group showing better temporal control than the Experimental Group.

The cause for the difference in response patterning is unclear. Because the reinforcement rate was much lower in the FI 120-s schedule than in the FI 15-s schedule, the transition from the former to the latter might have inflated the subjective value of the reinforcer for the Experimental Group relative to the Control Group. If subjective value is functionally similar to reinforcement magnitude, then greater subjective value could have engendered higher response rates (see Shull,

2005) and shorter wait times (see Galtress & Kirkpatrick, 2009; Ludvig, Conover, & Shizgal, 2007). Yet another possibility to explain the difference in response rate is the number of sessions. Because the FI 15-s and the FI 120-s phases had an equivalent number of sessions, the Experimental Group, by virtue of its two training phases, completed a larger number of sessions than the Control Group. Be that as it may be, appropriate memories for the FI 15 s and FI 120 s have been induced by training.

Overall, 10 extinction trials were run, but because the first trial was the most informative, only data for the first extinction trial will be presented and analyzed. Figure 4 shows the response rate pattern during that trial for the individual pigeons from the Control (left column) and Experimental (right column) groups, and Figure 5 shows two average functions, the absolute response rate function (left panel) and the relative response rate function (right panel). Both figures tell the same story: A decrease in response rate follows an initial increase in both groups. In the Control Group, despite decreasing, responding continues at least until 150 to 200 s had elapsed. This is consistent with previous data which have shown that, on the first peak trial, animals keep on responding past the time of reinforcement for about 10 times the duration of the FI previously trained (Machado & Cevik, 1998). The pattern is identical in the Experimental Group except that the response rate never falls as low as in the Control Group (Figure 5, left panel) and the decrease is slightly slower (Figure 5, right panel). Although the first effect is not confirmed by the statistical analysis, which fails to find any significant difference between the groups, a between-within ANOVA on the relative response rate using time in a trial and group as factors found a significant interaction between the two factors, $F(31,310)=2.15; p=.001$.

