

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS**

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AMBIENTALES

CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO

**POSGRADO EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO
Opción Análisis de la Conducta**

**MEMORIA Y ORIENTACIÓN ESPACIAL EN HÁMSTERES DORADOS
(*MESOCRICETUS AURATUS*)**

**TESIS PROFESIONAL
que para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO**

**PRESENTA:
FELIPE CABRERA GONZÁLEZ**

Director: Dr. François Tonneau

**Comité de Titulación
Dr. Carlos F. Aparicio Naranjo
Dr. José E. Burgos Triano**

Guadalajara, Jalisco. Marzo del 2005

Agradecimientos

Al CONACyT por el apoyo que recibí con la beca número 124688.

Al Dr. François Tonneau que me apoyó en la idea de este proyecto y fue timonel durante su realización.

A los miembros de mi comité de tesis que me guiaron en este proyecto: Dr. Carlos Aparicio que me mostró el arduo trabajo de laboratorio hace ya algunos años y me ayudó a zarpar en estos mares, y al Dr. José Burgos con interesantes y formativas disquisiciones que me han inspirado y guiado en esta navegación. Además gracias por su sincera amistad.

Dr. Emilio Ribes, gracias por el apoyo sincero y por invitarme a ser parte del CEIC. Dr. Héctor Martínez, por tu paciencia, humor y consejos de gran aprecio. Dr. Julio Varela, *magister et amicus*, que comparte conmigo su afición filológica. A todos ellos, maestros y amigos que me enseñaron a identificar y desterrar el 'flogisto' de la psicología.

Agradezco a los compañeros de la travesía: Gerardo, Carmen, Tony, Carlos T., Carlos M., Oscar, Nora, Toño, Alfred y Everardo.

A Doña Lucha, gracias por el apoyo sincero.

A Américo, descubridor de tierras lejanas y grandes amistades.

A Norma, Pepe y Carlos Varela que me tanto apoyaron en las búsquedas bibliográficas. A todos los que pertenecen al postgrado de Ciencias del Comportamiento.

Rosa, Julia, Gustavo y Jorge, gracias por su apoyo desde hace ya algunos años.

Dedico esta tesis...

... a Carmen; canto y faro brillante...
...y a aquel pequeño milagro que apenas verá su luz.

A mi madre, Luz, que me enseñó las primeras letras y virtudes
haciendo honor a su nombre,
y a mi padre, Alfonso, que me enseñó a trabajar con honradez y a
ser constante a pesar de la adversidad;
ambos incomparables padres de quienes he recibido todo.

A mis hermanos José Luis, Agustín, Juan Manuel y David, por todas
las historias y aventuras compartidas.

A Ricardo, héroe de esta vida.

A Jesús González, a quien nunca conocí pero siempre admiré.

ἔστι μὲν οὖν ἡ μνήμη οὔτε αἴσθησις οὔτε ὑπόληψις,
ἀλλὰ τούτων τινὸς ἕξις ἢ πάθος, ὅταν γένηται χρόνος.
τοῦ δὲ νῦν ἐν τῷ νῦν οὐκ ἔστι μνήμη, καθάπερ εἴρηται
[καὶ πρότερον], ἀλλὰ τοῦ μὲν παρόντος αἴσθησις, τοῦ δὲ
μέλλοντος ἐλπίς, τοῦ δὲ γενομένου μνήμη· διὸ μετὰ χρόνου
πᾶσα μνήμη. ὥσθ' ὅσα χρόνου αἰσθάνεται, ταῦτα
μόνα τῶν ζώων μνημονεύει, καὶ τούτῳ ᾧ αἰσθάνεται.

Aristóteles. *De memoria et reminiscencia* 449^b 25

El flujo de la experiencia no consiste de un presente instantáneo y de un pasado lineal que se aleja en la distancia; el presente no es un filo de navaja que divide el pasado del futuro. Quizás el presente tiene cierta duración. Si es así, puede ser posible descubrir cuándo termina el percibir y cuándo empieza el recordar. Pero esto no es posible... el hecho es que no hay una línea dividiendo el presente del pasado, el percibir con el recordar. Una percepción de hecho no tiene final. El percibir continúa.

James J. Gibson (1982, p. 253)

MEMORIA Y ORIENTACIÓN ESPACIAL EN HÁMSTERES DORADOS

(*MESOCRICETUS AURATUS*)

RESUMEN

La presente tesis tuvo por objetivo explorar experimentalmente algunos aspectos de la memoria y orientación espacial en hámsteres. Para ello se diseñaron seis experimentos. En todos ellos se utilizó una plataforma que podía contener hasta 81 tubos con alimento. En el Experimento 1 se evaluó la eficiencia en la obtención del alimento, la trayectoria y el tipo de transición entre cada estación en una situación con 25 metas, manipulando la distancia entre ellas y el tamaño del encierro. El Experimento 2 examinó el papel de la memoria espacial con mayor precisión; el número de estaciones se redujo a cinco y se manipuló la demora entre cada elección. Esta manipulación condujo a evaluar la predominancia de patrones de agrupamiento o de alternación. En el Experimento 3 se colocaron seis estaciones, formando dos conjuntos de tres estaciones cada uno, y se evaluó la distribución de las elecciones. En los experimentos 4, 5 y 6 se utilizó una preparación experimental similar a los laberintos radiales, salvo que no hubo corredores. En dichos experimentos se evaluó la memoria espacial a corto (experimentos 4 y 6) y a largo plazo (Experimento 5). En general, los resultados mostraron que los hámsteres obtuvieron el alimento con un número de visitas mucho menor a lo predicho por el azar, exhibiendo una alta eficiencia en la obtención del alimento. Se discute este tipo de memoria en términos de secuencias molares de estimulación con las que el organismo interactuó durante su recorrido por el espacio experimental.

ÍNDICE

Introducción	1
Orientación en el espacio y mecanismos de la conducta de búsqueda de alimento ...	4
Sesgos espaciales	5
Alternación espontánea.....	5
Segmentación y agrupamiento.....	8
Perspectivas teóricas acerca de los mecanismos involucrados en la orientación espacial	10
Descripciones cognoscitivas de la orientación espacial.....	11
Mecanismos neuronales en la orientación espacial.....	13
Mecanismos asociativos	14
Memoria espacial.....	17
Descripciones conductuales.....	21
Procedimientos en la investigación de orientación espacial	23
El uso de hámsteres como sujetos experimentales en psicología	25
Propuesta experimental	27
Experimento 1	28
<i>Método</i>	28
Sujetos.....	28
Aparatos.....	28
Procedimiento.....	31
<i>Resultados</i>	32
<i>Discusión</i>	40
Experimento 2	44
<i>Método</i>	44
Sujetos.....	44
Aparatos.....	44
Procedimiento.....	45
<i>Resultados</i>	47
<i>Discusión</i>	51
Experimento 3	55
<i>Método</i>	55
Sujetos.....	55
Aparatos.....	56
Procedimiento.....	57
<i>Resultados</i>	58
<i>Discusión</i>	59
Experimento 4	63
<i>Método</i>	64
Sujetos.....	64

Aparatos.....	64
Procedimiento.....	65
<i>Resultados</i>	66
<i>Discusión</i>	75
Experimento 5	80
<i>Método</i>	80
Sujetos.....	80
Aparatos.....	80
Procedimiento.....	80
<i>Resultados</i>	81
<i>Discusión</i>	83
Experimento 6	85
<i>Método</i>	85
Sujetos.....	85
Aparatos.....	85
Procedimiento.....	85
<i>Resultados</i>	86
<i>Discusión</i>	92
Discusión General y conclusiones	96
Referencias	105

La experimentación animal en psicología ha sido presentada como una necesidad de la propia disciplina (Maier y Schneirla, 1964). A pesar de que la conducta de los organismos en situaciones naturales difiere de aquella en situaciones de laboratorio, y más aún, a pesar de las diferencias entre especies, la observación sistematizada y controlada de ciertas conductas animales pueden proveer evidencia empírica acerca de principios conductuales en la psicología. Esta perspectiva ha permitido un acercamiento de los estudios de laboratorio con aquellos principalmente etológicos (Brain, 1989), propiciando una descripción más completa del comportamiento de varios organismos.

Por ejemplo, los estudios sobre la conducta de búsqueda y obtención de alimento han conformado un vínculo entre el análisis experimental de la conducta y los desarrollos teóricos y empíricos en biología, particularmente en ecología conductual (Fantino, 1991; Kamil y Roitblat, 1985; Mason y Lott, 1976; Pietrewicz y Richards, 1985; Snowdon, 1983). Este vínculo se ha generado en gran medida por la relevancia que tiene en el éxito reproductivo la habilidad de los organismos para aprovechar diferentes fuentes alimenticias (Beardsley, 1988; Morse y Fritz, 1987; Nur, 1987; Pierotti y Annet, 1987), y por el énfasis que la metodología operante ha puesto en el uso de alimento como reforzador (Collier, Hirsch y Kanarek, 1977; Fantino, 1985; Fantino, Abarca e Ito, 1987). Estos estudios han permitido una comunicación más estrecha entre los aspectos meramente etológicos de la conducta y el proyecto de procurar validez ecológica a los estudios en psicología comparada (Maier y Schneirla, 1964; Roe y Simpson, 1958; Thorpe, 1963).

Desde una perspectiva ecológica conductual (Johnston y Pietrewicz, 1985; Timberlake, 1999), se asume que los procesos involucrados en los procedimientos operantes y respondientes son los mismos que aquellos involucrados en los estudios ecológicos de obtención de alimento (Mellgren y Brown, 1987; Shettleworth, 1987;

Timberlake, 1993; Timberlake y White, 1990). Desde esta perspectiva, el análisis experimental de la conducta debería explicar cómo los organismos aprenden a comportarse en la manera en la que de hecho lo hacen (Johnston, 1985; Shettleworth, 1989).

Este vínculo ha resultado heurístico, siendo abundantes los fenómenos ecológicos estudiados bajo un paradigma operante, como la elección de diferentes densidades de alimento (Dow y Lea, 1987; Shettleworth y Plowright, 1992; Timberlake, Gawley y Lucas, 1987), la detección y selección de la presa (Bond y Kamil, 1999; Reid y Shettleworth, 1992; Snyderman, 1987), reacción a la demora (Fantino, 1987; Fantino, Abarca y Dunn, 1987; Hanson, 1987; Williams y Fantino, 1994), agotamiento del alimento y tiempos de abandono de la fuente de energía (Baum, 1982, 1987; Cezilly, 1989; Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou e Iwasa, 1990; Kamil, 1989; Killeen, Smith, Hanson, 1981; Ydenberg, 1984) entre otros. Así, los procedimientos operantes, y en particular los programas de reforzamiento tradicionales (Ferster y Skinner, 1957), pueden constituir una herramienta de precisión para evaluar algunas predicciones de los modelos de optimación en la búsqueda de alimento.

Sin embargo, algunas críticas han enfatizado la restricción y artificialidad en las condiciones experimentales empleadas como “oportunidades inadecuadas para que los organismos muestren sus potencialidades conductuales” (Bronstein, 1989, p. 675), de manera que resultaría insostenible generalizar los hallazgos obtenidos en laboratorio operante a condiciones naturales (Revusky, 1985; Schwartz, 1974; Schwartz, Schuldenfrei y Lacey, 1978). Al respecto se han enfatizado las restricciones biológicas que condicionan en gran medida el desarrollo del aprendizaje (Hinde y Stevenson-Hinde, 1973; Seligman y Hager, 1972).

Una de las principales restricciones que caracterizan al procedimiento operante, y que está en estrecho vínculo con el diseño del aparato experimental (Ferster, 1953; Gilbert, 1958; Skinner, 1959; Timberlake, 1999), es que la conducta se describe básicamente bajo parámetros temporales; es decir, la medición de la conducta se efectúa principalmente por eventos discretos (estímulos y respuestas) ocurridos por unidad de tiempo (Skinner, 1938), mientras que las dimensiones espaciales de la conducta quedan en gran medida ignoradas¹.

Una consecuencia de restringir la medición de la conducta en términos de tasa de respuesta, fue que en el análisis de la conducta de búsqueda de alimento se enfatizaron los patrones de obtención de alimento correspondientes a una misma fuente de energía (equivalentes al patrón de respuestas en un programa de reforzamiento), quedando en un segundo plano el estudio de los patrones de búsqueda de alimento *entre* múltiples zonas (*patches*)² (Baum, 1987; Mellgren y Brown, 1987), estudio que enfatizaría los patrones de desplazamiento del organismo y su organización espacial.

Algunos autores (Pear y Rector, 1979; Schwartz y Williams, 1972) destacaron también la influencia que tienen los cambios topográficos de la conducta en los cambios de tasa de respuesta, lo que llevó a la observación y registro de las conductas que ocurrían en los mismos procedimientos operantes sin restringirse a la medición de respuestas puntuales, subrayándose la distribución espacial de la conducta (Gallo, Elkhessaimi, Desportes y Duchatelle, 1991; Pear y Eldridge, 1984; Pear, Rector y Legris, 1982; Pear, Silva y Kincaid, 1989). Sin embargo, para estudiar la dimensión espacial de la conducta se requiere

¹ A pesar de que Gilbert (1958) describió también aspectos espaciales como dimensiones fundamentales de la conducta operante, estos aspectos tuvieron menor relevancia en los procedimientos desarrollados por Skinner.

² En programas concurrentes (Ferster y Skinner, 1957; Herrnstein, 1961) se asume un desplazamiento entre las alternativas de respuesta, pero la medición principal se hace en términos de frecuencias relativas de respuestas y reforzadores (Herrnstein, 1970) en cada zona. Además, con algunas excepciones (Aparicio y Cabrera, 2001; Elsmore y McBride, 1994), el número de zonas empleadas es de dos o tres.

de ambientes diferentes a la caja de condicionamiento operante, y con ello el manejo de variables no abordadas directamente por el análisis experimental de la conducta (Ribes-Iñesta y Torres, 2000); esta necesidad explica el resurgimiento del laberinto como aparato experimental (Olton, 1979, 1982, 1985a y b), y el uso de observaciones realizadas en espacios abiertos (Biegler y Morris, 1996a; Gapenne y Lannou, 1988; Mellgren, 1982; Mellgren y Brown, 1987; Mellgren y Ropper, 1986; Olton, Walker, Gage y Johnson, 1977; Spetch y Edwards, 1986).

ORIENTACIÓN EN EL ESPACIO Y MECANISMOS DE LA CONDUCTA DE BÚSQUEDA DE ALIMENTO

La orientación de los organismos en el espacio resulta de vital importancia por muchas razones, entre ellas la posibilidad de llegar a distintos lugares en donde encontrar alimento (Eibl-Eibesfeldt, 1979; Menzel, 1978; Olton y Samuelson, 1976), regresar al nido (Tinbergen, 1932/1975, 1935/1975; Wehner y Srinivasan, 1981), recuperar el alimento almacenado (Covich, 1987; Tinbergen y Kruyt, 1938/1975), evitar predadores (Covich, 1987), etc. A pesar de la gran variabilidad que puede existir en este tipo de conductas, un punto de partida para un análisis espacial de la conducta es que no todos los lugares de un espacio son homogéneos en términos de distribución de probabilidad de la conducta en dichos lugares. Algunos lugares tendrán mayor preferencia sobre otros y la manera de llegar a ellos también puede mostrar variación.

Al respecto, se ha observado que muchos organismos muestran patrones de desplazamiento muy estables, además de cierta preferencia por dirigirse a determinados lugares mientras obtienen o almacenan alimento (Covich, 1987). En algunos casos se han observado ciertos patrones de desplazamiento en laberinto (alternación espontánea, segmentación de lugares, etc.), como producto de una adaptación filogenética a ciertas

condiciones medioambientales y ciertos estados del organismo (Petrinovich y Bolles, 1954); la preferencia por algunos tipos de alimento (Galef, 1985, 2001) y la trayectoria para llegar a ellos (Barnett, 1963) son facilitadas ontogenéticamente por la interacción con otros miembros de la especie.

SESGOS ESPACIALES

La experimentación en laboratorio ha encontrado ciertas regularidades en el desplazamiento de los organismos. Dos hallazgos centrales en la descripción de la conducta espacial son la alternación espontánea y el fenómeno de segmentación (*chunking*). Ambos tópicos se consideran centrales dado que el primero de ellos involucra la variabilidad de la conducta espacial y determina sesgos por elegir diferentes lugares en cada oportunidad. Por otro lado, la segmentación favorece una organización jerárquica de conjuntos de elementos, por lo que el organismo tenderá a dirigirse a ciertos lugares en términos de proximidad y otras variables espaciales.

Alternación espontánea.

La alternación espontánea representó un fenómeno importante en la psicología; fortaleció el vínculo entre la elección espacial y la conducta de búsqueda de alimento, y enfatizó la relevancia biológica de ciertos fenómenos conductuales (Petrinovich y Bolles, 1954).

El término de *alternación espontánea* describe un fenómeno conductual en el que “ocurren al menos dos categorías de respuesta mutuamente excluyentes en por lo menos dos periodos sucesivos de tiempo” (Dember y Fowler, 1958, p. 412). La situación típica en que se observa este fenómeno es el laberinto en T; los periodos sucesivos de tiempo corresponden a dos ensayos sucesivos y las categorías de respuesta empleadas son el girar a

la derecha y el girar a la izquierda. De este modo, cuando en un laberinto en T un animal gira hacia la izquierda en su primer ensayo, la alternación espontánea supone que el girar a la derecha tendrá una mayor probabilidad que el girar a la izquierda en el próximo ensayo (Holman, 1966; Walker, Dember, Earl, Fliege y Karoly, 1955). Si en la situación existieran tres categorías de conducta, la alternación consistiría en la no repetición de la misma categoría en ensayos sucesivos (Dember y Fowler, 1958).

Este fenómeno fue observado inicialmente por Tolman (1925) que lo describió como una tendencia a la variación de las respuestas: “[A]unque algunos animales desarrollaron una preferencia consistente por un brazo sobre el otro, esta preferencia ocurrió en momentos relativamente tardíos; otros animales no desarrollaron esta preferencia, sino que hubo una pronunciada tendencia a una alternación continua y regular izquierda, derecha, izquierda, derecha, etc. Los porcentajes de alternaciones inmediatas de izquierda a derecha y de derecha a izquierda fueron mucho mayores que lo predicho por el azar” (p. 42-43).

Las principales explicaciones de la alternación espontánea son tres (para una revisión ver Dember y Fowler, 1958). La primera explicación la propuso el mismo Tolman (1925), al sugerir que la alternación se debía a un *impulso inicial de exploración* del animal³. Otros autores (Berlyne, 1955, 1960; Montgomery 1951, 1953) han respaldado esta explicación⁴ según la cual, el animal “tiende a evitar el lugar más recientemente visitado porque la conducta de exploración que evoca dicho lugar tiene una fuerza más débil que aquella ofrecida por el lugar que no ha sido visitado” (Montgomery, 1951, p. 582); desde

³ Tolman (1925) supuso que este impulso inicial de exploración no ocurre espontáneamente, pero reconoció que los determinantes causales de este impulso eran inciertos.

⁴ En este tenor algunos autores (MacCorquodale y Meehl, 1951; Timberlake y White, 1990) han demostrado una tendencia a la alternación aún cuando no hay alimento al final de los brazos del laberinto.

esta perspectiva, la alternación es “un caso especial de conducta de exploración” (p. 582). No obstante, Berlyne (1960) alerta que la alternación no necesariamente es sólo una función de la exploración, dado que la locomoción dentro del laberinto es también un medio para obtener algún reforzador extrínseco (alimento) al final de cada brazo. Esta aseveración está vinculada con la distinción que hace Tolman (1925) entre ‘búsqueda de meta’ (*goal seeking*) o propósito, e ‘impulso inicial de exploración’. El primero de ellos se refiere al hecho de que el animal tiende a persistir en la tarea hasta que alcanza la meta (i.e. obtener el alimento); el segundo se refiere a la tendencia a dirigirse a lugares novedosos, independientemente de si lo conducen a obtener alimento o no.

Otra explicación aduce al principio de *inhibición reactiva* (I_R) propuesto por Hull (1943), el cual enfatiza que lo que se alterna es la *respuesta* ejecutada en el punto de elección (Riley y Shapiro, 1952; Solomon, 1948). Esta explicación arguye que el organismo al haber girado y haberse dirigido a una alternativa, genera inhibición a repetir esta misma respuesta en un segundo momento, por lo que es preferida la alternativa no visitada.