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

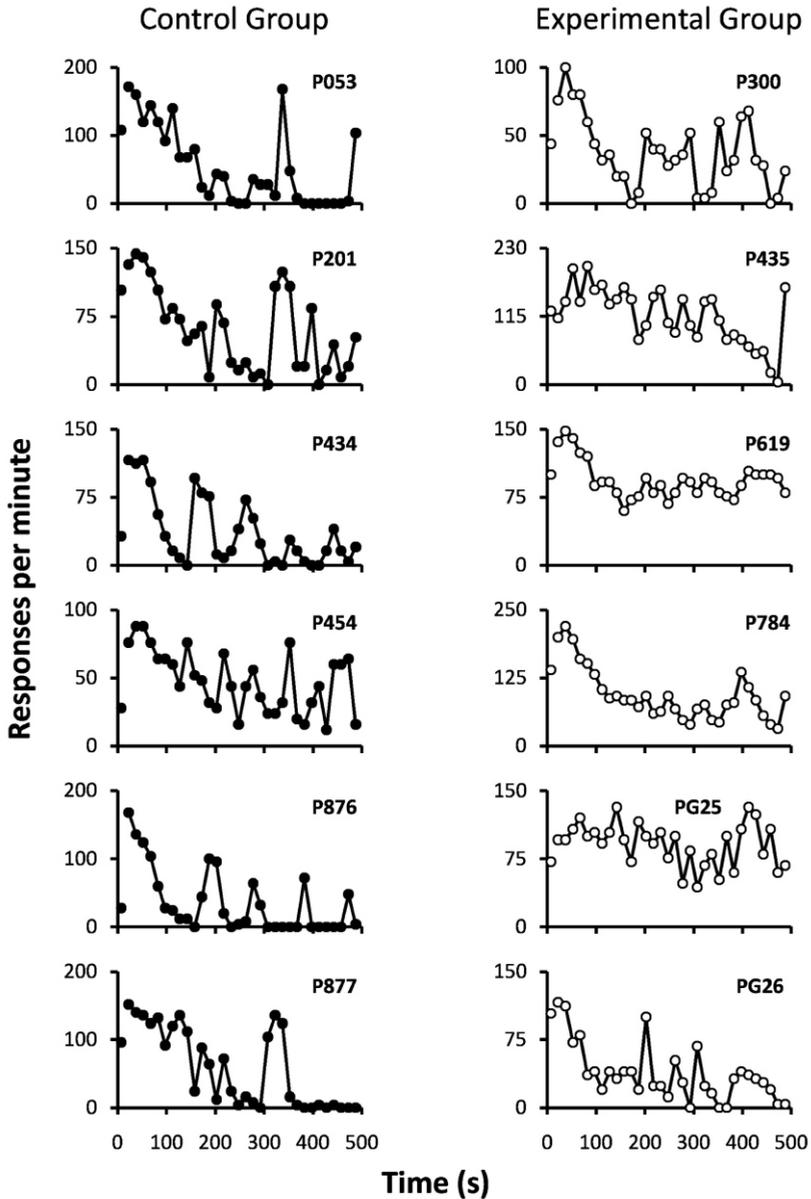


Figure 4. Response rate as a function of time in a trial for each individual pigeon during the first test trial of Experiment 1. The left and right columns show the data from the Control and Experimental groups, respectively.

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES IN EXTINCTION

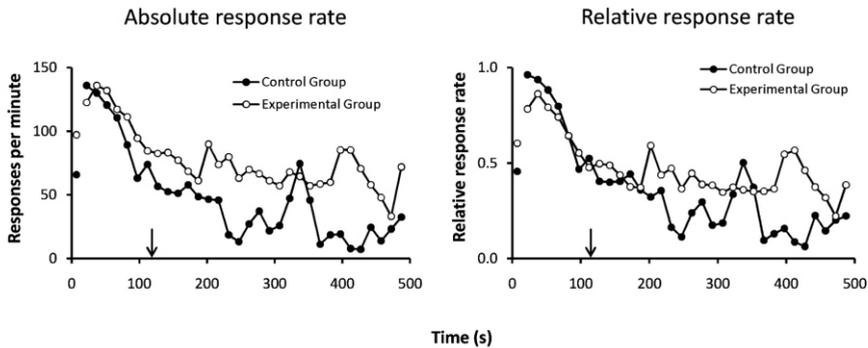


Figure 5. Average absolute (left panel) and relative (right panel) response rate curves during the first test trial of Experiment 1. The arrow shows the 120 s reinforcement time.

Overall, there is no indication that the memory for the FI 120 s has been reactivated in the Experimental Group, as predicted by LeT. In this case, based on the performance in the FI 120 s (Figure 3, right panel), we should have observed an increase in responding between 45 s and 120 s into the trial; we did not. In fact, the temporal pattern of responding in the Experimental Group during the test trial was roughly identical to the one in the Control Group. The only clear difference was the higher response rate observed in the Experimental Group at the end of the test trial and the slower decrease in responding. Although the differences could due to a reactivation of the FI 120-s memory, it seems more parsimonious to explain them as carry-over effects of the differences observed during the FI 15-s phase (Figure 3, left panel).

In conclusion, the prediction of LeT was not verified. The memory for the FI 120-s was not re-accessed, and either it was erased by the FI 15-s training or it could not be retrieved because of interference from the FI 15-s memory. A difficulty

with this interpretation is the difference in average response rate between the two groups (Figure 3, left panel). During the test trial, the average response rate curves decreased for both groups and, around 200 s, they reached the terminal rate observed during the FI 120-s schedule. It is possible that any effect of the reactivation of the FI 120-s memory was masked by the higher response rate activated by the FI 15-s memory. If that was the case, then any effect of the reactivation of the FI 120-s memory could be detected only after about 200 s into the extinction trial. Alas, past this point, LeT predicts that, under reasonable conditions, the animal will continue to respond at a constant rate. Hence, under these assumptions, LeT could accommodate the present data. On the other hand, if the pigeons had been trained in a peak FI 120 s instead of a FI 120 s, the model would predict that response rate past approximately 120 s in extinction should decrease. In this case, the reactivation shortly after 120 s into extinction of the 120-s memory would lead to a faster decrease in responding in the Experimental Group than in the Control Group. We tested this prediction in Experiment 2.

EXPERIMENT 2

Method

Subjects and Apparatus

Twelve adult pigeons (*Columba livia*) participated in Experiment 2. As in Experiment 1, four of the animals were experimentally naïve whereas the remaining birds had previous experience with categorical discrimination, time-left procedure or temporal bisection tasks. Housing conditions and the apparatus were the same as in Experiment 1.

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

Procedure

The pigeons were divided into two groups, Experimental and Control (Table 2). The Control Group was trained with a FI 15-s schedule and then exposed to extinction test trials. The Experimental Group was trained with a peak FI 120-s schedule, followed by the FI 15-s schedule and then the extinction test trials.

Table 2. *Training and testing conditions in Experiment 2.*

Group	Training		Testing	
Control	---	---	FI 15 s	FI 15 s + 500-s Extinction
Experimental	FI 120 s	peak FI 120 s	FI 15 s	FI 15 s + 500-s Extinction

FI 120-s training: Only the pigeons in the Experimental Group went through this phase, which was identical to the corresponding phase in Experiment 1.

Peak FI 120-s training: Only the pigeons in the Experimental Group went through this phase, which was identical to the previous phase, except that 10 of the 40 FI 120-s trials were replaced by 10 unreinforced peak trials lasting 500 s (empty trials). A session began with five FI 120-s trials, and was followed by two blocks of 15 trials each. In each block there were 10 FI 120-s trials and 5 500-s empty trials, presented in random order. The session ended with 5 FI 120-s trials.

After an average of 27 sessions (range: 24 to 33 sessions), we still did not observe a reliable decrease in responding after 120 s. Hence, the following procedural modifications were introduced sequentially:

- a) The number of empty trials increased from 10 to 18. A session now began with 4 FI 120-s trials followed by a block of 36 trials (18 FI 120-s trials and 18 500-s empty trials, presented in random order), for a total of 40 trials per session. This was done for an average of 16 sessions (range: 16 to 17 sessions).
- b) The duration of the empty trial was doubled. As a consequence, the number of trials decreased from 40 to 30. After an initial block of 5 FI 120-s trials, a block of 25 trials followed (20 FI 120-s trials and 5 1000-s empty trials, presented in a random order). Because performance still did not improve (after 12 sessions for all birds), we reasoned that the absence of a clear break after 120 s was less a matter of the proportion of FI to extinction trials, or of the duration of the empty trials, than the salience of the time marker.
- c) To increase the salience of the time marker, the houselight was turned on at trial onset, so that each trial was now signaled by the illumination of both the houselight and the (red) center keylight. This modification improved the temporal discrimination slightly.

At this point the experiment was restarted from the FI 120-s phase. The procedure was exactly the same with the difference in the time marker. Under these conditions, in the peak FI120-s phase, each session lasted for 30 trials, 25 reinforced trials and 5 empty trials. A session began with five FI 120-s trials and was followed by a block of 25 trials, 20 FI 120-s trials and 5 empty trials, presented in random order. The pigeons were trained for a minimum of 15 and a maximum of 30 sessions, and until the response rate pattern of the last three sessions superimposed by visual inspection.

FI 15-s training and testing: All pigeons went through these phases. Except for the change in the time marker (i.e., house-light on, together with response key, during the trial but off during ITI), they were identical to the corresponding phase in Experiment 1.

Results and Discussion

The birds from the Control Group needed 20 sessions on average (range: 15 to 25 sessions) to reach the stability criterion; birds in the Experimental Group needed 20 sessions in the FI 120-s phase, 30 sessions in the peak FI 120-s phase, and an average of 20 sessions (range: 18 to 21 sessions) in the FI 15-s phase.

The right panel of Figure 6 shows responding during the peak FI 120-s for the Experimental Group and during the FI 15-s for both the Control and Experimental groups. Performance during the peak trials reveals good temporal discrimination, with a clear peak in responding, even though response rate after the peak never falls down to zero. Also, although the peak usually occurs at the time of reinforcement (120 s in this case), the peak in Figure 6 is clearly shifted to the right (180 s). The shift may have been due to the more salient time-marker. In fact, Staddon and Higa's (1999) Multiple Time Scale (MTS) model predicts a shift in both wait time and peak time when the salience of the time marker increases, although the shift should have been transient and disappeared with prolonged exposure. Similar to Experiment 1, the overall response rate in the peak FI 120-s schedule is much lower than in the FI 15-s schedule.