La tercera explicación postula el principio de *saciedad del estímulo* propuesto por Glanzer (1953), según el cual lo que alterna el animal no es su respuesta sino el *lugar* a donde se dirige, independientemente de la respuesta. Según esta explicación, el organismo evita el brazo recién elegido dado que está saciado de la estimulación proporcionada por este. La diferencia principal entre la hipótesis de la saciedad de estímulo y la hipótesis del impulso de exploración de Tolman (1925) radica en que, según Glanzer (1953), la hipótesis

de exploración explica el fenómeno de la alternación, mientras que la hipótesis de la saciedad del estímulo explica tanto la alternación como la exploración.

En general, los datos apoyan la proposición de que lo que alterna el organismo no son las respuestas sino los lugares (Estes y Schoeffler, 1955; Galanter, 1964; Galanter y Shaw, 1954; Waddell, Gans, Kempner y Williams, 1955; Walker, Dember, Earl, y Karoly, 1955; Walker, Dember, Earl, Fawl y Karoly, 1955). Este resultado favorece más la teoría de Glanzer (1953) de la saciedad del estímulo que la teoría de Hull (1943) sobre inhibición reactiva (sin embargo véase Riley y Shapiro, 1952 y Walker, Dember, Earl, Fliege y Karoly, 1955).

En desarrollos recientes, el fenómeno de la alternación espontánea se ha vinculado con la estrategia de cambiar-ganar; es decir, una vez que el sujeto obtiene alimento en una meta, la única manera de seguir obteniendo alimento es cambiar a otro brazo que aún no ha visitado. Si esta estrategia ocurre en cada ensayo, el organismo recorrerá el laberinto de una manera exhaustiva y eficiente (Buhot y Poucet, 1987; Olton, 1979, 1982).

Segmentación y agrupamiento

Diversos estudios sobre el aprendizaje en humanos han mostrado que al presentar una serie extensa de elementos (v.gr.: letras o números), los sujetos tendían a reagrupar dichos elementos en unidades menores, logrando con ello un aprendizaje más eficiente de la tarea (Greeno y Simon, 1974; Simon, 1972; Tulving, 1962; Wickelgren, 1979). A este fenómeno se le llamó segmentación (*chunking*; Miller, 1956).

El argumento que se formuló para explicar la ejecución en este tipo de tareas fue que, al reagrupar e integrar las unidades de información en grupos pequeños, se hace posible incrementar el contenido de información en la memoria de trabajo, facilitándose así el procesamiento de mayor cantidad de información (Miller, 1956; Wickelgren, 1979); en

otras palabras, se realiza una organización jerárquica en la que unidades de mayor jerarquía engloban a otras unidades de menor tamaño.

Los primeros trabajos sobre segmentación refirieron tal fenómeno sólo a sujetos humanos dado que, en estudios sobre memoria, se proporcionaba una lista de sílabas y se pedía a los sujetos que la aprendieran. Esta investigación se amplió a sujetos no humanos en el ámbito del aprendizaje serial (D'Amato y Colombo, 1988, 1989; Hulse y O'Leary, 1982; Shimp, 1979; Terrace, 1987, 1991; Terrace y Chen, 1991a y b), en donde el reforzamiento se otorga sólo cuando el animal emite una serie de respuestas en un determinado orden.

En tareas de aprendizaje serial, el ordenamiento de la conducta constituye en sí un segmento o unidad de comportamiento (Capaldi, 1992). La integración y formación de dicha unidad de respuestas se logra por el encadenamiento sucesivo (Skinner, 1938) o simultáneo (Slamecka, 1964; Terrace, 1983) de eventos, sean adyacentes entre sí, o separados por un intervalo temporal (Capaldi, 1985; Capaldi, Miller, Alptekin y Barry, 1990; Slamecka, 1964). El análisis en términos de cadenas sucesivas de conductas (Skinner, 1938) supone que una cadena $A \rightarrow B \rightarrow C$ se forma dado que el evento A es estímulo discriminativo del evento que le sigue: el evento B; este a su vez sirve de estímulo discriminativo para el evento C, formándose así la cadena de conductas $A \rightarrow B \rightarrow C$. La hipótesis del encadenamiento simultáneo (Terrace, 1983; Slamecka, 1964) supone que un evento (sea estímulo o respuesta) no sólo es un estímulo discriminativo para la ejecución de la siguiente respuesta (asociación adyacente), sino que puede ser señal de un evento posterior; por ejemplo, en una secuencia de eventos $A \rightarrow B \rightarrow C$, el evento A no sólo señala la presencia de B sino la presencia de C. Esta característica del encadenamiento simultáneo

se podría lograr por asociaciones remotas (Capaldi, 1985, 1992; Wasserman, Deich y Cox, 1983).

La formación de una sucesión de respuestas ha permitido un análisis en términos jerárquicos (Capaldi, 1966; Platt y Day, 1979) y extender a otras especies la formación de segmentos complejos que tradicionalmente sólo eran atribuidas a los humanos (ver Capaldi, 1992; Wasserman et al, 1983). La segmentación basada en una organización espacial de la conducta resulta de particular interés para la presente tesis. La segmentación, aunque puede surgir de la misma ejecución de los sujetos (Tulving, 1962), puede también ser facilitada por la disposición espacial o diferenciación de estímulos en ciertos lugares, lográndose una segmentación de rutas de acceso a alguna meta (Cornell y Heth, 2000). La ejecución en un laberinto radial, por ejemplo, puede verse como un aprendizaje serial en donde cada brazo constituye un elemento de toda una serie (Olton y Samuelson, 1976). De esta manera, ciertos hitos y señales fuera o dentro del laberinto (Capaldi, Nawrocki, Miller y Verry, 1986; Cohen, Mallet y O'Malley, 1993; Cohen, Burkhart, Jones e Innis, 1990; Fountain, Henne y Hulse, 1984), el acceso a cierto tipo de alimento en determinados lugares (Dallal y Meck, 1990) y la ubicación de las diferentes metas (Schenk, Contant y Grobety, 1990) pueden funcionar como eventos que propician la formación de segmentos de conducta.

PERSPECTIVAS TEÓRICAS ACERCA DE LOS MECANISMOS

INVOLUCRADOS EN LA ORIENTACIÓN ESPACIAL

Una teoría adecuada de la orientación espacial tendría que poder predecir conductas tales como girar y entrar a ciertos brazos de un laberinto, o conductas tales como 'acercarse a', 'alejarse de' y 'permanecer en' en espacios abiertos (Hull, 1952). Sin embargo, la tarea de dilucidar los factores involucrados en la organización espacial de la conducta no es fácil, y diferentes perspectivas teóricas se han enfrentado al respecto. Aunque esta tesis asume

una postura conductual, podemos examinar los principales argumentos involucrados en la discusión, que aluden a postulados mentales-representacionales, mecanismos neuronales, principios asociativos y principios de memoria.

Descripciones cognoscitivas de la orientación espacial

En el ámbito de la orientación espacial dominan los principios cognoscitivos: teorías representacionales de memoria espacial, mapas cognoscitivos, teorías computacionales (Gallistel, 1980, 1990), y mecanismos neuronales (Olton, 1979). Según Skinner (1966), el hecho de que los estudios llevados a cabo en laberintos y corredores puedan ser descritos en términos de “propósito, expectativa o intención” (p.13), favorece análisis de tipo cognoscitivo; es decir, se describe al comportamiento del organismo en el laberinto o en un área abierta como guiado o dirigido por la expectativa que tiene de la meta.

De hecho, desde que Tolman (1948) acuñó la metáfora de ‘mapa cognoscitivo’, este término se utilizó principalmente para hacer referencia a una representación mental en el estudio de la conducta en el espacio. El mapa cognoscitivo es entendido como una representación mental de un mapa construido dentro del sistema nervioso, posiblemente con sede principal en el hipocampo (O’Keefe y Nadel, 1984, citado en Bennett, 1996), que guarda una alta correspondencia con las superficies del ambiente y cuya función principal consiste en guiar los movimientos y el desplazamiento del organismo (Gallistel, 1990; Kitchin y Friendschuh, 2000; Mecklenbräuker, Wippich, Wagener y Saathoff, 1991; Poucet, 1993; Thinus-Blanc, 1987).

En los estudios de ecología conductual, el término ‘mapa cognoscitivo’ ha sido útil en tanto que los modelos de optimación en búsqueda de alimento suponen un conocimiento vasto del ambiente por el organismo (Stephens y Krebs, 1986). Este conocimiento permite al organismo, al momento de elegir entre diversas fuentes de alimento, determinar con

cierta precisión las rutas, la distancia y los tiempos de traslado para elegir la meta de mayor valor y menor costo⁵ (Gärling y Golledge, 2000), así como la posibilidad de tomar atajos para llegar a una meta recorriendo menor distancia (Chapuis, 1987; Gallistel y Cramer, 1996; Menzel, 1978; Tolman, Ritchie y Kalish, 1946/1965).

Un cuestionamiento fundamental en los estudios sobre mapas cognoscitivos concierne a la génesis de dichos mapas. Para esto debe esclarecerse cuál es el contenido de los mapas. Según teóricos cognoscitivos, la unidad básica de los mapas se constituye por las *representaciones de lugar*; estas representaciones son productos abstractos que se generan por la percepción de *vistas locales* que el organismo va teniendo del ambiente. Como efecto del movimiento que naturalmente tiene el organismo, este percibe una serie de vistas locales que, una vez almacenadas, se interrelacionan entre sí y se integran formando una representación de lugar (Poucet, 1993). La exploración de lugares nuevos constituye entonces el principal medio para construir un mapa cognoscitivo (Poucet, Chapuis, Durup y Thinus-Blanc, 1986; Thinus-Blanc, 1987). Inicialmente, al explorar un terreno, el organismo construye estas *representaciones de lugar* desde una posición egocéntrica (la percepción de la dirección y distancia de ciertos aspectos del lugar en relación a sí mismo); pero al mismo tiempo que ocurre la exploración, el organismo realiza una integración de los ángulos correspondientes a su desplazamiento (*reconocimiento deducido* o *integración angular*) logrando también una representación geocéntrica (Gallistel, 1990; Gallistel y Cramer, 1996; Klatzky, 1998).

⁵ Estos aspectos incluyen a organismos no humanos y humanos. En el caso de humanos, la formación de los mapas puede ser evaluada utilizando instrucciones y descripciones verbales (Taylor, 2000; Tversky, 2000; Tversky y Lee, 1998) y por medio de simulación de espacios virtuales (ver Nadel, Thomas, Laurance, Skelton, Tal y Jacobs, 1998).

Como puede verse, la metáfora de mapa cognoscitivo se sostiene en que funcionalmente dicha representación mental es equivalente a un mapa cartográfico que indica el camino e informa de la ubicación de distintos lugares. Esta representación del mapa funciona por tanto como imagen espacial (Gärling y Golledge, 2000) o 'imagen de memoria' (ver más abajo). El concepto de mapa cognoscitivo sirve de término intermediario para dilucidar mecanismos neuronales internos (Kitchin y Freundschuh, 2000; ver revisión teórica de MacCorquodale y Meehl, 1948/1953 y Zuriff, 1985), y como tal ha recibido atención por parte de las neurociencias.

Mecanismos neuronales en la orientación espacial

Numerosos autores han considerado que el principal asiento cerebral de la memoria espacial es el hipocampo (Bingman, Hough, Kahn y Siegel, 2003; Epstein, DeYoe, Press, Rosen y Kanwisher, 2001; Jacobs, 2003); a esta región cerebral se le atribuye la implementación del mapa cognoscitivo (O'Keffe y Nadel, 1984, citado en Bennett, 1996; Olton, Wible, y Markowska, 1991; Poucet, 1992). Concretamente, algunos estudios que han requerido al organismo resolver una tarea de navegación u orientación espacial (Bingman et al, 2003; Sherry y Healy, 1998) han encontrado mayor actividad en ciertas células del hipocampo denominadas 'células de lugar' (*hippocampal place cells*) y 'células de dirección' (*head direction cells*)⁶ (Shapiro, 2001).

Estos datos, además, han sido respaldados por estudios neurológicos de potenciación a largo plazo en el hipocampo (Abraham, Bilkey y Kairiss, 1991; Moser, Krobert, Moser y Morris, 1998; para una revisión ver Baudry y Davis, 1991) y por algunos

⁶ La función de la orientación espacial no se centra exclusivamente en el hipocampo; se han destacado otras regiones cerebrales (ver Colby y Olson, 1999; Inoue, Mikami, Ando y Tsukada, 2004) que también son necesarias en el aprendizaje y la orientación espacial.

modelos conexionistas (McNaughton y Smolensky, 1991) que simulan fenómenos de memoria y orientación espacial como aprendizaje de lugares, búsqueda y encuentro de metas (Burgess, Donet y O'Keefe, 1998; Kuipers, Tecuci, Stankiewics, 2003; Schmajuk, 1997; Zipser, 1986).

Mecanismos asociativos

A pesar de que la argumentación cognoscitiva sea ampliamente aceptada, la postulación del mapa cognoscitivo como el principal agente en la orientación espacial presenta problemas tanto conceptuales como empíricos (Bennett, 1996; Brown, 1992; Gibson, 2001; Olthof, Sutton, Slumskie, D'Addetta y Roberts, 1999), por lo que algunos investigadores han tratado de evitar el término 'mapa cognoscitivo', planteándose en su lugar mecanismos alternativos respecto a la orientación espacial.

Según algunos autores (Bennett, 1996; Diaz-Chamizo, 2002; Mackintosh, 2002), explicaciones más parsimoniosas respecto a la conducta espacial de los organismos pueden encontrarse en los modelos asociativos del aprendizaje (Dickinson, 1980; Mackintosh, 1983). Especificar las fuerzas asociativas y las interacciones entre eventos con el reforzador (Dickinson y Mackintosh, 1978) serían suficientes para explicar la conducta en el espacio.

Aunque la postulación de un mapa cognoscitivo no es necesariamente incompatible con la teoría asociacionista, sí lo es por lo menos con la versión fuertemente defendida por O'Keefe y Nadel (1984, citado en Bennett, 1996). Según estos autores, el organismo tiene un panorama mental de la estructura total del ambiente (Menzel, 1978); por consiguiente, consideran que la formación de mapas cognoscitivos para la orientación en el espacio es un proceso radicalmente distinto a cualquier postulado del aprendizaje asociativo (ver Biegler y Morris, 1996b). Por su parte, la experimentación asociacionista está vinculada a demostrar lo contrario (Chamizo, 2003; Mackintosh, 2002). Parte de la evidencia empírica

a favor de la postura asociacionista es que ciertos fenómenos del condicionamiento clásico, inicialmente descritos bajo relaciones temporales entre estímulos, se pudieron demostrar bajo parámetros de espacio (Kupalov, 1969), en donde la contigüidad temporal es traducida como proximidad espacial entre ciertas señales y la comida (Biegler y Morris, 1996a).

La experimentación creciente en este campo permitió comprobar predicciones del condicionamiento clásico en situaciones de aprendizaje espacial; por ejemplo, al proporcionar diferentes señales con distintos valores predictivos respecto a la ubicación del reforzador, aquella señal con mayor valor predictivo asignado adquiere una mayor fuerza asociativa (Rescorla, 1972; Rescorla y Wagner, 1972). Con este tipo de principio asociativo no se requiere postular la representación mental de un mapa cognoscitivo, sino solamente una serie de asociaciones entre eventos en el espacio (Mackintosh, 2002).

Fenómenos clásicos como el ensombrecimiento (Pavlov, 1927) y el bloqueo (Kamin, 1969; ver también Mackintosh, 1975) fueron reportados en el dominio espacial (Chamizo, Sterio y Mackintosh, 1985); por ejemplo, Spetch (1995) reportó el efecto de ensombrecimiento con humanos y pichones en un espacio bidimensional, mientras que Sánchez-Moreno, Rodrigo, Chamizo y Mackintosh (1999) encontraron ensombrecimiento en ratas en un laberinto de agua. Por otro lado, Rodrigo, Chamizo, McLaren y Mackintosh (1997) reportaron bloqueo en una situación de laberinto, manipulando las señales intra-laberinto y extra-laberinto con ratas como sujetos, y Cheng y Spetch (2001) encontraron bloqueo utilizando abejas de miel como sujetos. Varios estudios han obtenido resultados similares (Biegler y Morris, 1999; March, Chamizo y Mackintosh, 1992; Redhead, Roberts, Good y Pearce, 1997; Roberts y Pearce, 1999).

Otros hallazgos que subrayan principios asociativos en el aprendizaje espacial siguen de los procedimientos clásicos de preexposición de estímulos sin apareamiento con

el reforzador y sus efectos en el condicionamiento ulterior (Rescorla y Wagner, 1972). De este modo, fenómenos como el aprendizaje perceptual (Blair y Hall, 2003; Goldstone, 1998) y la inhibición latente (Dickinson, 1980; Mackintosh, 1983; McLaren y Mackintosh, 2000) han sido obtenidos en tareas de orientación espacial (Chamizo y Mackintosh, 1989; Prados, Chamizo y Mackintosh, 1999; Rodrigo, Chamizo, McLaren y Mackintosh, 1994; Trobalon, Sansa, Chamizo y Mackintosh, 1991).

Con este conjunto de evidencia se ha concluido que el aprendizaje espacial sigue los mismos principios que el aprendizaje asociativo; al aprender a orientarse, un organismo percibe hitos y señales ambientales que “compiten” entre sí, de la misma manera que una luz y un sonido pueden competir en los procedimientos de condicionamiento clásico (Rescorla, 1972). Bajo esta perspectiva no es necesario postular principios diferentes al hablar de aprendizaje de relaciones temporales y aprendizaje de relaciones espaciales. Al mismo tiempo se evita el concepto de mapa cognoscitivo como una explicación del aprendizaje espacial. Lo que aprende el animal no es una representación del lugar en dónde se encuentra el alimento, sino cómo puede llegar a él (Chamizo, 2003; Mackintosh, 2002).

También se ha encontrado evidencia en contra de los postulados asociativos. Por ejemplo, algunos experimentos han fallado en obtener ensombrecimiento y bloqueo en tareas de aprendizaje espacial (Hayward, McGregor, Good y Pearce, 2003; Pearce, Ward-Robinson, Good, Fussell y Aydin, 2001), por lo que se argumenta que no todos los mecanismos de aprendizaje espacial se deben al mismo mecanismo asociativo, tal y como suelen postularlo Chamizo (2003) y Mackintosh (2002). Ante la presencia de datos a favor y en contra de ambas partes, algunos autores han tomado versiones más moderadas del asociacionismo (Biegler y Morris, 1996a y b).

Una posición intermedia entre las representaciones de mapa y los postulados meramente asociativos involucra un aprendizaje de vectores (Cheng, 1989, 1994). En este modelo, el organismo utiliza información exclusivamente geométrica, como las relaciones entre el lugar blanco y la estructura del ambiente (Cheng, 1986; Cheng y Gallistel, 1984; Cheng y Sherry, 1992) o la posición relativa de los hitos ambientales (Benhamou y Poucet, 1996, 1998; Spetch, Cheng y MacDonald, 1996; Spetch, Cheng, MacDonald, Linkenhoker, Kelly y Doerkson, 1997). Lo que aprenden los animales en el dominio espacial son vectores que especifican la distancia y dirección entre hitos y su ubicación relativa al alimento. En este sentido, dada una situación con múltiples elementos (hitos ambientales, señales cercanas al alimento, etc.), cada elemento puede ser usado de manera independiente, para que al final se pueda computar una promediación entre ellos logrando una conducta adaptativa (Biegler, 2000; Cheng y Spetch, 1998).

Para que pueda efectuarse la integración vectorial se asume un proceso de memoria, por el cual la posición de las señales en un momento anterior pueden compararse en el momento actual, obteniendo así la distancia y dirección correcta. Sin embargo, la representación en memoria de ciertos eventos no es exclusiva del modelo de integración vectorial; las explicaciones asociacionistas (Dickinson, 1980) y las de mapa cognoscitivo (Thinus-Blanc, 1987; Thinus-Blanc e Ingle, 1985) también postulan una representación de eventos que posteriormente será evocada por otros estímulos.

Memoria espacial

En materia de orientación y búsqueda de alimento, explícita o implícitamente la mayoría de los estudios hacen referencia a una memoria espacial, generalmente descrita en términos de una representación mental de ciertos eventos pasados, sea en forma de mapa

cartográfico (O'Keefe y Nadel, citados en Bennett, 1996), de asociación entre eventos (Mackintosh, 2002) o de vectores (Cheng, 1995).

De manera general, el término *memoria* se refiere a la inclusión de un intervalo temporal entre la presentación de un evento y una respuesta ocasionada por dicho estímulo y claves contextuales (Marr, 1984). Ante cierta regularidad empírica obtenida en estas situaciones, las explicaciones propuestas en la psicología cognoscitiva especulan sobre lo que ocurre durante este intervalo.

La postulación de un mapa cognoscitivo, por ejemplo, corresponde a la descripción de una "imagen en memoria" como representación mental de un hecho sucedido en el pasado. De alguna manera, el organismo puede "consultar" esta imagen en memoria para resolver un problema de orientación (Gärling y Golledge, 2000). Al igual que una huella de memoria, esta "imagen" debe ser descrita de manera indirecta; el evento inicial, las señales de recuperación y la conducta resultante son los únicos eventos observables a partir de los cuales se infiere la existencia de la huella de memoria (Tulving y Watkins, 1975).

Sin embargo, el planteamiento de la memoria como una entidad inferida a través de estos eventos conlleva ciertos problemas teóricos (ver Malcolm, 1977). Entre ellos, dicha huella o imagen de memoria tiene la función de llenar el lapso temporal entre el estímulo inicial y la respuesta final; es decir, la huella de memoria se plantea como un "éter mental" (Marr, 1983, p. 16; Watkins, 1990) que media la relación entre dos eventos observables y que permite no postular una forma de causalidad a distancia.

Dentro del análisis experimental de la conducta, el concepto de memoria resulta particularmente controversial. Algunos autores (Shimp, 1976) proponen que debe incluirse en el estudio de la conducta, dado que acercaría los estudios típicos de memoria con los de los analistas conductuales, además de tener un alto valor heurístico. No obstante, el

conductismo radical disiente de utilizar el término precisamente porque, de utilizarse se podría impedir el desarrollo de la ciencia de la conducta (Branch, 1977; Marr, 1983, 1984). Esta fuerte oposición alude al status de la 'memoria' como una construcción hipotética, del tipo habitualmente rechazado en el análisis de la conducta⁷ (Skinner, 1950, 1969).

Consecuentemente, al no postularse en el análisis experimental de la conducta ningún 'éter mental' que medie la relación entre la estimulación inicial y la conducta posterior, se presenta el problema de la causalidad a distancia. Según Branch (1977), la memoria se puede plantear como la adquisición y el decaimiento del *control de estímulo* (Jans y Catania, 1980; Wixted, 1989). Es en este sentido que White (1985; McCarthy y White, 1987) formula operativamente el fenómeno de memoria: la discriminabilidad del estímulo en un tiempo t después de su presentación inicial. Por ejemplo, la ejecución de un sujeto mostrará una función exponencial negativa en la cual decrece esta discriminabilidad a lo largo del tiempo.

El problema fundamental de la aproximación descrita por los conductistas radicales es que asumen que un evento discreto puede ser efecto de otro evento discreto a pesar de la distancia temporal entre ellos. En este sentido, una secuencia de eventos discretos separados en tiempo sería el componente principal de un acontecimiento de memoria. Dada la poca plausibilidad de un modelo de memoria en términos de una acción a distancia o, por contraste, de una representación mental que medie entre la experiencia inicial y la ejecución final, se puede cambiar el nivel de análisis y considerar la memoria como la percepción de

⁷ La discusión de la memoria en términos de si es un evento o entidad inobservable, o si es meramente un evento conductual (Jans y Catania, 1980) parece tener su raíz en el positivismo lógico (ver Carnap, 1966). A ello se refirió el escrito de Skinner (1950) donde se rechazó cualquier forma de "explicación de un hecho observado que apela a eventos que tienen lugar en otro lugar, a otro nivel de observación, descrito en términos diferentes y medido en diferentes dimensiones" (p. 193).

estructuras secuenciales de estimulación (Wilcox y Katz, 1981), en donde la conducta actual no está en función de estímulos discretos, sino que es efecto de variables extendidas en tiempo (Tonneau, 2001). De esta manera se elimina la acción a distancia: el organismo interactúa con propiedades temporalmente extendidas del ambiente (Gibson, 1986), mismas que son contiguas a la conducta actual del sujeto y mantienen una relación directa entre el ambiente y la respuesta (Tonneau, 1990, 2001). Esta perspectiva supone que, aunque un estímulo sea un evento discreto (puede identificarse un inicio y un final), el organismo no interactúa con el estímulo en sí (nivel molecular), sino con la secuencia de estimulación que abarca desde la presentación y el retiro del estímulo hasta el momento de la respuesta (Gibson, 1960); en este sentido la conducta actual es parte de una secuencia molar de estimulación que se forma desde el momento de la experiencia inicial (Tonneau, 1990; Wilcox y Katz, 1981).

Supóngase que un evento E (estímulo) antecede al evento R (respuesta) por un lapso temporal t ; de acuerdo a un modelo de secuencia molar, R no está producido por el evento puntual E, sino por la secuencia molar formada a partir de E hasta el momento que ocurre R, incluyendo a t . Es decir, la respuesta R está causada por la secuencia total, definida completamente por sus componentes conductuales y ambientales, además del intervalo que los separa. La demora entre la causa y el efecto se elimina al redefinir molarmente las variables causales.

En estos términos, la memoria “no se refiere al resurgimiento de una representación mental” (Wilcox y Katz, 1981, p. 235), ni a una “secuencia de imágenes discretas acumuladas” en tiempo (Gibson, 1986, p. 254), sino que es solamente el nombre que se le asigna a la percepción de una estructura continua y secuencial del estímulo (Fetterman, Stubbs y MacEwen, 1992; Gibson, 1986; Wilcox y Katz, 1981).

Desde esta aproximación, la memoria en el ámbito de la orientación en el espacio se referirá a una sucesión de vistas o perspectivas del ambiente durante la locomoción del organismo. Gibson (1986), por ejemplo, apela al principio de *obstrucción reversible*, según el cual una superficie obstruida es aquella que está fuera de la vista del organismo por estar oculta detrás de otro objeto. El adjetivo de *reversible* enfatiza que el objeto puede descubrirse posteriormente al revertir los movimientos que lo ocultaron (de lo contrario sería un caso de *desaparición*). Durante la locomoción del organismo en su ambiente, “el ir de un lugar a otro involucra el ir descubriendo la vista de adelante y ocultando la vista que queda detrás” (p.198), conectándose serialmente las vistas durante su trayectoria. Lo que el organismo hace cuando se orienta en el espacio en búsqueda de alimento es detectar qué obstruye al alimento (meta), y qué vistas, al descubrirlas, le conducirán a la presa.

Enfatizar una estructura constante en donde “una vista conduce a otra en un conjunto de transiciones reversibles continuas” (Gibson, 1986, p. 198) durante la locomoción facilita una explicación directa de la memoria espacial (Tonneau, 1990), sin dejar intervalos vacíos entre la estimulación y la conducta, pero tampoco llenando este vacío con representaciones mentales.

Descripciones conductuales

A pesar de prevalecer las teorías cognoscitivas en materia de orientación en el espacio, algunos modelos teóricos han postulado principios de corte conductual. Hull (1957) postuló un sistema de conducta que definía valores de acercamiento y alejamiento de ciertos lugares para determinar la dirección que tomará el organismo. Este sistema estaba basado también en la encadenación de estímulos y respuestas que conformaban finalmente la ejecución en el espacio. Tolman (1932) por su parte, describió la orientación a

partir de signos-gestalt, irreducibles a cadenas de estímulos y respuestas y que señalaban qué direcciones tomar para obtener un beneficio.

Un intento reciente por tener una descripción conductual de la orientación en el espacio es el modelo de difusión espacial de Reid y Staddon (1998). Este modelo pretende explicar la conducta de orientación de los organismos en el espacio teniendo como base la discriminación y generalización de estímulos (Guttman y Kalish, 1956), particularmente los modelos dinámicos de generalización (Shepard, 1958; Staddon y Reid, 1990).

De acuerdo a Shepard (1958), la generalización de estímulo se debe a que la remoción de algún estímulo en determinado ambiente provoca, por un lado, un proceso de debilitamiento de la respuesta ante este estímulo, pero por otro lado, un proceso de propagación o difusión de un estímulo a otros. Reid y Staddon (1998; Staddon y Reid, 1990) al adoptar un modelo de difusión, asociaron a cada estímulo una fuerza de activación. En cada momento, la activación de cada unidad se promedia con la activación de sus unidades vecinas (con las cuales comparte mayor similitud), existiendo una activación máxima en el estímulo asociado con mayor reforzamiento, disminuyendo gradualmente conforme baja la semejanza entre los estímulos.

El modelo de difusión espacial de Reid y Staddon (1998) pretende ser un modelo inclusivo al explicar muchos de los resultados obtenidos en diversas situaciones experimentales y bajo diferentes modelos de memoria espacial: memoria espacial en laberintos radiales, búsqueda de alimento en laberintos y espacios abiertos con diversas metas, solución de problemas que requieren rodeos y atajos, etc. Sin embargo, por ser un modelo de difusión local (Reid y Reid, 2005), no explica la acción distal de señales y marcas ambientales demostrada en otros estudios (Biegler y Morris, 1996a y b; Cheng, 1992; Greene y Cook, 1997).

Procedimientos en la investigación de orientación espacial

El creciente interés en estudiar la orientación espacial ha llevado a la creación y adaptación de diversos aparatos que permiten estudiar tal o cual aspecto del fenómeno (ver Papini, Hermitte, Mustaca y Hout, 1989). Aunque muchas de las observaciones concernientes a la conducta espacial se han realizado en escenarios naturales, refiriendo a la migración de aves (Able, 1995; Helms y Drury, 1960), peces y otras especies (Gallistel, 1990), en el ámbito de la psicología experimental algunos procedimientos predominan.

El laberinto radial. Esta situación consta de una plataforma central circular, de la cual se proyectan n brazos. El procedimiento típico involucra ocho brazos; al final de cada uno se puede colocar de manera oculta una pieza de alimento. En cada ensayo, el organismo es colocado en la plataforma central; para elegir los diferentes brazos debe pasar por esta plataforma. Este procedimiento fue diseñado para evaluar la memoria referente a los lugares previamente visitados (Olton y Samuelson, 1976); por esta razón la variable dependiente principal es el número de brazos nuevos visitados en las primeras ocho visitas. La ejecución de los organismos en esta situación está vinculada con la alternación espontánea (ver arriba); según la descripción de Dember y Fowler (1958), cuando más de dos alternativas están disponibles, la alternación consiste en la no repetición de la elección en ensayos sucesivos. Numerosos estudios han utilizado variaciones de este procedimiento, con diferentes brazos disponibles, desde tres (Olton, Handelmann y Walker, 1979 citado en Olton, 1979) hasta 17 (Olton, Collison y Werz, 1977; Wilkie y Slobin, 1983), con variaciones en el tamaño del laberinto (Cole y Chappell-Stephenson, 2003; Lipp, Pleskacheva, Gossweiler, Ricceri, Smirnova, Garin, Perepiolkina, Voronkov, Kuptsov y Dell'Omo, 2001) y en el área de la plataforma central (Yoerg y Kamil, 1982). Se han utilizado diferentes especies como peces (Roitblat, Tham y Golub, 1982, citado en

Braithwaite, 1998), gerbos (Wilkie y Slobin, 1983), hámsteres (Jones, McGhee y Wilkie, 1990) y aves (Lipp et al, 2001).

Espacios abiertos y encierros. En cualquier laberinto, las trayectorias que sigue el organismo están restringidas a la forma y dirección de los brazos. Los procedimientos con espacios abiertos o encierros se caracterizan por no tener estas restricciones, por lo que permiten evaluar las trayectorias del organismo de manera más fina. Precisamente por tener espacios más amplios, uno de los principales usos de los espacios abiertos y encierros es el estudio y la identificación de patrones de exploración en roedores (Poucet et al, 1986; Renner y Rosenzweig, 1986; Renner y Seltzer, 1991). Además, por su amplitud permite mayor variación de procedimientos, por ejemplo con una sola meta (Biegler y Morris, 1996a y b; Tommasi y Vallortigara, 2000) o un gran número de ellas (Brown, DiGello, Milewski, Wilson y Kozak, 2000; Mellgren, 1982), con variaciones en la posición de los hitos y objetos ambientales (Biegler y Morris, 1996a y b; Greene y Cook, 1997). Con estos procedimientos también se ha evaluado el aprendizaje espacial en diversas especies, desde aves (Spetch y Edwards, 1986), peces (Braithwaite, 1998; Pear et al, 1989), ratas (Biegler y Morris, 1996) y hasta hámsteres (Poucet et al, 1986; Thinus-Blanc, Bouzouba, Chaix, Chapuis, Durup y Poucet, 1987).

El laberinto de agua de Morris. Este “laberinto” diseñado originalmente por Morris (1981), consiste en un tanque circular que contiene agua opaca (con color lechoso) con una profundidad aproximada de 40 cm. En algún punto del tanque, a poca distancia debajo de la superficie (1 cm), se coloca una pequeña plataforma (11 cm de diámetro aproximadamente). La rata es colocada en algún lugar del tanque y debe nadar hasta encontrar la plataforma que le permite salir del agua. Este procedimiento fue propuesto con la finalidad de estudiar la orientación espacial sin que la meta sea visible (plataforma) y sin

hitos locales intralaberinto. En los estudios con este procedimiento se evalúa si la trayectoria, distancia y tiempo que siguen las ratas para localizar la meta se van acortando a lo largo de los ensayos; los resultados indican un aprendizaje a localizar la meta haciendo uso sólo de los hitos extralaberinto. Numerosos estudios han utilizado este procedimiento para evaluar algunos mecanismos del aprendizaje como el ensombrecimiento (Sánchez-Moreno et al, 1999) o la integración angular (Save, 1997; Save, Poucet y Thinus-Blanc, 1998); también se ha evaluado la actividad de receptores sinápticos durante la orientación (Morris, Davis y Butcher, 1991).

Laberintos virtuales en humanos. Recientemente, diversos estudios han desarrollado programas de realidad virtual en los que se simula una situación de orientación espacial (Chabanne, Péruch y Thinus-Blanc, 2003). Entre los principales intereses en desarrollar espacios virtuales consiste en evaluar la formación de mapas cognoscitivos de manera estática (es decir meramente en términos visuales) sin requerir locomoción (Mallot, Gillner, van Veen, y Bühlhoff, 1998). Ha sido de relevancia para evaluar ciertos aspectos que en humanos resulta más difícil controlar en espacios reales, por ejemplo la familiaridad de los sujetos con el tipo de espacios a evaluar (Péruch, Gaunet, Thinus-Blanc y Loomis, 2000; Wartenberg, May y Péruch, 1998). Además se facilita la replicación de experimentos con mayor exactitud, por ejemplo en réplicas virtuales de laberintos de agua de Morris (Jacobs, Laurance y Thomas, 1997; Jacobs, Thomas, Laurance y Nadel, 1998). Los ambientes virtuales han facilitado también el estudio de la orientación y memoria espacial en sujetos imposibilitados por algún padecimiento (Leplow, Höll, Zeng y Mehdorn, 1998).

El uso de hámsteres como sujetos experimentales en psicología

El uso de hámsteres como sujetos experimentales no es tan común como el uso de ratas o pichones, sin embargo se ha mostrado un interés creciente en estudiar a este roedor

(Murphy, 1985), empleándose como sujeto de experimentación tanto en el ámbito fisiológico como como en el conductual (para una revisión ver Siegel, 1985a). Dentro del campo conductual, los hámsteres se han utilizado ampliamente en estudios de comunicación animal (R.E. Johnston, 1985), conductas de cuidado paternal (Siegel, 1985b), aprendizaje social (Prato-Previde y Poli, 1996), almacenamiento y transportación de alimento (Launay y Blancheteau, 1982; Waddell, 1951), así como en experimentos sobre aprendizaje espacial (Ammassari-Teule y Durup, 1982; Georgakopoulos y Etienne, 1994, 1997) utilizando laberintos (Chapuis, 1982; Jones, McGhee y Wilkie, 1990), espacios abiertos o encierros (Poucet et al, 1986), y en procedimientos operantes (Shettleworth, 1973).

Se han realizado algunos estudios comparativos entre hámsteres y otros roedores, principalmente ratas, y se han obtenido diferencias importantes en algunos tópicos. Por ejemplo, los hámsteres muestran mayor rapidez en aprendizaje de conductas termorreguladoras (Sokoloff y Blumberg, 2002; Sokoloff, Blumberg, Boline, Jonson y Streeper, 2002), abandonan el nido y consumen alimento sólido más precozmente que las ratas (Schoenfeld y Leonard, 1985) y tienen una mayor preferencia por sabores nuevos que el resto de los roedores (DiBattista, 2002).

De las diferencias más relevantes entre hámsteres y ratas, se ha identificado el patrón de ingesta y recolección de alimento. Es necesario destacar que en la experimentación conductual, al emplearse comúnmente el alimento como reforzador, suele alterarse el patrón de alimentación en los sujetos experimentales por medio de la privación.

En los hámsteres, el patrón de ingesta de alimento es de 10 a 15 gramos por día en promedio, con tiempos entre comidas de aproximadamente dos horas. Por este motivo los fotoperiodos circadianos no influyen mucho en su alimentación (Borer, 1985). Por otro

lado, los decrementos en peso por privación de algunas de sus comidas no provocan una ingesta mayor de alimento (como en el caso de las ratas) sino una mayor acumulación del mismo (DiBattista y Bedard, 1987; Wood y Bartness, 1996); de hecho, en los hámsteres la ingesta y la acumulación de alimento están normalmente disociados (Borer, 1985; Bartness y Clein, 1994; Day y Bartness, 2001), por lo que aún sin privación tienden a recolectar y acumular alimento (Jones et al, 1990; Waddell, 1951).

En la presente tesis se utilizaron hámsteres como sujetos experimentales por varias razones. Por tener menor tamaño que las ratas, por ser menos veloces que los ratones (lo cual facilita el registro de desplazamiento) y por no requerir privación, los hámsteres son sujetos cómodos de experimentación. Por otro lado, estudiar hámsteres permite generalizar o contrastar el conocimiento que se ha obtenido en estudios con ratas.

Propuesta experimental

Para evaluar la orientación y memoria espacial se diseñaron seis experimentos en los que se pudo registrar la trayectoria de los hámsteres en una situación en donde podía encontrar alimento en múltiples lugares. Para esto se construyó un aparato experimental que consistió en un encierro de 110 cm² (ver más abajo) y se distribuyó el alimento en diferentes zonas. En cada experimento se varió el número de metas con alimento dentro de la caja experimental, así como su distribución en el espacio y el lugar de inicio para cada elección. Para obtener los datos, los ensayos fueron videograbados por una cámara colocada en la parte superior de la caja experimental. La ejecución de los sujetos se codificó posteriormente, utilizando un programa de cómputo diseñado en Delphi[®] con el cual se pudo transcribir la trayectoria de los sujetos y las conductas de trepar a los cilindros.

EXPERIMENTO 1

Este experimento tuvo por objetivos medir el patrón de desplazamiento de hámsteres en una tarea de búsqueda de alimento sobre una superficie con múltiples metas, y evaluar su eficiencia en la obtención del alimento. Para lograr estos objetivos, se construyó un encierro con una plataforma de 1.10 mts², dentro del cual se colocaron 25 tubos que contenían alimento. Los sujetos tenían que recorrer la plataforma y trepar a la parte superior de los tubos para obtener el alimento. Procedimientos similares (Brown y Terrinoni, 1996; Greene y Cook, 1997) han utilizado ratas como sujetos.

Las variables dependientes que se registraron en el presente experimento fueron: la trayectoria que siguieron los sujetos para obtener el alimento, la cantidad de alimento obtenido según el número de estaciones visitadas y el tipo de transición entre una estación y la otra a lo largo del ensayo.

Método

Sujetos. Cuatro hámsteres dorados (*Mesocricetus auratus*) machos de 5 meses de edad⁸ sirvieron como sujetos experimentales (H1, H2, H3 y H4). Los hámsteres fueron alojados en cajas habitación de acrílico (21 x 22 x 25 cm), con libre acceso a alimento y agua. Se mantuvo un ciclo de 12:12 horas de luz - oscuridad. Al inicio del experimento todos los sujetos eran ingenuos.