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

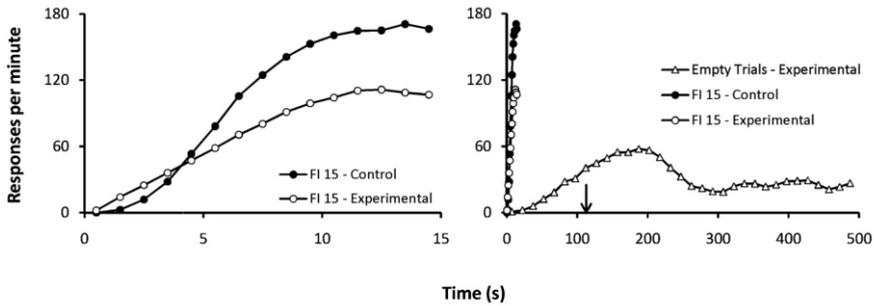


Figure 6. Average response rate as a function of time in a trial in the FI 15-s phase (left and right panels) and the FI 120-s phase (right panel) in Experiment 2. The arrow shows the 120 s reinforcement time.

The left panel of Figure 6 shows responding in the FI 15-s for the Experimental and Control groups. As in Experiment 1, there are differences between the two groups, although they are not in the same direction. In Experiment 1, the Experimental Group had a higher response rate and a shorter pause than the Control Group. In Experiment 2, the curves for both groups are similar during the early part of the trial but the difference increases as a function of time. Indeed, a between-within ANOVA on the absolute response rate using time in the trial and group as factors found a significant interaction between the two factors, $F(14,112)=3.46$, $p<.001$. According to Cheng and Westwood (1993), performance on individual FI trials consists of an initial period of low responding followed by a period of high responding. One way to interpret the curves shown in the left panel of Figure 6 is to say that the two groups did not differ much in response rate during the low-response period nor in the point where they

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

switch from the low- to the high-response period, but they differ in response rate during the high-response period, with the Experimental Group showing a lower rate than the Control Group. The rate of the Experimental Group may have been lower because of the extended exposure to the FI 120-s and peak FI 120-s phases, where response rate tends to be lower.

Figure 7 shows the temporal pattern of responding during the first test trial for the individual birds in the Control (left column) and Experimental (right column) groups, and Figure 8 shows the average data, absolute response rate on the left panel, and relative response rate on the right panel. Both figures tell the same story. There is no difference in the temporal pattern of responding between the Control and Experimental groups, as indicated by the fact that the relative response rate curves for both groups superimpose (Figure 8, right panel). A between-within ANOVA on the relative response rate using time in the trial and group as factors failed to find any significant effect besides the one of time, $F(31,248)=4.11$, $p<.001$. The only clear difference between the groups is a lower response rate in the Experimental Group, clearly illustrated in the left panel of Figure 8. A between-within ANOVA on the absolute response rate using time in a trial and group as factors, found a significant effect of time, $F(31,248)=4.95$, $p<.001$ and of group $F(1,8)=7.44$; $p=.026$, but no interaction. This difference is clearly a consequence of the discrepancy in response rate between the two groups already observed in the FI 15-s phase (Figure 6, left panel).