Aparato. El encierro consistió de cuatro paredes de madera forradas de aluminio y piso de acero galvanizado, cubierto con pintura gris mate. El área total de la plataforma fue de 110 x 110 cm con paredes de 42 cm de altura. En la plataforma se trazó una

⁸ Los hámsteres alcanzan su madurez sexual a los 50 – 55 días de nacidos (Bartke, 1985).

cuadrícula de 81 cuadrantes (nueve cuadrantes por lado) con marcador indeleble; cada cuadrante se numeró del 1 al 9 por cada eje ("X" y "Y") para poder registrar la posición

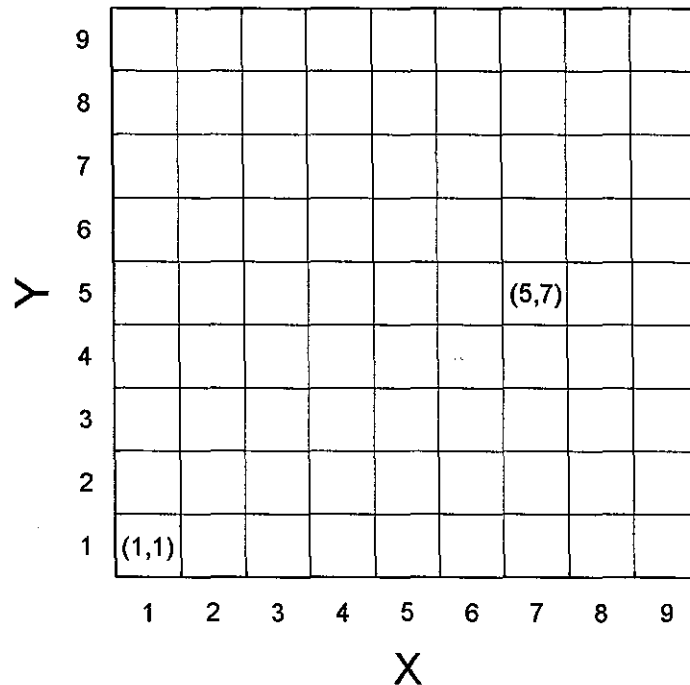


Figura 1.1. Plataforma metálica de 110 x 110 cm dividida en 81 cuadrantes. Cada celda se numeró según su posición respecto a los ejes X Y (ver detalles en texto principal).

de los sujetos en cada momento (ver Figura 1.1). Sobre la plataforma, ubicados al centro de cada cuadrante, se colocaron 25 tubos de aluminio de 1 pulgada de diámetro y 11 cm de altura; en la parte superior de cada tubo se dejó una pequeña concavidad de aproximadamente 1 cm de profundidad. A cada tubo se le añadió una extensión de 3.5 cm de PVC en el extremo superior, alcanzando una altura total de 14.5 cm. Entre el tubo de aluminio y la extensión de PVC fue colocada una malla delgada de alambre que cubría la concavidad de la parte superior del tubo de aluminio. El alimento (una pieza de arroz inflado) se colocó dentro de la extensión de PVC sobre la malla, por lo que la

profundidad para alcanzar el alimento fue de 3.5 cm (ver Figura 1.2). Pequeños fragmentos de alimento se introdujeron debajo de la malla de alambre en el interior de la concavidad del tubo con el propósito de que el olor fuera homogéneo en todos los tubos aún después de haber sido extraída la pieza de alimento. Los 25 tubos fueron colocados en la plataforma, formando cinco filas de cinco tubos cada una.

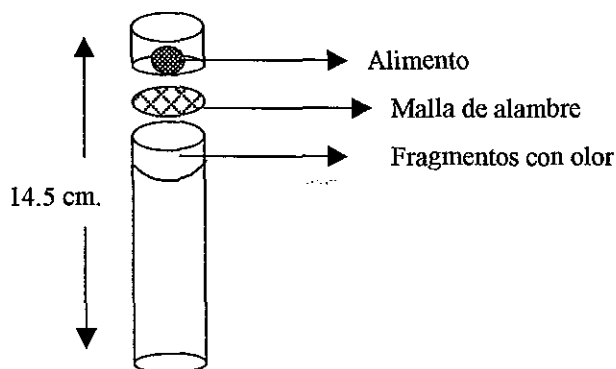


Figura 1.2. Tubo de aluminio utilizado para colocar el alimento.

Cuatro cortinas negras fueron colocadas al perímetro del aparato sostenidas desde una estructura metálica tubular de 167 cm de altura, construida alrededor de la caja experimental. La parte superior de esta estructura metálica fue cubierta por tablas de madera pintadas de negro, dejando descubierto un espacio para colocar la cámara de video. Se montó una cámara de video sobre un trípode a una altura de 207 cm del piso, altura suficiente para abarcar toda el área de la plataforma. También en la parte superior de la estructura se colocó una luz blanca de 10 watts y una bocina que producía ruido blanco. La cámara de video se conectó a una televisión a modo de circuito cerrado para poder observar al animal desde el exterior, y una videograbadora en la que se grabaron las sesiones experimentales.

En este experimento se diseñaron dos condiciones. En la condición *Distantes* se colocaron los 25 tubos en cinco filas de 5 tubos cada una, guardando una distancia entre

los tubos adyacentes de 21.5 cm (Figura 1.3a). En la condición *Cercanos* el área utilizada de la plataforma se redujo a 60 x 60 cm y la distancia entre los tubos adyacentes fue de 10 cm. Para reducir el tamaño de la superficie, se colocaron dos paredes en ángulo recto (con 60 cm de largo y 42 cm de alto cada una) en la región suroeste de la plataforma (ver Figura 1.3b). De esta manera se guardaba la proporción de la distancia entre los tubos y el tamaño efectivo del área experimental.

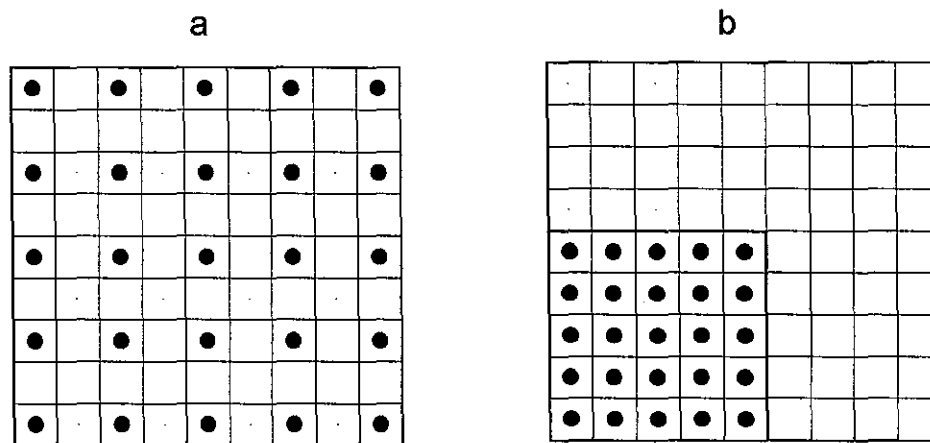


Figura 1.3. Distribución de los cilindros en la plataforma para la condición Distantes (Panel a) y Cercanos (Panel b).

Procedimiento. El primer día se entrenó a los sujetos a obtener el alimento dentro de los tubos de aluminio. Durante el entrenamiento, una tabla de madera se colocó en un extremo de la superficie formando un triángulo rectángulo junto con las paredes de la caja, mismos que formaban el ángulo recto y la tabla de madera la hipotenusa. Dentro de esta superficie triangular, se encontraba disponible solamente un tubo que contenía una pieza de alimento. Cada sujeto fue colocado en la esquina correspondiente al ángulo recto, y permaneció el tiempo suficiente para que explorara el lugar y obtuviera la pieza de alimento. Todos los sujetos lo lograron durante la primera sesión. Al segundo día, una

vez que todos los hámsteres aprendieron a subir al tubo y obtener el alimento, inició el experimento.

Los sujetos fueron sometidos a dos condiciones experimentales: la condición '*Distantes*' y la condición '*Cercanos*'. Las condiciones Distantes y Cercanos se distribuyeron aleatoriamente en 22 sesiones cada condición. Las sesiones se corrieron diariamente (siete sesiones por semana). Cada sesión constó de tres ensayos consecutivos de la misma condición (tres distantes o tres cercanos). Los ensayos terminaron cuando el hámster hubo recolectado las 25 piezas de alimento o transcurridos 15 minutos desde el inicio del ensayo. El tiempo entre ensayos para cada sujeto fue de 10 minutos aproximadamente, tiempo en el que se limpió la plataforma con una franela húmeda⁹ y se colocó nuevamente el alimento en los tubos vacíos. Todas las sesiones fueron videograbadas.

Resultados

Para saber si los hámsteres al desplazarse ocupaban con más frecuencia los cuadrantes cercanos a las paredes de la plataforma que aquellos cercanos al centro, se calculó para cada sujeto la proporción de estancias en los cuadrantes en función de su distancia al centro de la plataforma (Figura 1.4). En el gráfico, los valores 2 y -2 en la abscisa representan los cuadrantes más cercanos a las paredes del encierro, mientras que el valor 0 representa el punto más lejano a los bordes, mismo que corresponde al centro de la plataforma. En todos los sujetos se observa que en la condición Distantes (círculos negros), la forma de la curva describe una "U", indicando que la proporción de estancias en los cuadrantes más cercanos a las paredes fue mayor que en los cuadrantes centrales;

⁹ Limpiar la superficie con un trapo húmedo evita la permanencia de olores en el espacio que puedan sesgar la ubicación de los hámsteres (ver Davis, Kring y Richardson, 1999; R.E. Johnston, 1985).

en la condición Cercanos (círculos vacíos), aunque se obtuvo también una mayor proporción de estancias en los cuadrantes más próximos a los bordes, se muestra una curva más plana, indicando que la tendencia a desplazarse por las orillas fue más débil.

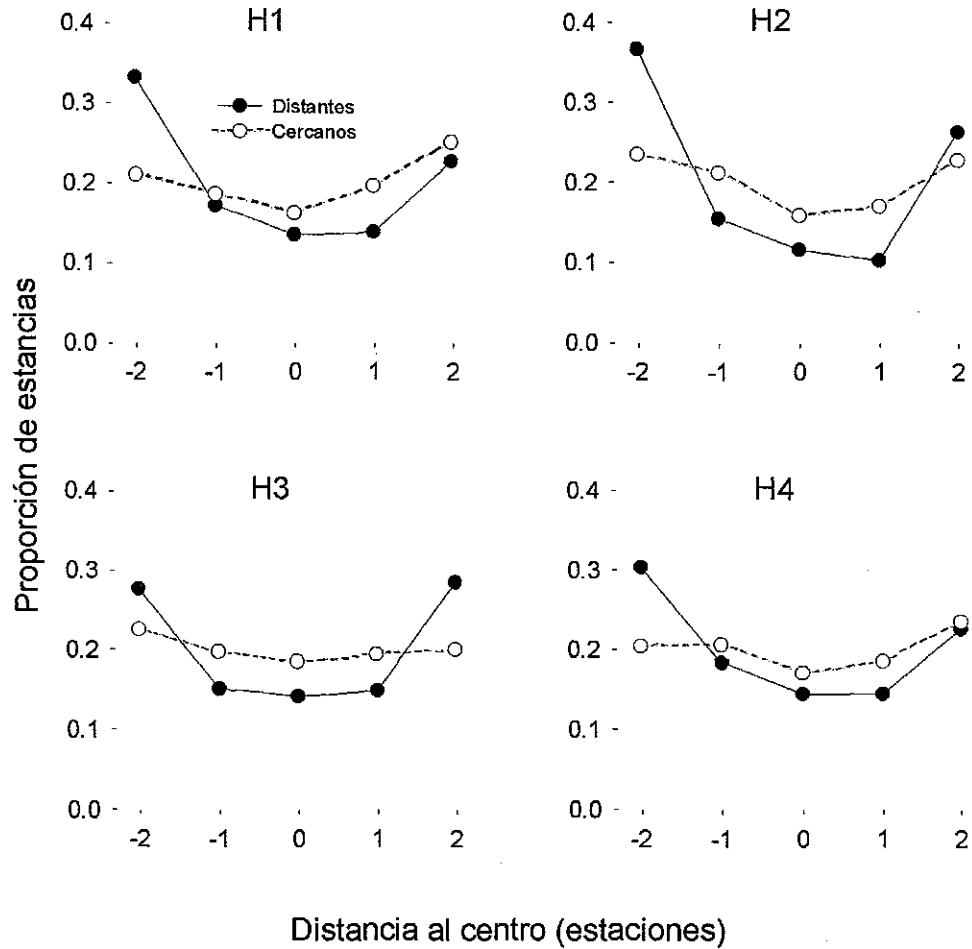


Figura 1.4. Proporción de estancias en cada cuadrante en función de la distancia al centro. En los cuatro hámsteres los círculos llenos representan la condición Distantes y círculos vacíos la condición Cercanos.

El promedio de subidas repetidas a un mismo tubo por ensayo se calculó en función de la distancia al centro de la plataforma. La Figura 1.5 representa para los cuatro hámsteres los datos obtenidos en la condición Distantes (círculos llenos) y en la condición Cercanos (círculos vacíos). Los cuatro hámsteres reincidieron en un mismo tubo en menos ocasiones durante la condición Distantes que en la condición Cercanos en

todos los casos excepto uno (H1 en la distancia al centro -2). En general, el número de subidas repetidas fue menor en las regiones centrales de la plataforma, incrementándose en los lugares más lejanos del centro; en la condición Distantes, este resultado fue más general que en la condición de Cercanos, en donde los sujetos H1 y H3 mostraron una curva más plana.

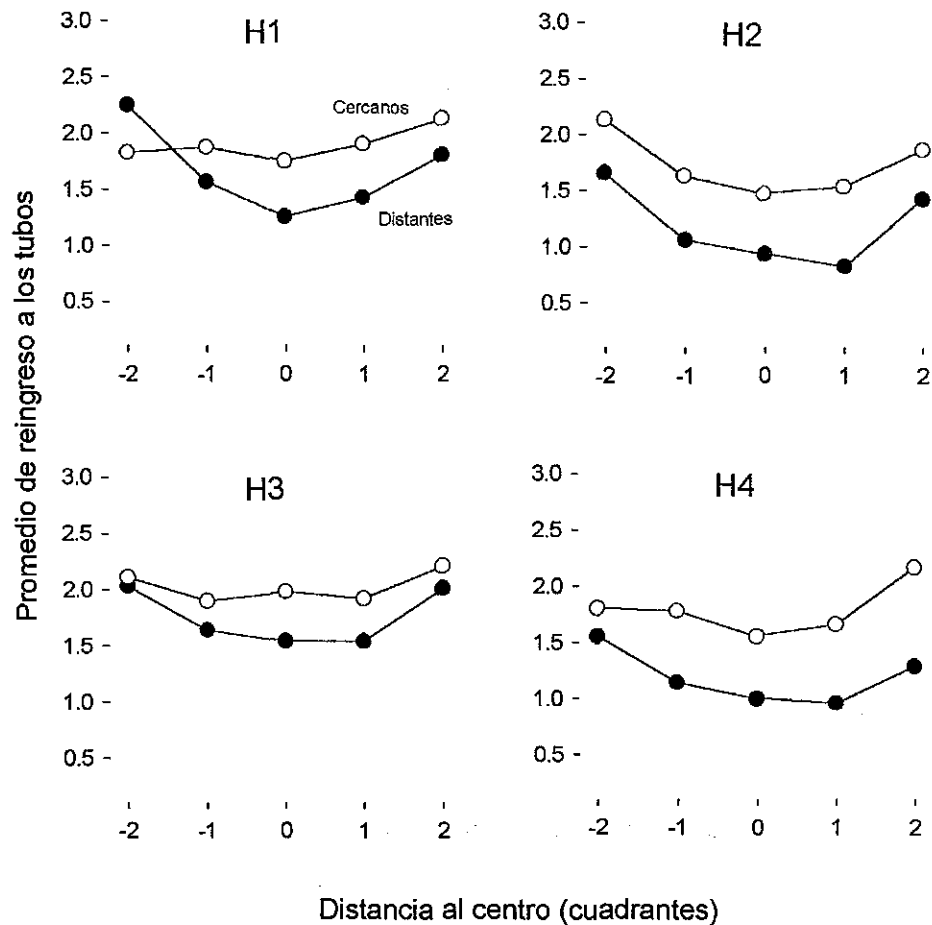


Figura 1.5. Promedio de reingresos a los tubos en función de la distancia al centro de la plataforma. Para los cuatro hámsteres, los círculos llenos representan la condición Distantes y los círculos vacíos la condición Cercanos.

Las figuras 1.6 y 1.7 muestran, para las condiciones de Cercanos y Distantes respectivamente, la distancia media de desplazamiento entre dos subidas consecutivas en

función del momento del ensayo (el momento del ensayo fue cuantificado por la sucesión acumulada de cuadrantes recorridos en el transcurso del ensayo y la distancia fue

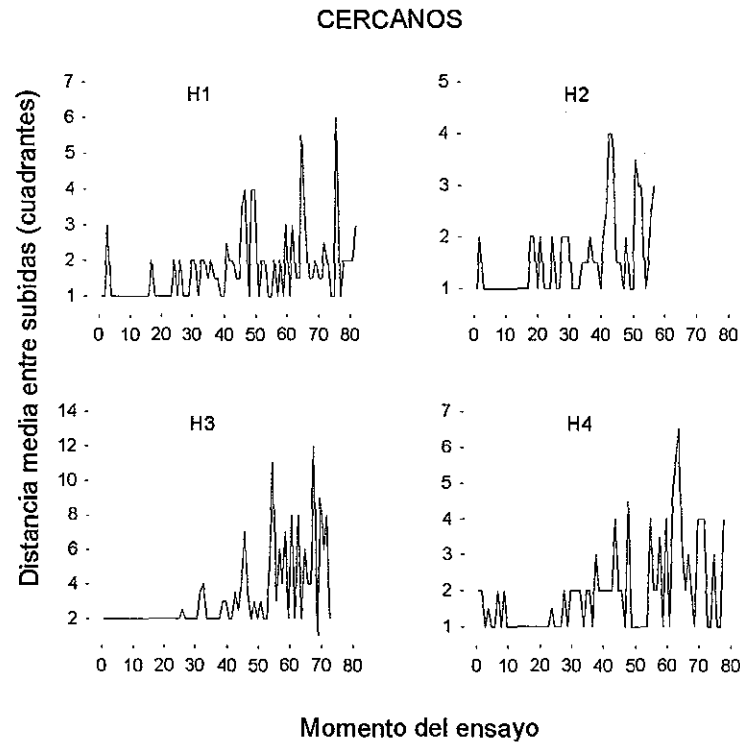


Figura 1.6. Distancia media entre subidas en función del momento del ensayo en la condición Cercanos. Nótese que los ejes tienen distinta escala para cada sujeto.

calculada en cuadrantes). En la Figura 1.6 (condición Cercanos) se observa que, en general, al inicio del ensayo las distancias entre las subidas fueron pequeñas en los cuatro sujetos; pero conforme aumenta el momento del ensayo, hay mayor oscilación entre distancias largas y pequeñas con una tendencia a incrementar las distancias largas. El sujeto H3 fue quien mostró mayor distancia, alcanzando un máximo de 12 cuadrantes entre subidas, mientras que el sujeto H2 fue quien menor distancia recorrió, mostrando un máximo de cuatro cuadrantes.

La tendencia a incrementar la distancia recorrida entre elecciones en momentos más tardíos del ensayo se observó también en la condición Distantes (Figura 1.7); sin

embargo se observó mayor estabilidad al inicio del ensayo en las distancias mínimas recorridas respecto a la condición Cercanos. En esta condición el sujeto H2 mostró la mayor distancia recorrida entre subidas con un máximo de 16 cuadrantes recorridos, mientras que el sujeto H4, quien menor distancia recorrió, tuvo un máximo de cuatro cuadrantes entre subidas. Nótese que la distancia mínima posible entre la elección de dos estaciones era de dos cuadrantes para la condición Cercanos (véase Figura 1.3a), mientras que para la condición Distantes, la distancia mínima posible era de un cuadrante (Figura 1.3b).

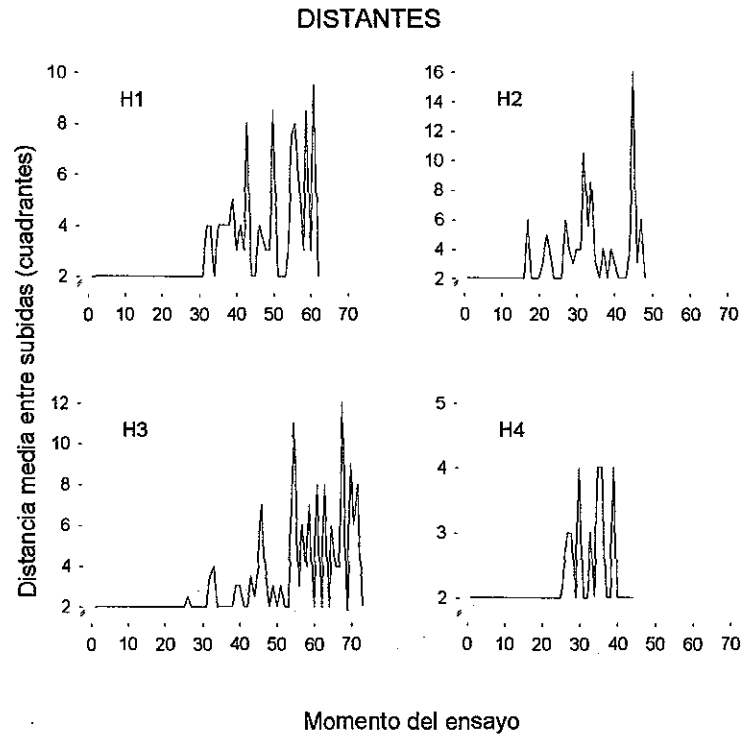
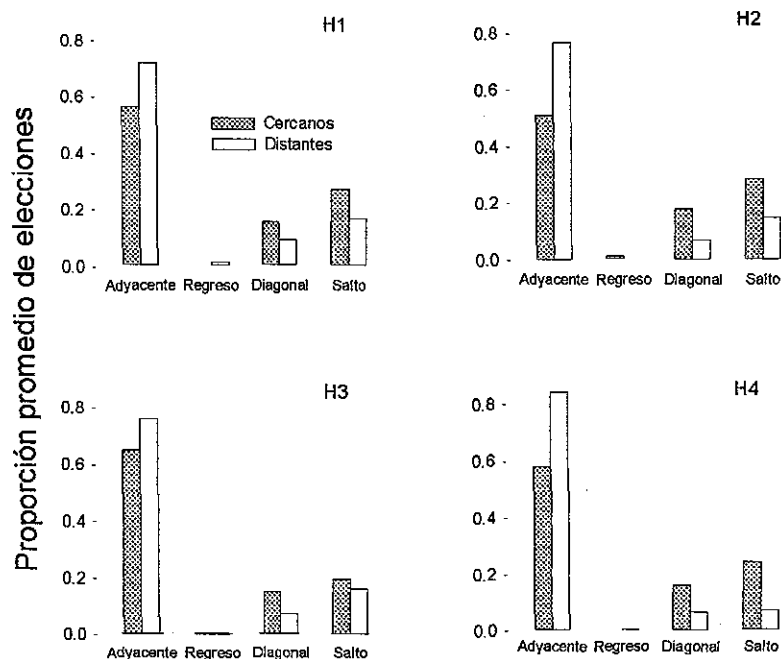


Figura 1.7. Distancia media entre subidas en función del momento del ensayo en la condición Distantes. Nótese que los ejes tienen distinta escala para cada sujeto.

Los desplazamientos que realizaron los sujetos para elegir las distintas estaciones fueron clasificados en tres tipos: transición a una estación adyacente (vertical u horizontalmente), transición a una estación en diagonal, transición a alguna estación

separada por al menos otra estación intermedia (salto) y, finalmente, transición en la que el sujeto regresara inmediatamente a la estación previamente elegida.



Transición a la siguiente elección

Figura 1.8. Proporción promedio de elecciones según la transición al siguiente tubo elegido. Las barras en gris corresponden a la condición Cercanos y las barras blancas a la condición Distantes (ver detalles en texto principal).

En la Figura 1.8 se muestra la proporción promedio de cada tipo de desplazamiento efectuado entre dos subidas consecutivas a las estaciones para los cuatro sujetos. Las barras en gris representan los datos para la condición en donde las estaciones se mantuvieron cercanas, mientras que las barras blancas representan la condición en donde las estaciones estuvieron distantes. En todos los sujetos, la proporción más alta de transiciones fue del tipo adyacente para ambas condiciones; sin embargo esta proporción fue superior en la condición de las estaciones distantes (promedio = 7.8) respecto a la condición de estaciones cercanas (promedio = 5.9). Todos los sujetos obtuvieron mayor

proporción de transiciones en diagonal y en salto con las estaciones cercanas que con las estaciones lejanas. La transición con menor proporción fue la de regreso, en la que se obtuvieron valores muy cercanos a cero en todos los sujetos.

Las transiciones de tipo adyacente (Figura 1.8, barras a la izquierda) pueden ocurrir de manera sucesiva desde una sola transición hasta un máximo de cuatro en cadena (el número de estaciones disponibles por línea es de cinco). En la Figura 1.9 se muestra, para la condición Cercanos (panel izquierdo) y la condición Distantes (panel derecho), la proporción de cadenas de transiciones adyacentes de longitudes iguales a 1, 2, 3, y 4 por ensayo, en función del momento en el ensayo. Cadenas de una sola transición están representadas por líneas con círculos vacíos, las cadenas de dos transiciones se representan por círculos negros, cadenas de tres transiciones se representan por los triángulos vacíos y las cadenas de cuatro transiciones sucesivas se representan con los triángulos negros.

Para la condición Cercanos (panel izquierdo), las secuencias de solamente una transición son la de mayor proporción de ocurrencia en todos los sujetos desde los primeros momentos del ensayo, mostrando una función bitónica a lo largo del ensayo. La proporción para el resto de las cadenas es notablemente inferior, siendo la secuencia de dos transiciones la de mayor proporción (ver principalmente sujeto H4), disminuyendo a lo largo del ensayo. Por otro lado, en la condición Distantes (panel derecho), a excepción de un sujeto (H1) que tuvo mayor proporción de una sola transición adyacente, tres sujetos muestran que las cadenas de 4 transiciones adyacentes sucesivas ocurrieron en mayor proporción (sujetos H2 y H3) o igual (sujeto H4) a las cadenas de una sola transición en los primeros momentos del ensayo; en momentos posteriores del ensayo, las

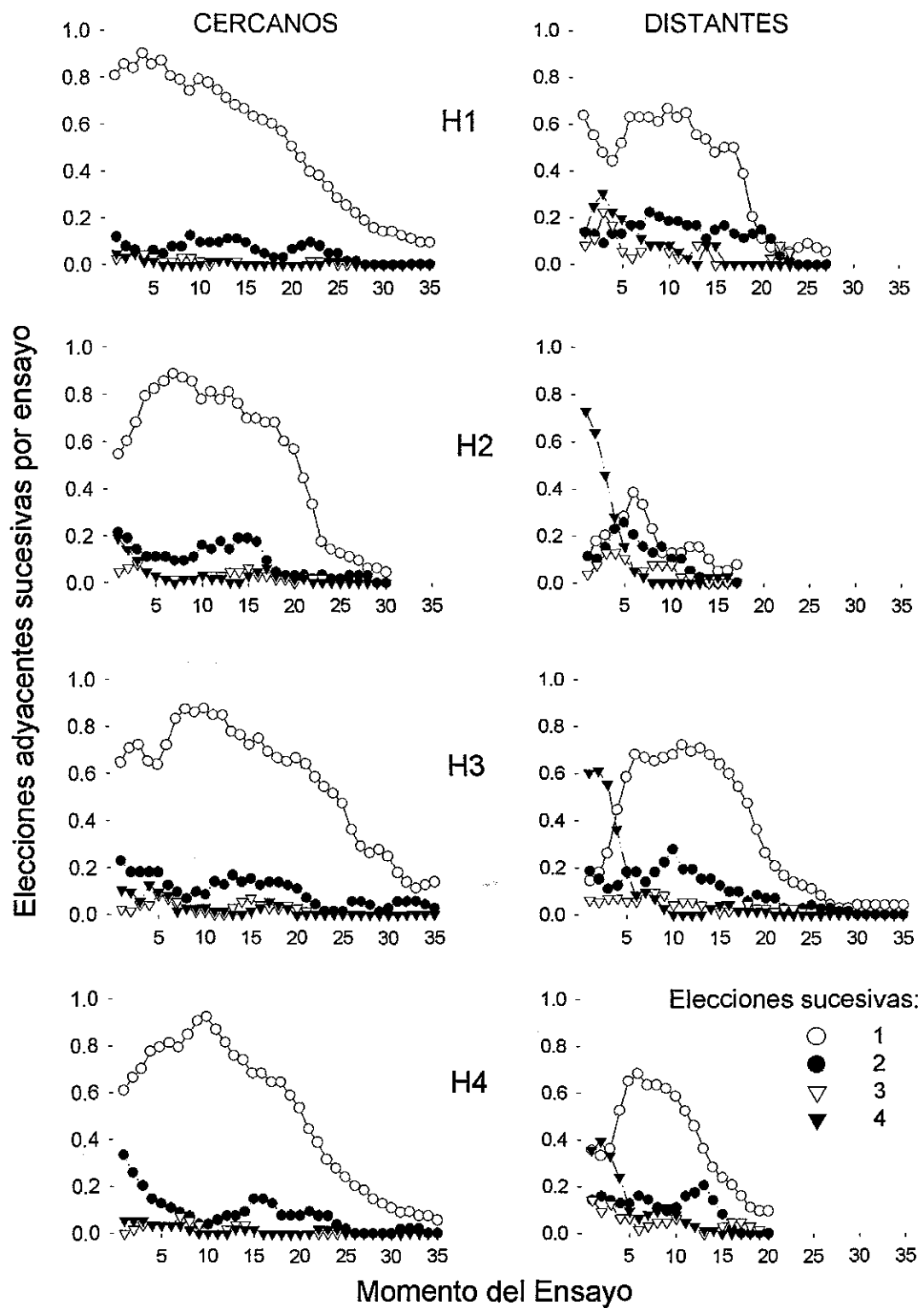


Figura 1.9. Proporción de elecciones sucesivas a estaciones adyacentes por ensayo en función del momento del ensayo. La columna izquierda corresponde a la condición Cercanos y la columna derecha a la condición Distantes. Ver detalles en texto principal.

cadena de longitud igual a 1 ocurrieron en mayor proporción mostrando, al igual que durante la condición *Cercanos*, una función bitónica en “U” invertida.

Discusión

Los resultados mostraron cierta similitud en la estrategia de búsqueda y obtención de alimento en las dos condiciones experimentales empleadas; sin embargo algunas diferencias fueron notables según el tamaño del espacio experimental y la distancia entre las metas. En la condición *Distantes*, los hámsteres mostraron una fuerte preferencia a consumir el alimento cercano a las paredes en los momentos iniciales del ensayo, y posteriormente obtuvieron el alimento ubicado en los lugares más centrales de la plataforma. Por el contrario, en la condición *Cercanos*, las estancias en el centro de la plataforma fueron más abundantes que en la condición *Distantes*. El sesgo espacial hacia los bordes en lugares amplios ha sido observado habitualmente en roedores (Barnett, 1963); se le ha asociado con la protección de predadores. Esta tendencia a desplazarse junto a los bordes del encierro en la condición *Distantes*, facilitó que las elecciones de tubos adyacentes ocurrieran en secuencias a lo largo de un eje (columnas o filas) en mayor medida que aquellas ocurridas en la condición *Cercanos*; en ésta última condición las transiciones en diagonal y en salto tuvieron mayor proporción que en la condición *Distantes*.

El predominio de las elecciones adyacentes en este experimento es consistente con resultados de estudios obtenidos con ratas como sujetos (Brown y Terrinoni, 1996; Brown et al, 2000; Brown, Zeiler y John, 2001; DiGello, Brown y John, 2002). Esta secuencia de elecciones adyacentes ha podido ser parcialmente alterada por Brown,

Zeiler y John (2001) colocando el alimento de manera alternada en los tubos o en disposición diagonal.

Una explicación al hallazgo de las elecciones adyacentes es que, en momentos tempranos del ensayo cuando aún todos los tubos contienen alimento, conforme el hámster se desplaza se va encontrando con los tubos en secuencia, siguiendo el contorno del encierro en la condición Distantes y frecuentando regiones centrales en la condición Cercanos; de este modo, los sujetos trepan a los tubos que guardan mayor cercanía entre sí (elecciones adyacentes). En términos de las teorías de optimación en la búsqueda de alimento (ver Stephens y Krebs, 1986), se trata de una situación de *elección de presas* en donde la tarea consiste en una repetición de la secuencia: *búsqueda, encuentro, y toma de decisión*, en donde la decisión que se toma es entre *irrumper o seguir buscando* el alimento¹⁰ (Getty, Kamil y Real, 1987; Stephens y Krebs, 1986). Cuando las presas están dispersas en un espacio, las más cercanas tendrán mayor valor que las lejanas (Stephens y Krebs, 1986), por lo que en este experimento, los tubos adyacentes proveen de mayor beneficio por su cercanía y poseen ventaja sobre tubos más alejados; por esta razón la distancia entre subidas es muy cercana a la mínima posible en todos los hámsteres al inicio de los ensayos. En el caso de la condición Distantes, este factor se conjuga con la tendencia a seguir los bordes del encierro, de tal manera que las secuencias de elecciones adyacentes son más largas que en la condición Cercanos.

¹⁰ En la literatura sobre conducta de búsqueda de alimento se hace la distinción entre el modelo de *elección de presas* y el de *elección de zonas (patches)*. La elección de presas asume un cambio abrupto en el momento de tomar la presa y seguir buscando otra; la elección de zonas supone un agotamiento gradual de la fuente de energía, por lo que la toma de decisión en este caso consiste en *cuándo abandonar una zona y trasladarse a otra* (Stephens y Krebs, 1986).

Conforme transcurre el ensayo y el sujeto captura el alimento, se altera la distribución y cantidad de alimento disponible en el encierro siendo cada vez más escaso. En estos momentos tardíos del ensayo, los hámsteres tienden a recorrer mayores distancias antes de subir a otro tubo. En este momento los tubos cercanos dejan de ser los más provechosos (Stephens y Krebs, 1986) y los hámsteres dejan de trepar a aquellos tubos cuyo alimento ha sido agotado. Este resultado corresponde a las descripciones sobre memoria espacial a corto plazo en estudios sobre optimización de la búsqueda del alimento (Armstrong, Gass y Sutherland, 1987) en donde el animal evita los lugares en donde ya consumió el alimento (Olton y Samuelson, 1976), y acude a aquellos lugares que aún no ha visitado y, por tanto, pueden proveer mayor beneficio. Esta explicación es compatible con el modelo de difusión espacial de Reid y Staddon (1998), en el que se asume que los organismos elegirán aquellos lugares que localmente proveen mayor ganancia (ver Staddon y Reid, 1990), mostrando un gradiente de desplazamiento en el que los sujetos se dirigirán a los lugares en donde aún existe probabilidad de encontrar alimento.

Sin embargo, a pesar de que los hámsteres subían cada vez menos a los tubos en donde ya habían consumido el alimento, no cesó el número de reingresos a los tubos, principalmente en las regiones cercanas a los bordes. Ello indica, por un lado, que los sujetos al desplazarse por las orillas tendían a trepar a algunos de los tubos que encontraban a su paso, a pesar de ya no contener alimento; por otro lado muestra que los sujetos no pudieron discriminar óptimamente entre aquellos tubos ya visitados y los aún sin visitar. Un factor responsable de este resultado pudo ser la cantidad de tubos presentes en la situación; según Olton (1982) por ejemplo, la cantidad de información que puede

ser recordada en ratas es de aproximadamente 12 lugares o hasta 15 utilizando laberintos radiales con 17 brazos (Olton, Collison y Werz, 1977; Wilkie y Slobin, 1983). En este experimento en cambio, el número de lugares ascendió a 25, lo que representa una mayor carga en memoria (Olton, 1982).

Otro factor que pudo haber influido en este resultado fue la eliminación de los hitos extralaberinto al circundarse la caja con cortinas negras. En muchos estudios sobre memoria espacial, los sujetos tienen acceso a hitos extralaberinto (Suzuky, Augerinos y Black, 1980), así como a ciertas señales dentro del laberinto (Olton y Samuelson, 1976) que facilitan el recuerdo de aquellos lugares a donde ya ingresaron anteriormente. Se ha observado en hámsteres una predominancia por guiarse con estímulos visuales cuando estos son contextuales o extralaberinto (Etienne, Joris, Maurer y Teroni, 1990). Estudios en donde se eliminan los hitos extralaberinto (Brown y Moore, 1997) han mostrado que algunos sujetos desarrollan estrategias más rígidas y estereotipadas de desplazamiento, como el ingresar a los brazos adyacentes en cada elección cuando se utilizan laberintos radiales (Yoerg y Kamil, 1982).

EXPERIMENTO 2

A pesar de un desplazamiento sistemático a lo largo de un ensayo, los hámsteres del Experimento 1 solían regresar a los tubos visitados anteriormente. Dicho resultado se podría atribuir a una dificultad en recordar los lugares ya visitados debido a la cantidad de estaciones (25 tubos) en dónde obtener alimento, y por otra parte, a la influencia que ejercieron los bordes del encierro en el patrón de locomoción de los sujetos. El Experimento 2 se diseñó para estudiar con mayor precisión el papel de la memoria espacial de los hámsteres. Una modificación consistió en el número de estaciones disponibles: se utilizaron solamente cinco estaciones en el espacio experimental. Otra modificación fue que el organismo no se dirigía libremente de una estación a otra después de haberla visitado, sino que en cada elección se forzaba a los sujetos a iniciar desde el mismo punto de partida.

Las variables dependientes de interés fueron el número de errores cometidos en un ensayo y la probabilidad de elección correcta en cada oportunidad.

Método

Sujetos. Cuatro hámsteres dorados (*Mesocricetus auratus*) de cuatro meses de edad fueron utilizados como sujetos (HF1, HF2, HF3 Y HF4). Los hámsteres fueron alojados en cajas individuales y tuvieron acceso libre al agua y alimento. Las condiciones ambientales fueron las mismas que las descritas en el Experimento 1. Todos los sujetos eran experimentalmente ingenuos al inicio del experimento.

Aparato. Se utilizó la plataforma y estructura del aparato descrito en el Experimento 1. Una modificación consistió en que se redujo el número de estaciones disponibles, de 25 a solamente 5. Los orificios que quedaron en los cuadrantes en donde

no se colocaron tubos fueron sellados con pequeños cilindros de aluminio, quedando al mismo nivel que el resto de la superficie. Otra modificación consistió en que, de las cortinas negras que rodeaban al aparato se eliminó la cortina ubicada al lado sur de la plataforma, de manera que el experimentador pudiera ubicarse en este extremo del aparato (ver procedimiento). Sobre la plataforma metálica, las cinco estaciones fueron colocadas en fila paralela a la pared del lado norte, ubicadas en los cuadrantes (8,1), (8,3), (8,5), (8,7) y (8,9) de la plataforma (ver Figura 2.1). La separación entre cada tubo era de 22 cm. Las condiciones de iluminación, ruido blanco y registro fueron las mismas que las del Experimento 1.

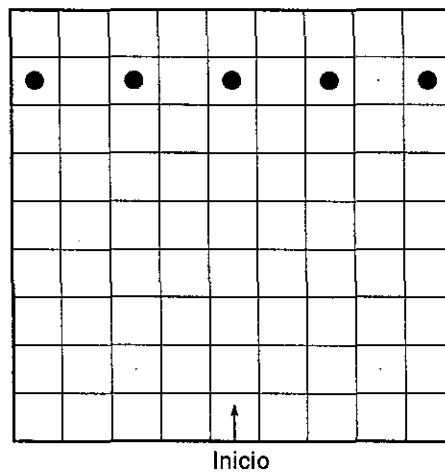


Figura 2.1. Ubicación de los cilindros (círculos negros) respecto al cuadrante de inicio.

Procedimiento. La sesión de entrenamiento fue idéntica a la realizada en el Experimento 1; igualmente, todos los sujetos aprendieron a realizar la tarea en la primera sesión. El experimento dio inicio después de esta sesión de entrenamiento.

El alimento (arroz inflado) se colocó dentro de los cinco tubos. Cada ensayo iniciaba colocando al hámster en el lugar del inicio ubicado al centro de la pared opuesta a la línea de las 5 estaciones, lugar ubicado en el cuadrante (1,5) (ver Figura 2.1). Una vez que el hámster elegía una estación, el experimentador (ubicado en la pared sur del aparato) lo tomaba con una pequeña caja de madera (11 x 12.5 x 5 cm.) y lo regresaba al lugar de inicio para que hiciera la siguiente elección. Esta operación se repitió de manera sucesiva hasta que el sujeto hubo extraído las cinco piezas de alimento disponibles al inicio del ensayo, después de 10 elecciones o transcurridos 10 minutos del ensayo. Para facilitar el ingreso del hámster a la caja de madera al final de cada elección, se colocaba dentro de ella una pequeña pieza de alimento.

Tres condiciones experimentales, definidas según la duración de la demora entre las elecciones, fueron programadas. En la condición *Demora Cero*, el hámster era colocado en el lugar de inicio inmediatamente después de que elegía un tubo. En la condición *Demora 60 s*, una vez que el hámster elegía una estación, era colocado en una caja de acrílico de 21x 22 x 20 cm externa al aparato experimental; ahí permaneció durante una demora de 60 segundos. Una vez transcurrido, se regresaba al hámster al punto inicial de elección. En la condición de *Demora 120 s*, se colocaba al hámster en el lugar de inicio después de permanecer en la caja externa durante 120 segundos de demora entre cada elección.