TENDENCIAS EN EL ESTUDIO CONTEMPORÁNEO
DE LA ESTIMACIÓN TEMPORAL

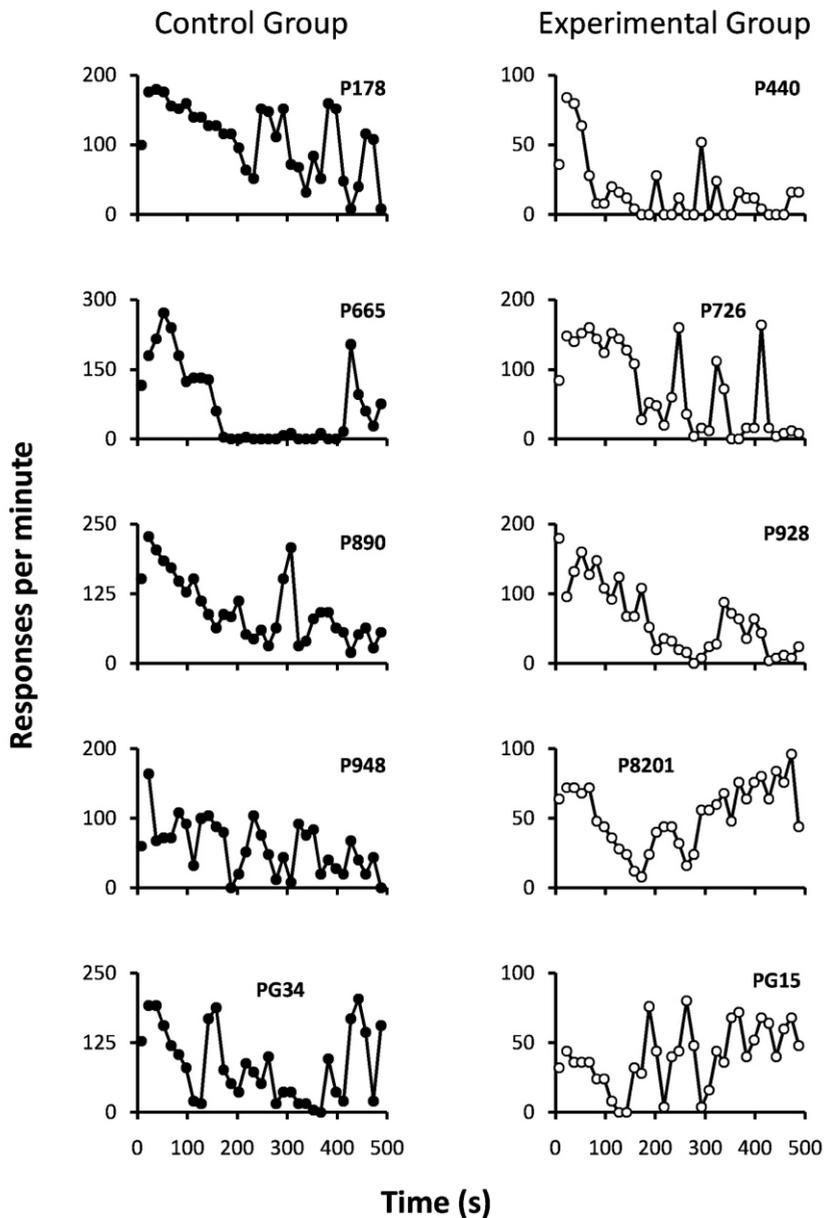


Figure 7. Response rate as a function of time in a trial for each individual pigeon during the first test trial of Experiment 2. The left and right columns show the data from the Control and Experimental groups, respectively.

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES IN EXTINCTION

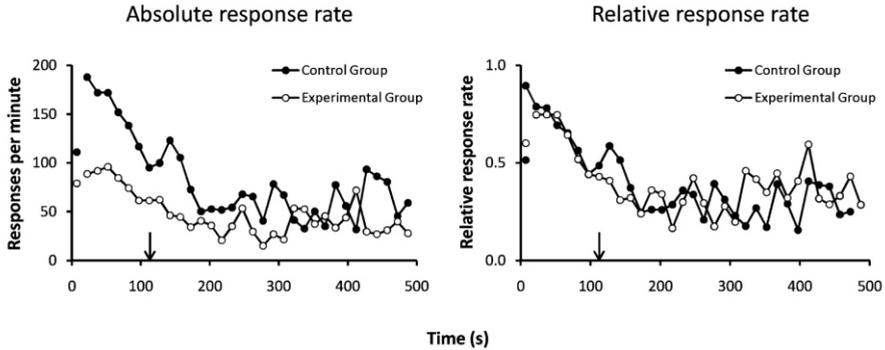


Figure 8. Average absolute (left panel) and relative (right panel) response rate curves during the first test trial of Experiment 2. The arrow shows the 120 s reinforcement time.