Los sujetos se sometieron a 6 sesiones para la Condición 1, 12 sesiones para la Condición 2 y otras 12 para la Condición 3. Las sesiones se llevaron a cabo diariamente (siete sesiones a la semana), efectuándose tres ensayos por sesión. Los sujetos fueron expuestos de manera alternada a la situación experimental: una vez que un sujeto

terminaba un ensayo, era colocado en su caja habitación y ahí permanecía mientras los demás sujetos corrían su primer ensayo; una vez que terminaban los demás sujetos, pasaba el primer sujeto al segundo ensayo, y así sucesivamente hasta que el último sujeto concluía su tercer ensayo. De esta manera el intervalo entre los ensayos para cada sujeto tuvo una duración aproximada de 40 minutos. Al término de cada ensayo se limpiaban las estaciones y la plataforma con una franela húmeda.

Resultados

La Figura 2.2 muestra el número promedio de errores, es decir, elecciones a estaciones previamente elegidas, por ensayo para los cuatro sujetos en función del tiempo de demora que permanecieron fuera de la caja experimental. El número de errores máximo que se observó fue de 3.4 errores por ensayo.

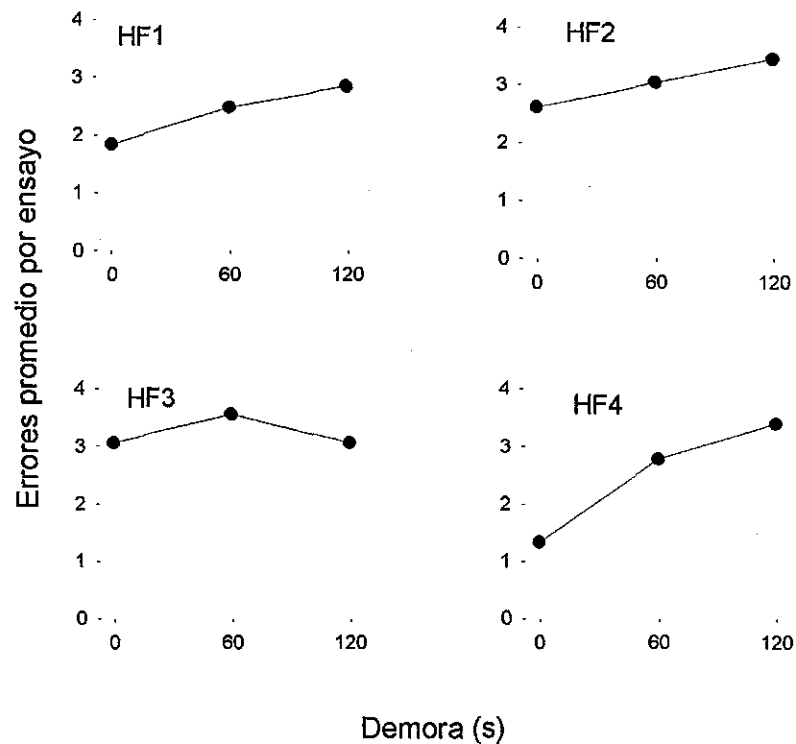


Figura 2.2. Errores promedio por ensayo en función de la demora programada.

En general, se observa una tendencia a incrementar el número de errores cuanto mayor es la demora, excepto en el sujeto HF3 que muestra una disminución en la demora de 120 s. No obstante, esta tendencia es muy ligera: el número de errores que se incrementa en cada demora es de apenas .5 errores; sólo el sujeto HF4 muestra una diferencia mayor de la demora cero (1.3 errores) a la demora de 120 s (3.5 errores).

El regreso a una estación previamente elegida constituye un error, por lo cual la probabilidad de elegir una estación nueva a lo largo de un ensayo disminuye; es decir, aumenta la probabilidad de error por cada elección ejecutada correctamente. Se calculó la probabilidad observada de una elección correcta y se comparó con la probabilidad de elección correcta esperada por mero azar. La probabilidad observada ($p_{obs.}$) se obtuvo promediando la suma acumulada del número de elecciones correctas por cada elección y se dividió por el número total de elecciones ejecutadas, es decir:

$$p_{Obs.} = \text{Respuestas correctas} / \text{Total de respuestas}, \quad (1)$$

mientras que la probabilidad de elección correcta esperada por el azar [$p_{azar.}$] se calculó de la siguiente manera, siguiendo a Cole y Chappell (2003):

$$p_{Azar.} = N/5 \quad (2)$$

en donde N = el número de estaciones todavía con alimento.

La Figura 2.3 muestra para los cuatro sujetos la probabilidad observada de una elección correcta (líneas con símbolos) y la probabilidad esperada por el azar (línea continua sin símbolos) en función de las diferentes duraciones de demora programadas. Nótese que en la primera elección la probabilidad de elección correcta necesariamente es de 1.0; es solamente a partir de la segunda elección que puede cambiar la probabilidad obtenida respecto a la probabilidad predicha por el azar.

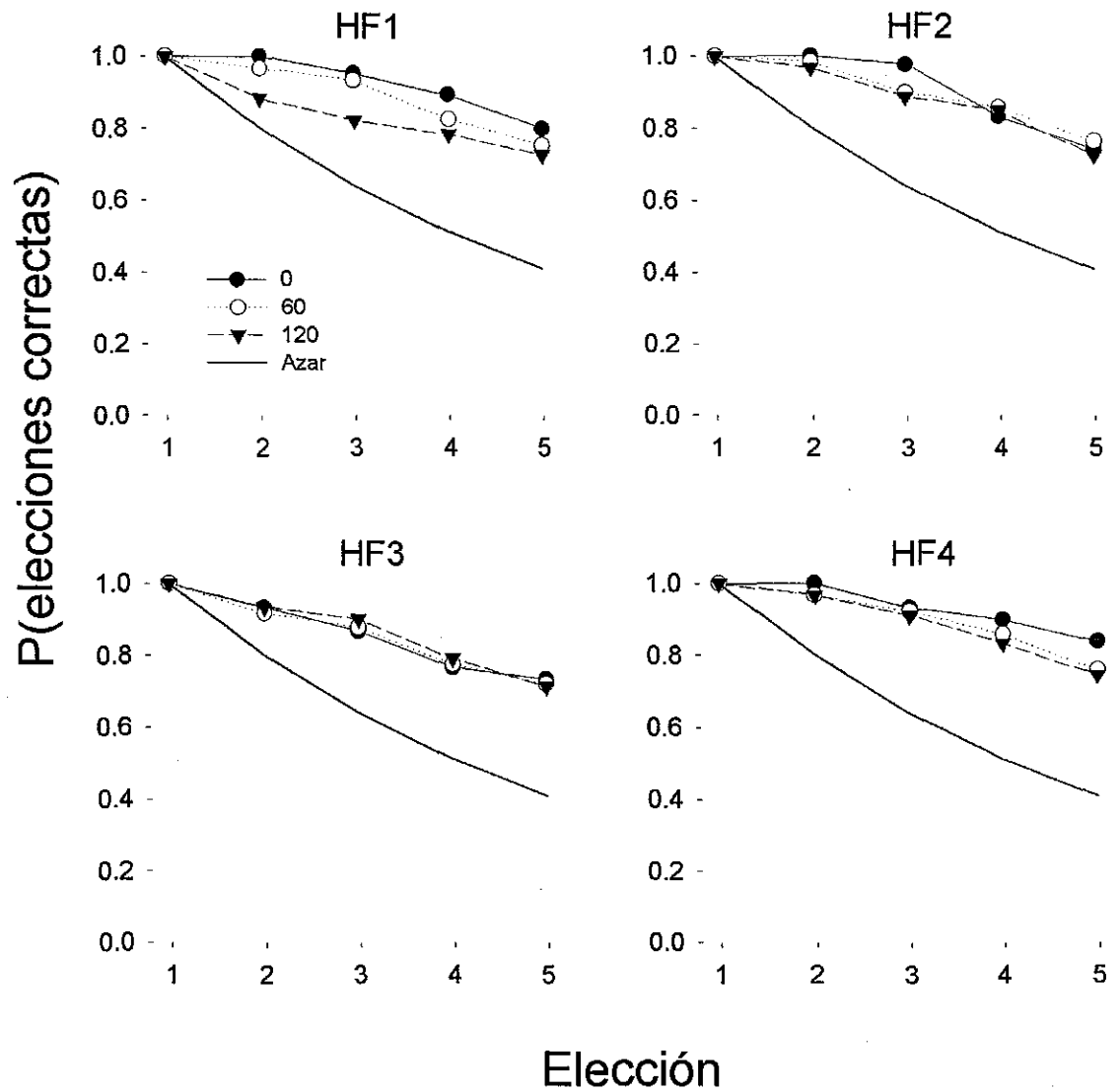


Figura 2.3. Probabilidad de elección correcta en función del número de elección. Los símbolos representan diferentes demoras. La línea sin símbolos representa la ejecución esperada por el azar.

Para todos los sujetos, la probabilidad observada de elegir una estación correcta decayó a través de las elecciones; sin embargo, en todos los casos esta probabilidad se mantuvo por encima de la probabilidad esperada por el azar. En general, en la Figura 2.3 se observaron escasas diferencias entre los tres valores de las demoras utilizadas; a lo largo de las elecciones la probabilidad de elegir correctamente decayó de manera similar

en las tres demoras. Sólo los sujetos HF1 y HF4 mostraron una tendencia a decrementar sus elecciones correctas según era mayor la duración de la demora.

Para detectar de manera más precisa las diferencias entre la probabilidad esperada por el azar y la probabilidad de elección correcta en cada una de las demoras programadas, se calculó la probabilidad corregida de elección para cada elección. Este cálculo se efectuó de la siguiente manera:

$$P_{\text{Obs. Corregida}} = (p_{\text{Obs.}} - p_{\text{Azar.}})/(1 - p_{\text{Azar.}}) \quad (3)$$

Tomando los datos de grupo de los cuatro hámsteres, se calculó la probabilidad corregida de elección correcta para cada una de las tres demoras programadas en función de las cinco primeras elecciones. Se representó en la Figura 2.4. La probabilidad más alta de elección correcta corresponde a la demora 0 (línea con círculos negros), seguida por la demora de un minuto (línea con círculos vacíos), y finalmente la demora de dos minutos (línea con triángulos negros). Todas las demoras se mantienen con valores por encima de lo esperado por el azar (en donde $p = 0$).

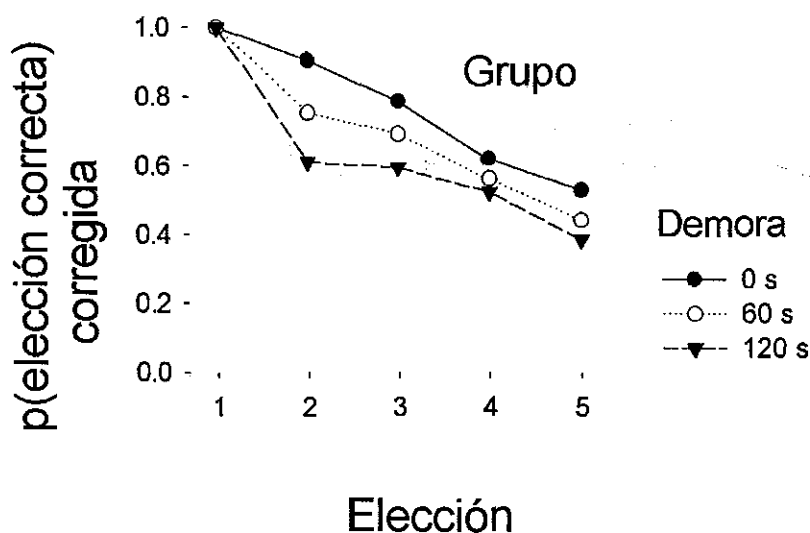


Figura 2.4. Probabilidad de elección correcta en función del número de elección. El nivel de azar corresponde al valor de probabilidad 0. Datos promedio de grupo.

Según se observó en el Experimento 1, un factor importante que pudiera inducir errores, independientemente de la demora programada, es la cercanía o lejanía respecto a las paredes de la caja experimental. Así, las estaciones ubicadas a los extremos guardan mayor cercanía a las paredes laterales que la estación del centro (ver Figura 2.1). Para determinar si hubo influencia de la ubicación de los tubos en las elecciones, se calculó la proporción de errores que ocurrieron en las estaciones de los extremos o en la estación central. La Figura 2.5a (panel superior) muestra para los cuatro sujetos, la proporción de errores cometidos en función de la posición de la estación: extremo o central (los valores de las tres demoras fueron promediados; las barras correspondientes a las estaciones extremas se calcularon promediando los errores de las dos estaciones extremas). Los datos muestran que para todos los sujetos la mayor proporción de errores ocurrió en las estaciones ubicadas en los extremos de la fila. Los datos de grupo (Figura 2.5b, panel inferior) indican una proporción de .72 de errores cometidos en las estaciones extremas, mientras que en la estación central la proporción de errores fue de .45.

Discusión

En este experimento se pudo observar el efecto de introducir diferentes demoras entre cada elección en una tarea de elección espacial. En general, aunque las demoras tuvieron un efecto débil en la ejecución, todos los sujetos mostraron ejecuciones muy por encima de lo esperado por el azar, aún en las demoras más largas. Este resultado muestra que en estas condiciones, el recuerdo de las estaciones ya visitadas no se altera fuertemente en los hámsteres a pesar de una demora de hasta dos minutos.

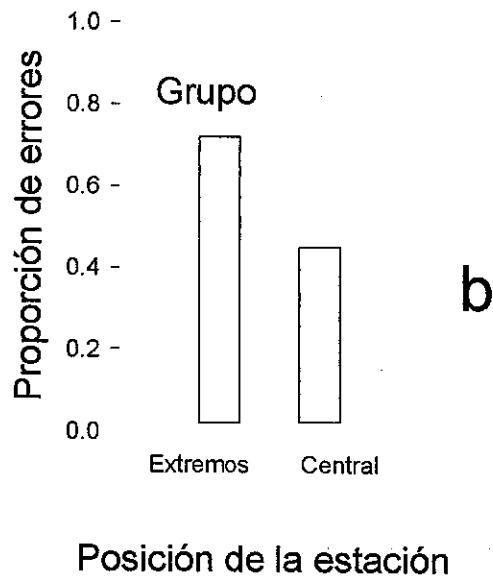
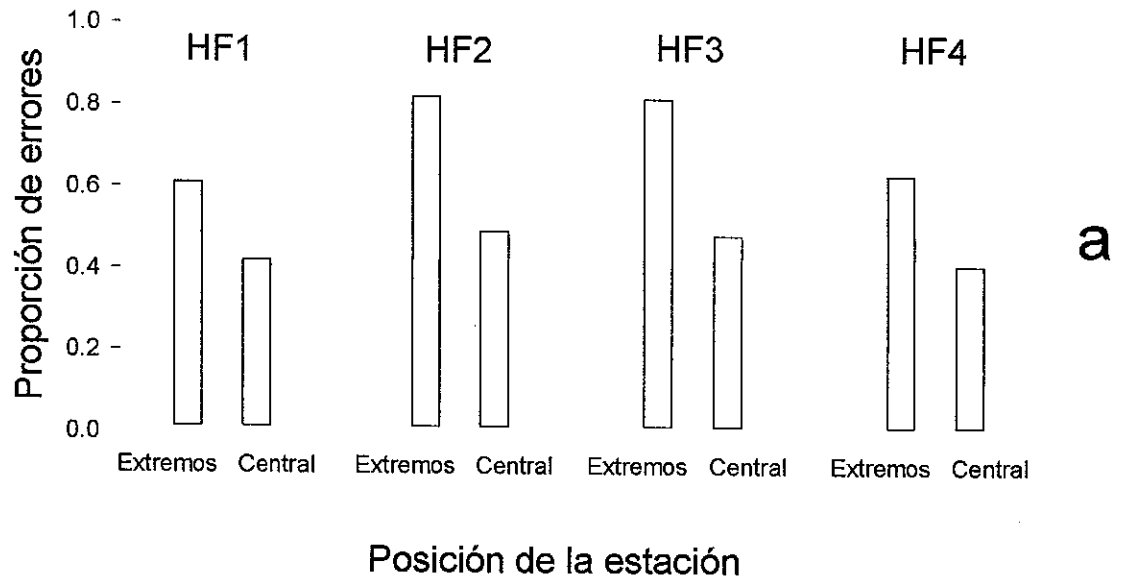


Figura 2.5. Proporción de errores según la posición de las estaciones en la plataforma. Panel a: datos para cada sujeto. Panel b: datos de grupo.

Este hallazgo extiende los resultados obtenidos en otros procedimientos para estudiar la memoria a corto plazo. Por ejemplo, en los estudios de *igualación a la muestra demorada* y *detección demorada de señales* (McCarthy y White, 1987; White y

Wixted, 1999), se introduce una demora entre la presentación de un estímulo muestra y la presentación de los estímulos comparativos; de entre estos últimos el sujeto tiene que identificar el estímulo de muestra que previamente había sido presentado (ver Cumming y Berryman, 1965). Numerosos estudios han encontrado una disminución en las respuestas correctas en función de la longitud de la demora (Berryman, Cumming y Nevin, 1963; Blough, 1959; D'Amato, 1973; Jans y Catania, 1980; Shimp y Moffitt, 1977; Wasserman, Nelson y Larew, 1980). Una explicación conductual de estos datos alude al control del estímulo el cual disminuye en función de la demora en forma exponencial negativa (Branch, 1977; McCarthy y White, 1987; Wixted, 1989).

Resultados similares a los descritos también han sido reportados con el procedimiento de *reacción demorada* (Hunter, 1913, citado en Shettleworth, 1998). En este procedimiento, el experimentador muestra al sujeto un lugar en dónde encontrar alimento; posteriormente se retiene al sujeto durante un lapso de tiempo. Transcurrido este período se permite al sujeto desplazarse y elegir, entre otros lugares, aquel en el que se le señaló la presencia del alimento (ver Tolman, 1932). Conforme mayor es la demora para dirigirse a la meta, menor efectividad en la respuesta. Una objeción a los procedimientos de reacción demorada es que, durante la demora, los sujetos pueden mantener una orientación hacia el lugar señalado, lo cual facilita una elección correcta. En el presente experimento, los sujetos no podían mantener una dirección hacia alguna estación con alimento dado que el sujeto era extraído de la caja experimental durante el periodo de demora; sin embargo, se pudo observar una probabilidad alta a elegir las estaciones correctas aún en demoras de dos minutos.

Por otro lado, una diferencia importante entre el presente experimento y los procedimientos de reacción demorada es que el criterio para una respuesta correcta no era dirigirse a un lugar previamente visitado, sino *evitar* dichos lugares; este tipo de ejecución también se ha observado en laberintos radiales en donde el sujeto recuerda qué lugares ha visitado para evitar entrar a ellos (Olton y Samuelson, 1976). Esta estrategia de respuesta también es conocida como *cambiar-ganar* (Olton, 1982; Stephens y Krebs, 1986) y representa una extensión de la alternación espontánea (ver Dember y Fowler, 1958). Según esta estrategia, los sujetos tenderán a dirigirse siempre a lugares no visitados previamente y en donde es más probable encontrar alimento. Los resultados en este experimento mostraron esta tendencia a elegir estaciones no visitadas anteriormente principalmente al inicio del ensayo; conforme los sujetos agotaban los lugares con alimento, los errores tenían mayor probabilidad de ocurrir. Sin embargo, las elecciones correctas obtuvieron un porcentaje muy por encima de lo esperado por el azar, lo cual replica lo obtenido en otros estudios llevados a cabo con ratas (Olton y Samuelson, 1976) y hámsteres (Jones et al, 1990).

Un factor que pudo ser importante para el decaimiento en las elecciones correctas a lo largo del ensayo fue que los sujetos mostraron un sesgo hacia los tubos ubicados en los lugares cercanos a las paredes; es decir, los sujetos tendieron a elegir los tubos adyacentes a las paredes en más de una ocasión en un mismo ensayo, por lo que la proporción de errores fue más alta en los tubos extremos de la fila que en el central. Este sesgo por elegir en mayor número de ocasiones los lugares cercanos a las paredes también fue reportado en el Experimento 1 y muestra la tendencia de los roedores por preferir regiones marginales en espacios abiertos (Barnett, 1963).

EXPERIMENTO 3

En el Experimento 2 los hámsteres tuvieron una ejecución superior a la esperada por el azar aún con demoras entre elecciones de 120 seg. Este resultado indica que predominó la estrategia de *cambiar-ganar* (Olton, 1982), evitando regresar a las estaciones ya elegidas. Debido a que en ambientes naturales la comida se presenta en zonas (*patches*), es importante evaluar si este patrón de alternación ocurre no sólo entre estaciones sino entre diferentes grupos de estaciones.

Empleando estaciones agrupadas en diferentes conjuntos, es posible identificar si el patrón de obtención de alimento consiste en elegir estaciones de un mismo conjunto hasta agotar el alimento de dicho conjunto, o si predominan las elecciones a estaciones de grupos diferentes en cada ocasión. En el primer caso se dirá que predomina una estrategia de *agrupamiento* (Dallal y Meck, 1990), mientras que en el segundo caso se hablará de un patrón de *alternación*.

Este experimento se diseñó para evaluar si predomina alguno de estos patrones de obtención de alimento (alternación o agrupamiento), por lo que se colocaron las estaciones formando dos conjuntos de tres estaciones cada uno. Como variables dependientes se registraron las elecciones de los sujetos entre las diferentes estaciones (alternación o agrupamiento) y la probabilidad de una elección correcta en cada oportunidad de elegir.

Método

Sujetos: Se utilizaron cuatro hámsteres dorados (*Mesocricetus auratus*) de siete meses de edad. Estos sujetos ya habían participado en el Experimento 2 (HF1, HF2, HF3 y HF4) y fueron mantenidos bajo las mismas condiciones. Los sujetos tuvieron acceso al

alimento durante 18 horas; el experimentador extraía el alimento que los hámsteres habían almacenado en su nido seis horas antes de iniciar las sesiones experimentales¹¹.

Aparato. El espacio experimental utilizado fue el mismo que el descrito en el Experimento 2. Los cilindros metálicos que se emplearon para depositar el alimento medían 11 cm de diámetro y 13 cm de altura. Estos cilindros contenían 5 cm de cemento endurecido, por lo que a 8 cm de profundidad respecto al borde superior del cilindro se encontraba la pieza de alimento (arroz inflado). Los sujetos tenían que subir al cilindro e introducirse completamente al interior del mismo para obtener la pieza de alimento. Seis cilindros metálicos fueron colocados sobre la plataforma dispuestos en dos líneas paralelas de tres cilindros cada una (ver Figura 3.1a y b). La distancia entre ambas líneas fue de 70 cm y la distancia entre los cilindros de una misma línea fue de 6 cm. La caja de salida (12.5 x 12.5 x 12.5 cm), construida de acrílico, fue colocada en el extremo sur de la plataforma [cuadrante (1,5)]. Para un grupo de hámsteres (HF1 y HF2), los dos conjuntos de cilindros estuvieron colocados uno al extremo derecho [cuadrantes (4,9), (5,9) y (6,9)] y otro al extremo izquierdo [cuadrantes (4,1), (5,1) y (6,1)] de la plataforma (ver Figura 3.1a), de modo que para elegir algún cilindro los sujetos debían girar ya sea a la derecha o a la izquierda respecto a la caja de inicio. Para otro grupo de hámsteres (HF3 y HF4), los dos conjuntos de cilindros fueron colocados uno al extremo norte de la caja experimental [cuadrantes (9,4), (9,5) y (9,6)] y otro al lado sur [cuadrantes (2,4), (2,5) y (2,6)] junto a la caja de salida (Figura 3.1b). Las condiciones de ruido blanco e iluminación permanecieron idénticas a las descritas en el Experimento 2.

¹¹ Se ha encontrado una alta tendencia en hámsteres a buscar alimento y guardarlo cuando el almacenado en su nido es insuficiente (ver introducción), a pesar de la cantidad de alimento consumido (Day y Bartness, 2001; Borer, 1985; Waddell, 1951).

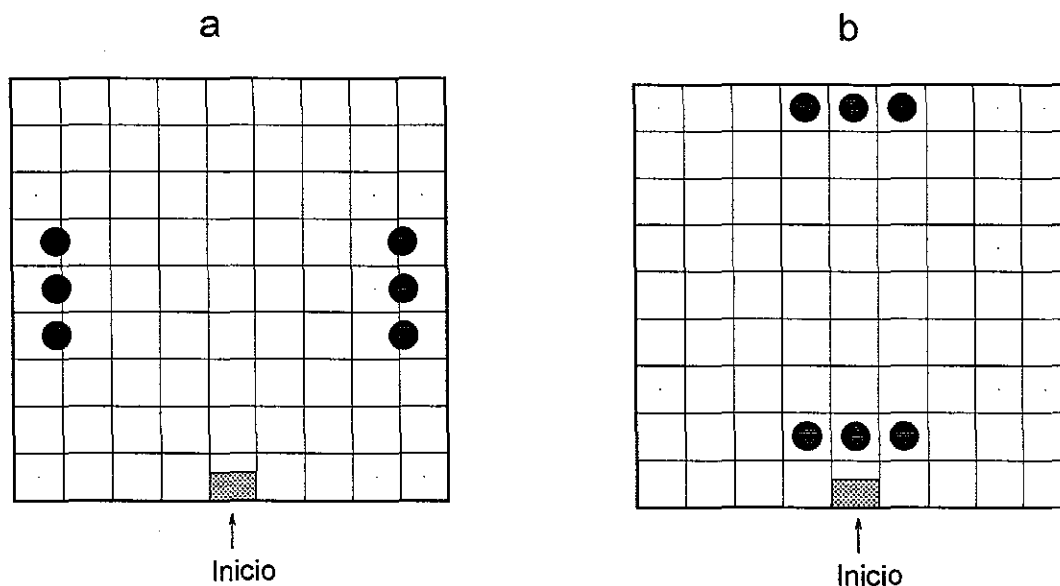


Figura 3.1. Ubicación de los cilindros respecto al cuadrante de inicio para los dos grupos de hámsteres (paneles a y b).

Procedimiento. No se requirieron ensayos de entrenamiento a la tarea, debido a que los sujetos ya habían participado en el Experimento 2. Cada ensayo iniciaba colocando al hámster dentro de la caja de inicio. El hámster salía de la caja y podía elegir cualquier cilindro. Para poder obtener el alimento, los sujetos debían introducir todo su cuerpo al cilindro; una vez dentro del cilindro, el experimentador tomaba el cilindro que contenía al hámster y lo retornaba a la caja de inicio. La caja de inicio se mantuvo cerrada, impidiendo salir al hámster hasta que el experimentador hubo regresado el cilindro a su lugar. Esta operación se repitió en cada ensayo hasta que el sujeto consumió las seis piezas de alimento, al ocurrir 12 elecciones o una vez transcurridos 10 minutos.

Se realizaron 42 ensayos en total, tres ensayos por día. El piso de la caja experimental se limpió con una franela húmeda entre cada ensayo; se prosiguió a otro ensayo hasta que el piso estuviera completamente seco. Al igual que en el experimento anterior, los sujetos fueron expuestos de manera alternada a la situación experimental.

Todas las sesiones experimentales fueron filmadas por la videocámara ubicada en la parte superior de la caja experimental.

Resultados

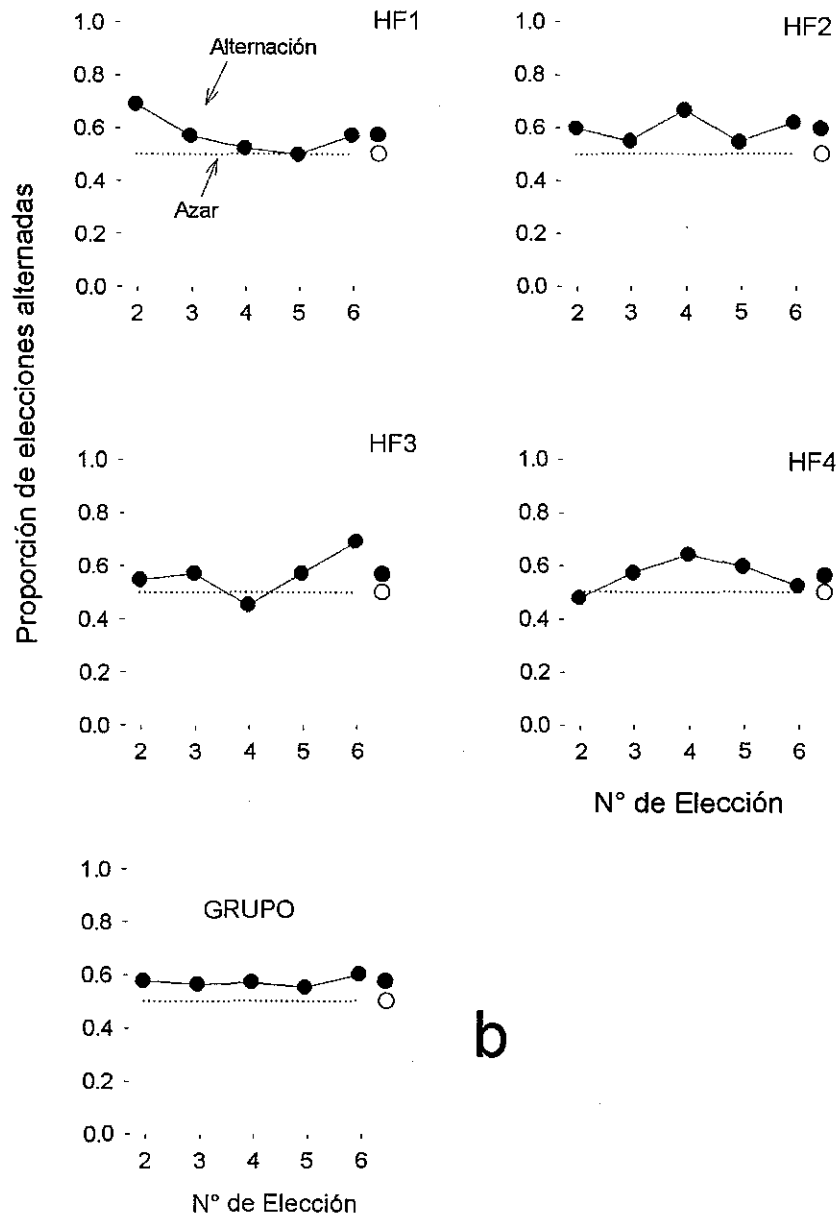


Figura 3.2. Proporción de elecciones alternadas en función del número de elección para los cuatro sujetos (Panel a) y el promedio del grupo (Panel b). Los círculos negros con líneas continuas representan las elecciones en alternación y la línea punteada representa la ejecución al azar. Los círculos negros y blancos sin líneas representan el promedio a través de las cinco elecciones para respuestas de alternación y ejecución al azar, respectivamente.

La Figura 3.2 muestra la proporción de elecciones alternadas en función del número de elección en los cuatro hámsteres (cuatro paneles superiores). En general, la proporción de alternación (línea continua con círculos negros) es ligeramente superior a la ejecución aleatoria (línea punteada). A lo largo de las elecciones no se encontró una tendencia sistemática entre los sujetos a disminuir o aumentar la alternación; el promedio de las cinco elecciones se muestra con los símbolos sin línea al extremo derecho de cada panel (círculos negros para las elecciones de alternación y círculos vacíos para la ejecución aleatoria).

El panel inferior de la Figura 3.2 muestra los datos promediados del grupo. Como puede observarse, no hay variación a través de las elecciones; existe sólo una proporción ligeramente superior de alternación (0.57) a la esperada por el azar (0.50).

La Figura 3.3 muestra la probabilidad de elecciones correctas observadas (línea continua con círculos negros) y la esperada por mero azar (línea cortada con círculos vacíos) en función de las primeras seis elecciones. En los cuatro sujetos, la probabilidad observada es superior a la probabilidad aleatoria; el sujeto HF2 fue el que menos diferencia mostró con una probabilidad observada promedio de .81, y una probabilidad aleatoria promedio de .49.

Discusión

Los resultados de este experimento muestran que la estrategia de alternación entre los grupos de estaciones predominó sobre la estrategia de agrupamiento, siendo ligeramente superior a la esperada por el azar. Estos resultados difieren de los obtenidos en otros experimentos sobre aprendizaje espacial en animales, los cuales han reportado que la ejecución de los sujetos es más efectiva cuando existe la posibilidad de agrupar las

respuestas bajo alguna categoría (Capaldi, 1992; Macuda y Roberts, 1995; Shimp, 1979). Por ejemplo, en laberintos radiales los sujetos cometen menos errores cuando diferentes conjuntos de brazos se distinguen por el tipo de alimento (Dallal y Meck, 1990) o por estímulos intralaberinto (Cohen, Burkhardt, Jones e Innis, 1990; Cohen, Mallet y O'Malley, 1993; Macuda y Roberts, 1995). Dichos estímulos permiten el agrupamiento de un gran número de brazos, facilitando la memoria de dichos lugares y el orden para obtener el alimento (Rakitin, Dallal y Meck, 1992).

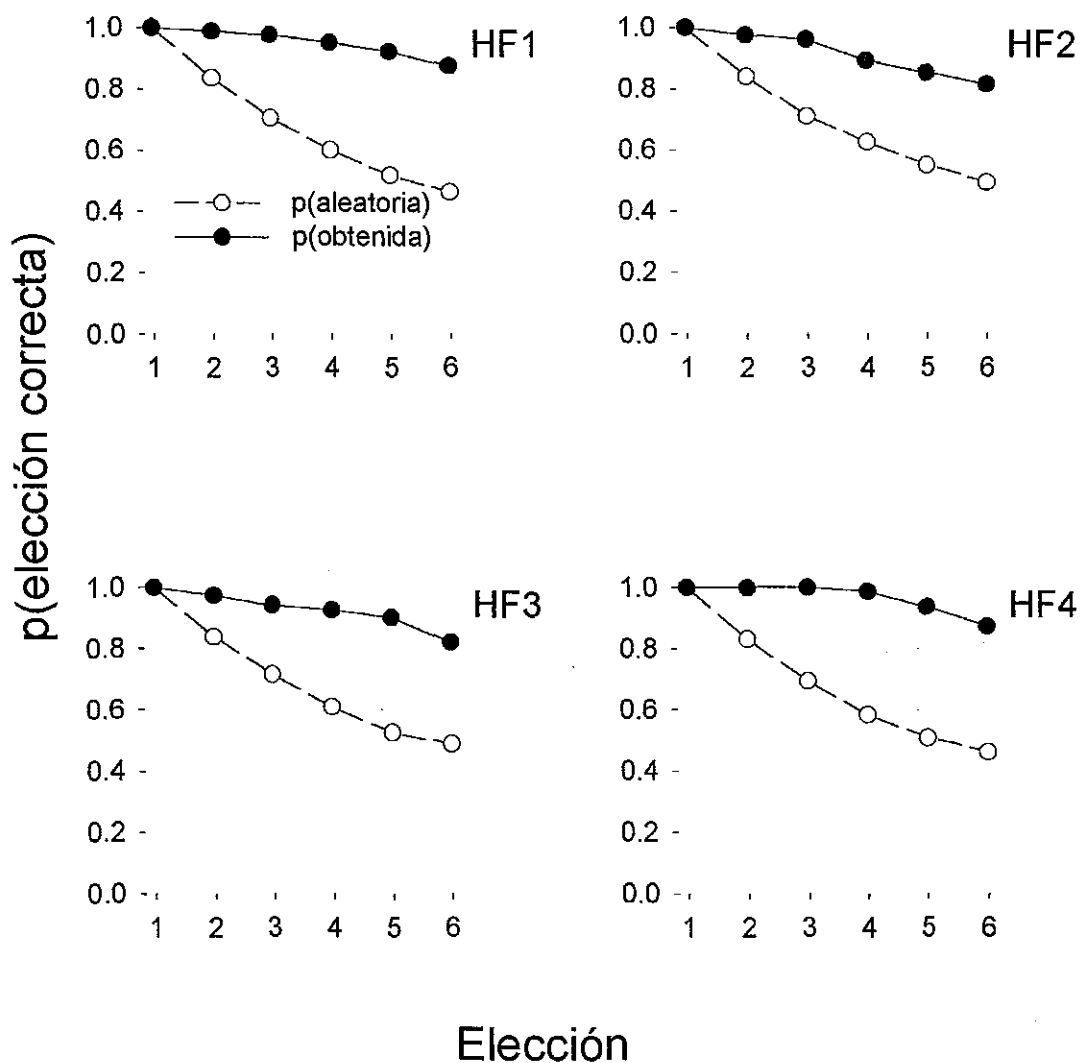


Figura 3.3. Probabilidad de una elección correcta en función del número de elección. Círculos negros representan la probabilidad obtenida y los círculos blancos la probabilidad aleatoria.

Una diferencia importante entre aquellos estudios y el presente experimento es que en dichos estudios las ratas fueron entrenadas explícitamente en la conducta de agrupamiento, es decir, se utilizó un procedimiento de elección forzada entre los diferentes conjuntos de brazos; a partir de dicho entrenamiento se evaluaba el número de errores cometidos en comparación con aquellos sujetos que no recibieron dicho entrenamiento. En contraste, el procedimiento de este experimento consistió en una elección libre a partir de un mismo punto de salida; los hámsteres se dirigían a cualquier estación sin haber recibido entrenamiento con elección forzada hacia algún conjunto de estaciones. La predominancia de una estrategia de alternación sobre una de agrupamiento pudo deberse a esta razón.

Otra diferencia consistió en el tipo de señal que agrupaba las distintas estaciones. En los estudios descritos se utilizaron ciertas propiedades visuales o táctiles del laberinto para definir cada conjunto de brazos (ver Cohen et al, 1990). En cambio, en este experimento los conjuntos de estaciones fueron definidos por su proximidad espacial; los hámsteres elegían entre conjuntos de estaciones cercanos o lejanos entre sí. Un procedimiento similar, en el que se definieron los grupos de metas según una propiedad espacial, fue reportado por Schenk, Contant y Grobety (1990). En dicho estudio se observó que las ratas mostraron mayor conducta de agrupamiento cuando los diferentes conjuntos de brazos en un laberinto modular divergían más entre ellos (ángulos de 90°) que cuando eran más convergentes (ángulos menores de 90°). Este resultado es parcialmente similar al obtenido en este experimento, dado que los hámsteres tendieron a elegir en cada oportunidad más las estaciones con mayor divergencia (alternación). No obstante, en el experimento de Schenk et al. (1990), las ratas nunca iniciaban sus

elecciones desde un mismo punto de salida, por lo que en su resultado también pudo haber influido la tendencia de los sujetos a dirigirse a los lugares más próximos en cada elección (ver Experimento 1 de esta tesis; Stephens y Krebs, 1986).

A pesar de que la conducta de elección no se organizó en segmentos según la proximidad de los cilindros, los sujetos sí fueron eficientes en la obtención del alimento ya que tendieron a elegir una estación nueva en cada elección; es decir, aunque los hámsteres mostraron una alternación ligeramente superior a lo esperado por el azar entre los dos conjuntos de estaciones, la probabilidad de elección correcta en cada elección se mantuvo muy por encima de lo esperado por mero azar.

EXPERIMENTO 4

En el Experimento 3 los hámsteres tuvieron sólo una ligera tendencia a alternar *entre grupos* de estaciones pero una fuerte tendencia a alternar *entre estaciones*, mostrando gran eficiencia en la obtención de alimento. La conducta de alternación ha sido característica de las ejecuciones en los laberintos radiales (Olton, 1982) por lo que diversos estudios han evaluado factores que pudieran estar involucrados en tal fenómeno, principalmente la estructura del laberinto (Schenk et al, 1990; Yoerg y Kamil, 1982) y la presencia de señales intra y extra laberinto (Brown y Drew, 1998; Brown y Moore, 1997; Suzuki et al, 1980). En los procedimientos típicos de laberinto radial, todos los lugares con alimento están conectados al punto de inicio por *corredores* o *brazos* (Olton, 1979), de manera que la trayectoria del sujeto consiste en seguir algún corredor hasta el lugar con alimento y regresar al mismo punto de inicio para seguir otro corredor.

En este experimento se utilizó una preparación experimental similar a los laberintos radiales, sólo que no hubo corredores que los sujetos pudieran seguir para llegar al alimento: los ocho lugares con alimento se ubicaron en un espacio abierto. De esta manera los sujetos pudieron desplazarse y girar en cualquier dirección antes de elegir alguna estación. Las variables dependientes fueron la distancia recorrida para elegir una estación, las subidas parciales a las estaciones antes de elegir una estación, la probabilidad de elección correcta en las ocho primeras elecciones y el patrón de desplazamiento para cada elección.