Hence, overall, the predictions of LeT were not verified. There is no indication that the peak FI 120-s memory has been reactivated during the test trial: There is no increase in responding around 180 s (where the peak was observed in the peak FI 120-s performance) and the decrease in responding past that point is not faster than in the Control Group.

General Discussion

In two experiments, performance in extinction of pigeons trained on a FI 15-s schedule was compared with the performance of pigeons trained also on a FI 15-s schedule but who had previously been trained in a FI 120 s (Experiment 1) or a peak FI 120 s (Experiment 2) schedule. The goal was to test the predictions of LeT regarding the way long-term temporal memories are formed and retained. According to this model, states activated late in a trial would have shown their coupling with responding changed during the FI 120 s or the peak FI 120-s training. Because those states are not accessed again during the FI 15-s training, their coupling with responding should have been left intact. Hence, compared

to the control groups, we should have observed a resurgence of responding around 120 s in both experimental groups, followed by a further decrease in responding only in the peak FI 120-s group.

These predictions were not confirmed by the data. As far as the temporal pattern of responding during the test trials is concerned, we found no evidence that the experimental groups differ from the control groups. Contrary to what LeT predicted, the memory for the FI 120 s or the peak FI 120 s was never reactivated during the test trials, either because it was erased by the FI 15-s memory or because that memory interfered with its retrieval. Anyway, the temporal pattern of responding during the test trial seems to have been controlled only by the FI 15-s memory. This is an outcome incompatible with LeT, but also with other associative model of timing (i.e. Jozefowicz et al., 2009; Killeen & Fetterman, 1988). Its implications for cognitive models like SET are not clear, as those models have no framework describing the way temporal memories interfere with each other.

The only long-term impact of the (peak) FI 120-s training on performance was not on the response pattern but on the response rate, even though this effect was not consistent between Experiment 1 and Experiment 2. In Experiment 1, the Experimental Group had a higher response rate and a shorter pause than the Control Group. In Experiment 2, there was no clear difference in the pause between the two groups and the overall response rate was lower in the Experimental Group. This inconsistency may reflect simply the difference in training between the experimental groups (FI 120-s vs. peak FI 120-s) as well as the larger number of sessions of the Experimental Group in Experiment 2. Anyway, the results suggest a clear dissociation between response rate, which shows an ef-

INTERACTION OF TEMPORAL MEMORIES
IN EXTINCTION

fect of previous training, and the temporal pattern of responding, which shows none. This dissociation is consistent with the proposal made by several independent researchers (i.e. Guilhardi, Yi, & Church, 2007; Jozefowicz, Cerutti, & Staddon, 2005) that response rate and the temporal pattern of responding are controlled by two independent processes, one sensitive to the overall reinforcement rate, the other to the time-of-reinforcement distribution.

In summary, the current data do not support LeT's conception of how long-term temporal memories are stored and accessed. They also call for further research into the way new temporal memories interfere with older ones, how old temporal memories are retrieved, and how they are expressed in measureable behavior. Only then will our understanding of temporal learning improve significantly.*

* Author Note

Carlos Pinto, Inês Fortes, Jeremie Jozefowicz and Armando Machado, Escola de Psicologia, Universidade do Minho, Braga, Portugal. Armando Machado and Jeremie Jozefowicz are supported by the Fundação para a Ciência e a Tecnologia. Correspondence should be addressed to Armando Machado, Escola de Psicologia, Universidade do Minho, Campus de Gualtar, 4710-057 Braga, Portugal. Email: armandom@psi.uminho.pt.

References

- Bouton, M. E. (2004). Context and behavioral processes in extinction. *Learning and Memory, 11*, 485-494.
- Catania, A. C., & Reynolds, G. S. (1968). A quantitative analysis of the responding maintained by interval schedules of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 11*, 327-383.
- Cheng, K., & Westwood, R. (1993). Analysis of single trials in pigeons' timing performance. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 3*, 216-228.
- Ferster, C. B., & Skinner, B. F. (1957). *Schedules of reinforcement*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Freeman, T. J., & Lattal, K. A. (1992). Stimulus control of behavioral history. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 57*(1), 5-15.
- Gallistel, C. R. (2007). Flawed foundations of associationism? Comments on Machado and Silva (2007). *The American psychologist, 62*, 682-685.
- Galtres, T., & Kirkpatrick, K. (2009). Reward value effects on timing in the peak procedure. *Learning and Motivation, 40*, 109-131.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review, 84*, 279-325.
- Gibbon, J. (1991). Origins of scalar timing theory. *Learning and Motivation, 22*, 3-38.
- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. In L. Allan & J. Gibbon (Eds.), *Timing and time perception* (pp. 52-77). New York: Annals of the New York Academy of Sciences.

- Guilhardi, P., & Church, R. M. (2006). The pattern of responding after extensive extinction. *Learning & Behavior*, *34*(3), 269-284.
- Guilhardi, P., Yi, L., & Church, R. M. (2006). Effects of Repeated Acquisitions and Extinctions on Response Rate and Pattern. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *32*(3), 322-328.
- Guilhardi, P., Yi, L., & Church, R. M. (2007). A modular theory of learning and performance. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*, 543-559.
- Jozefowicz, J., Cerutti, D. T., & Staddon, J. E. R. (2005). Timing in choice experiments. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *31*, 213-225.
- Jozefowicz, J., Staddon, J. E. R., & Cerutti, D. T. (2009). The behavioral economics of choice and interval timing. *Psychological Review*, *116*, 519-539.
- Killeen, P. R. (1998). The first principle of reinforcement. In C. D. L. Wynne & J. E. R. Staddon (Eds), *Models of action: Mechanisms for adaptive behavior* (pp. 127-156). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Killeen, P. R., & Fetterman, J. G. (1988). A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, *95*, 274-285.
- Leak, T., & Gibbon, J. (1995). Simultaneous timing of multiple intervals: Implications of the scalar property. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *21*, 3-19.
- López, F. & Menez, M. (2005). Effects of reinforcement history on response rate and response pattern in periodic reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *83*(3), 221-241.

- Ludvig, E. A., Conover, K., & Shizgal, P. (2007). The effects of reinforcer magnitude on timing in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *87*, 201-218.
- Machado, A. (1997). Learning the temporal dynamics of behavior. *Psychological Review*, *104*, 241-265.
- Machado, A., & Cevik, M. (1998). Acquisition and extinction under periodic reinforcement. *Behavioural Processes*, *44*, 237-262.
- Machado, A., Malheiro, M. T., & Erlhagen, W. (2009). Learning to Time: A Perspective. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *92*(3), 423-458.
- Machado, A., & Silva, F. J. (2007). Toward a richer view of the scientific method: The role of conceptual analysis. *The American Psychologist*, *62*, 671-681.
- Shull, R. L. (2005). The sensitivity of response rate to the rate of variable-interval reinforcement for pigeons and rats: A review. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *84*, 99-110.
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. (1999). Time and memory: Towards a pacemaker-free theory of interval timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *71*, 215-251.

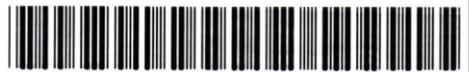
El libro *Tendencias en el estudio contemporáneo de la estimación temporal* fue editado por la Facultad de Psicología de la UNAM y se terminó de imprimir el 27 de agosto de 2012 en Editores Buena Onda, S.A. de C.V. Suiza No. 14, Col. Portales Oriente, México, D.F.

Su composición se hizo en tipos *UnBatang* de 30 pts. B; *Baskerville Win95BT* de 18 pts. N; 14 pts. I; 13 pts. N, B e I; 12 pts. N, I, B y BI; 11 pts. N, I, B y BI; 10 pts. N; y 9 pts. N.

La edición consta de 250 ejemplares y se hizo en papel bond de 44 kg, con impresión offset y encuadernación rústica.

La responsable de la edición fue la Psic. Ma. Elena Gómez Rosales.

978-607-02-3428-6



9786070234286