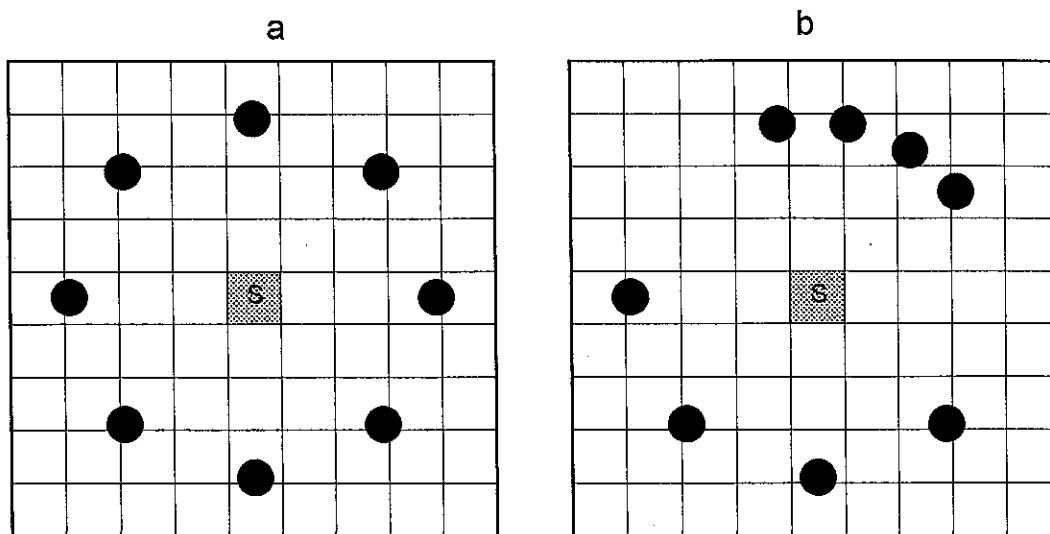


Figura 4.1. Ubicación de las estaciones (círculos negros) y de la caja de inicio (cuadro gris) en la plataforma experimental para las condiciones Equidistantes (Panel a) y Agrupados (Panel b).

Método

Sujetos. Se emplearon los mismos sujetos del Experimento 3 (HF1, HF2, HF3 y HF4), los cuales contaban con ocho meses de edad. Las condiciones ambientales, de alimentación y bebida fueron las mismas que las descritas en el Experimento 3.

Aparato. Se utilizó el mismo aparato que en los experimentos anteriores. Ocho cilindros metálicos como los descritos en el Experimento 3 (cilindros de 11 cm de diámetro y 13 cm de altura) fueron colocados sobre la superficie, formando un círculo de 74 cm de diámetro con una separación entre cada cilindro de 20 cm (ver Figura 4.1a). En el centro del círculo se colocó la caja de inicio construida de acrílico transparente y que medía 14 x 14 x 14 cm. La distancia entre el centro de la caja de inicio y el borde de los cilindros fue de 37 cm. En una de las condiciones (ver procedimiento) se estrechó la distancia entre los cuatro cilindros del noreste, logrando una distancia de 5 cm entre las

cuatro estaciones pero manteniendo la misma longitud respecto al centro. Los cuatro cilindros restantes (ubicados al suroeste de la plataforma) permanecieron en su mismo sitio. La distancia entre los cilindros extremos de cada conjunto fue de 43 cm (ver Figura 4.1b).

Procedimiento. El experimentador colocó al hámster dentro de la caja de inicio (ubicada en el centro de la circunferencia formada por las estaciones) al inicio de cada ensayo. Una vez que el sujeto elegía una estación, el experimentador tomaba el cilindro con el hámster en el interior y regresaba al hámster a la caja de inicio; después de colocar al cilindro en su lugar se permitió salir nuevamente al sujeto. Esta operación se repitió hasta que el hámster lograra las ocho piezas de alimento, al realizar doce elecciones o al transcurrir 10 minutos.

En este experimento se programaron dos condiciones. En la primera condición (Condición *Equidistantes*), todos los cilindros adyacentes mantuvieron la misma distancia (Figura 4.1a). En la Condición *Agrupados*, los cuatro cilindros del noreste eran más próximos entre sí (5 cm de separación) que el resto (Figura 4.1b). Estas dos condiciones se programaron siguiendo un diseño ABAB, en bloques de 10 ensayos cada condición, dos ensayos cada día. Sólo el primer bloque de la Condición *Equidistantes* duró 34 ensayos. Los sujetos fueron expuestos de manera alternada a la situación experimental. El piso de la caja experimental se limpió entre cada ensayo con una franela húmeda. Todas las sesiones experimentales fueron filmadas por la videocámara ubicada en la parte superior de la caja experimental.

Resultados

La distancia recorrida por los sujetos a partir de la caja de inicio a la estación elegida se midió en el número de cuadrantes visitados. En la Figura 4.2a se muestra, para los cuatro sujetos, la distancia recorrida desde la caja de inicio en función del número de elección. Las líneas con círculos vacíos representan los primeros 17 ensayos, mientras

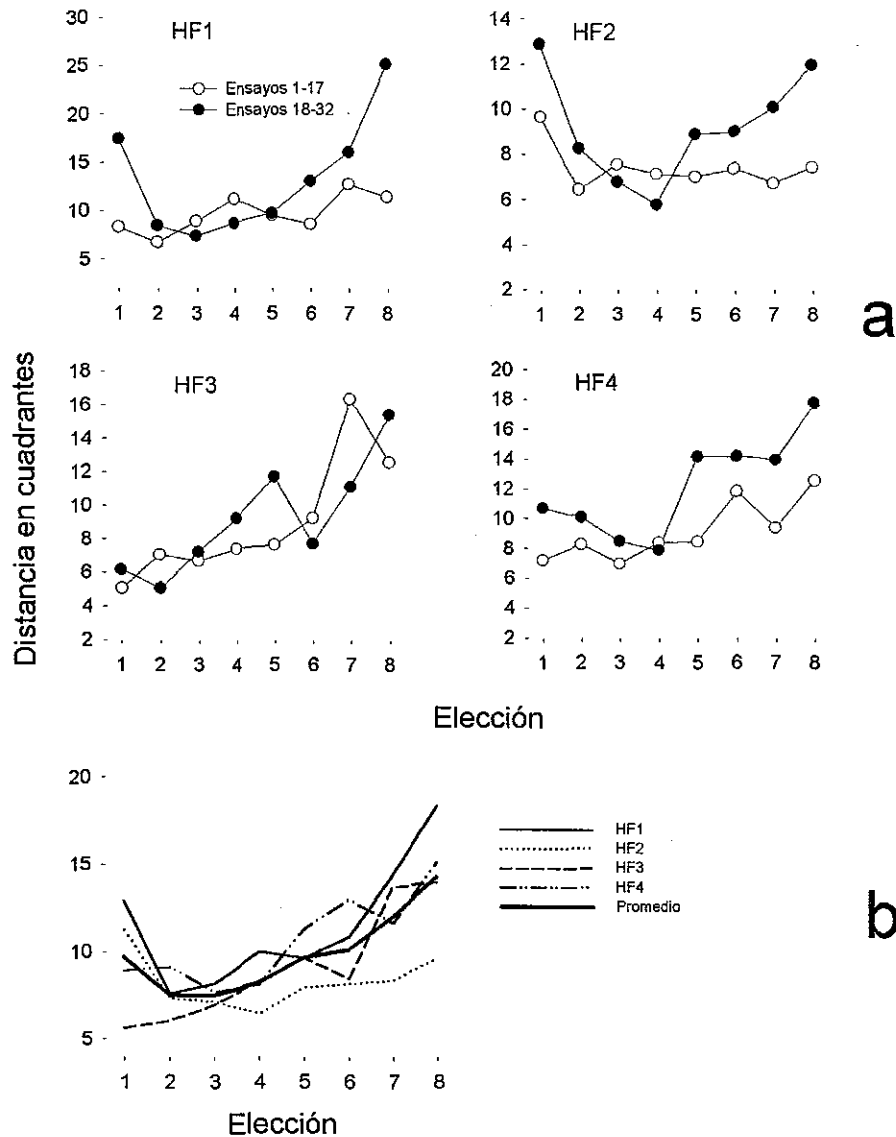


Figura 4.2. Distancia recorrida (cuadrantes) en función del número de elección. En el Panel a, los círculos vacíos representan los primeros 17 ensayos y los círculos negros a los últimos 15. En el Panel b, se representan los datos de los 32 ensayos promediados para cada hámster (diferentes líneas, línea continua gruesa representa al promedio de grupo).

que las líneas con círculos negros representan los últimos 15 ensayos. Todos los datos fueron tomados exclusivamente del primer bloque de la condición Equidistantes con el fin de no incluir desplazamientos por exploración ante los cambios en la condición Agrupados. Con la excepción de un sujeto (HF3), las líneas con círculos negros describen una función bitónica descendente-ascendente; esto es, de las primeras cuatro elecciones la mayor distancia corresponde a la Elección 1, mientras que de las últimas cuatro elecciones la de mayor distancia es la Elección 8. Los datos correspondientes a los primeros 17 ensayos (círculos vacíos) muestran una función más plana, a excepción del sujeto HF3 que tiene una tendencia a incrementar la distancia a lo largo de las elecciones.

La Figura 4.2b muestra los datos calculados sobre los 32 ensayos para cada animal. La distancia recorrida a partir de la caja de inicio tiende a incrementar en función del número de elección; sin embargo, todos los sujetos excepto uno (HF3, líneas cortadas) tienden a recorrer mayor distancia en la primera elección que en la segunda (línea continua gruesa).

De cada sujeto se hizo una selección de aquellos ensayos en los que no se cometió ningún error en las ocho elecciones y se midió la distancia recorrida para elegir cada estación. En la Figura 4.3 se muestran los resultados para las elecciones correctas (líneas con círculos vacíos) comparados con las elecciones de todos los ensayos, incluyendo las elecciones erróneas (líneas con círculos negros). En general no se encontró diferencia sistemática en la distancia recorrida entre las elecciones correctas y las elecciones con errores. Los datos de grupo (Figura 4.3b) muestran perfiles semejantes.

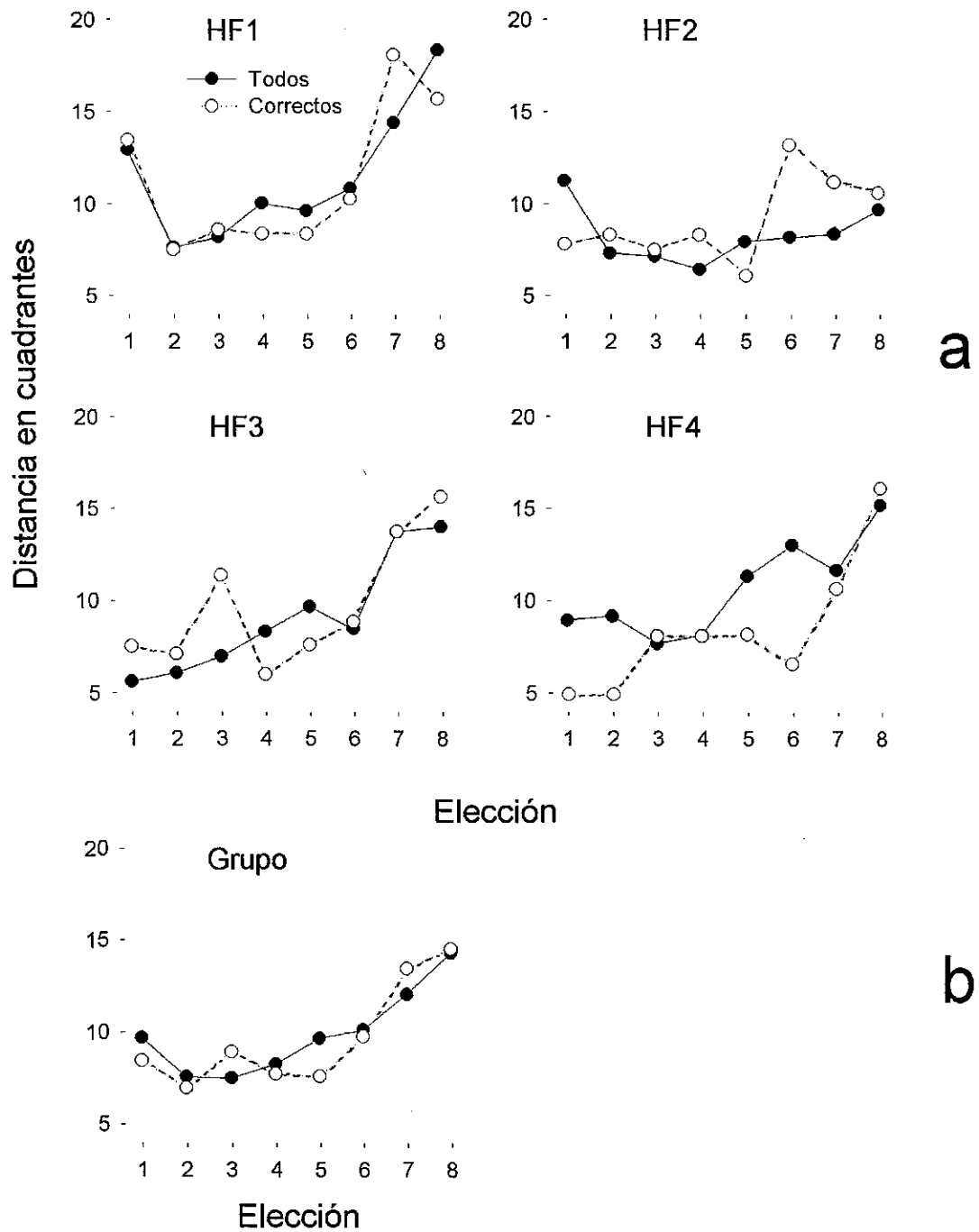


Figura 4.3. Distancia recorrida (cuadrantes) en función del número de elección. Panel a: datos de cada sujeto. Panel b: datos de grupo. Ver detalles en texto principal.

Aunque el hámster tenía que introducirse completamente al cilindro para obtener el alimento, se consideró que una elección ocurría a partir de que el hámster introducía

toda su cabeza al interior del cilindro. Aquellos movimientos que le permitían sólo tocar la parte superior del cilindro (arista superior) sin introducir su cabeza fueron categorizadas como elecciones o subidas *parciales*. En la Figura 4.4 se muestran las subidas parciales efectuadas por los cuatro hámsteres (líneas delgadas) y el promedio del grupo (línea continua gruesa) en función del número de elección. A pesar de que el número de subidas parciales fue escaso (un máximo de 1.9 observado en el sujeto HF1), todos los sujetos mostraron una tendencia a incrementar el número de subidas parciales conforme elegían más estaciones; sólo el sujeto HF4 muestra un marcado descenso en la séptima elección.

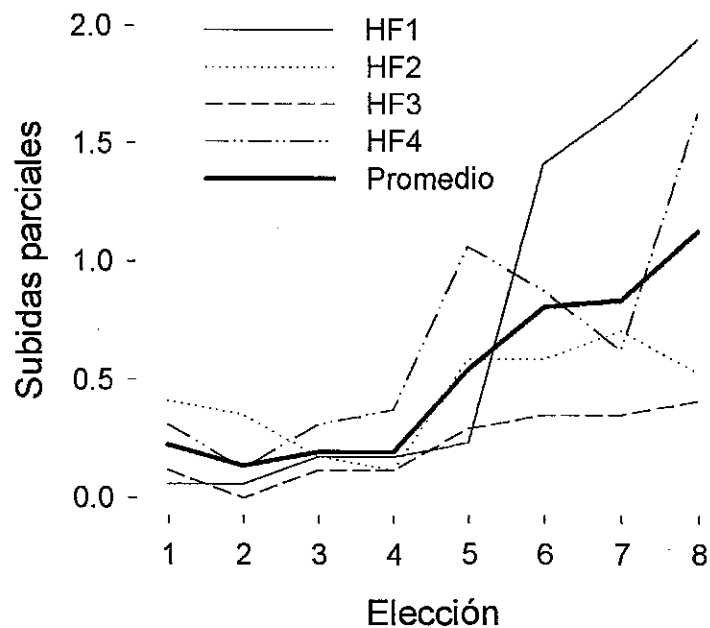


Figura 4.4. Subidas parciales en función del número de elección. Cada línea representa un sujeto. Línea gruesa representa promedio de grupo.

De los datos obtenidos en las subidas parciales, se seleccionaron aquellos ensayos en los que los sujetos no cometieron ningún error. Estos datos se compararon con los datos que incluían errores en alguna elección y se graficaron en la Figura 4.5a. En esta

figura (paneles superiores) se observa que en general, las subidas parciales durante las primeras elecciones fueron más frecuentes para los ensayos exclusivamente correctos

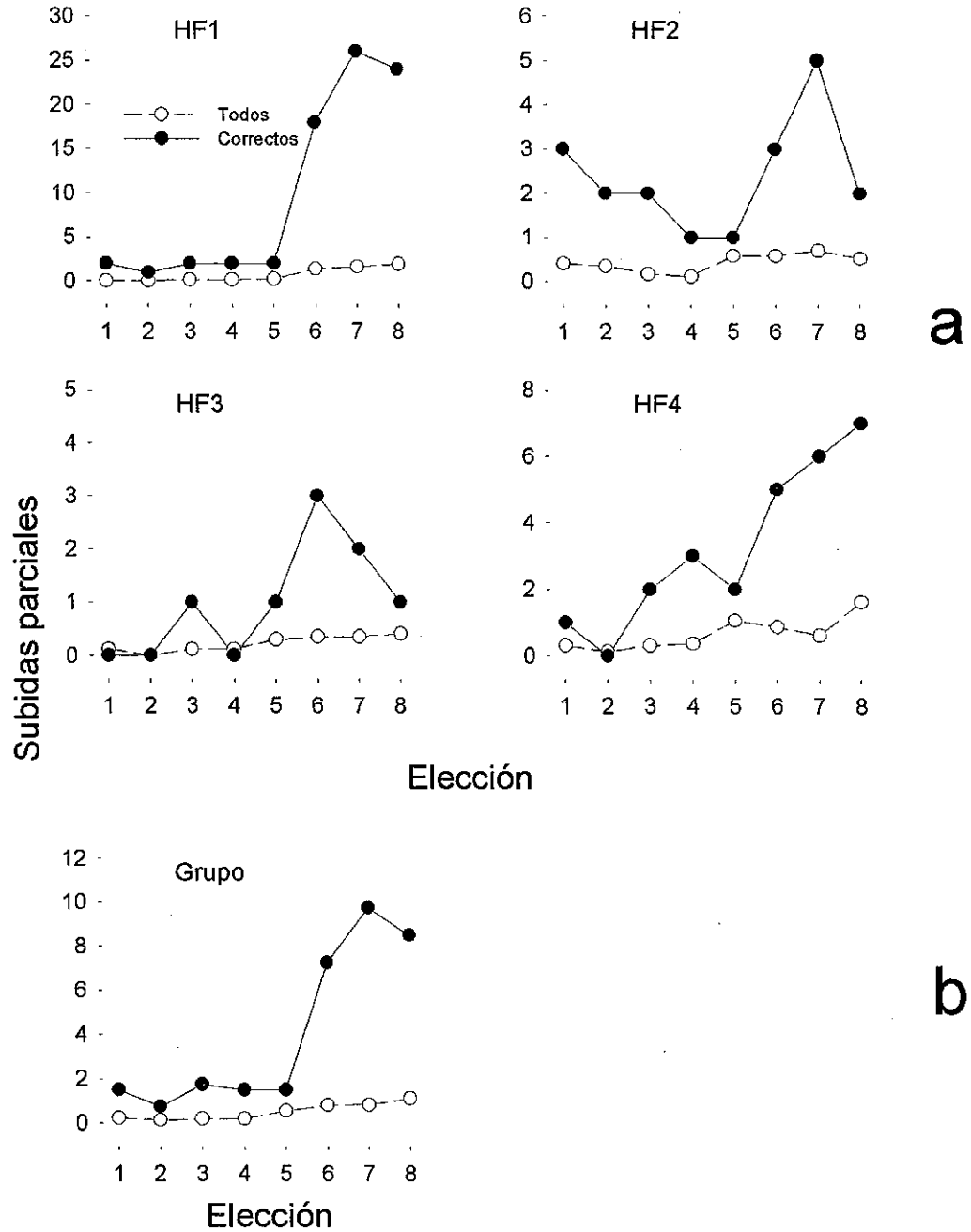


Figura 4.5. Subidas parciales en función del número de elección. Panel a: datos para cada hámster. Panel b: datos de grupo. Ver detalles en texto principal.

(líneas con negros), que para aquellos que incluían errores (líneas con círculos vacíos). Esta tendencia se incrementó fuertemente para las elecciones 5 a 8: todos los sujetos hicieron más subidas parciales en las últimas elecciones de los ensayos exclusivamente correctos que en las últimas elecciones de los ensayos con errores. La Figura 4.5b muestra los datos del grupo. Las últimas tres elecciones de los ensayos exclusivamente correctos incrementan notoriamente en el número de subidas parciales; las elecciones con elecciones incorrectas permanecen prácticamente con los mismos valores que en las elecciones iniciales.

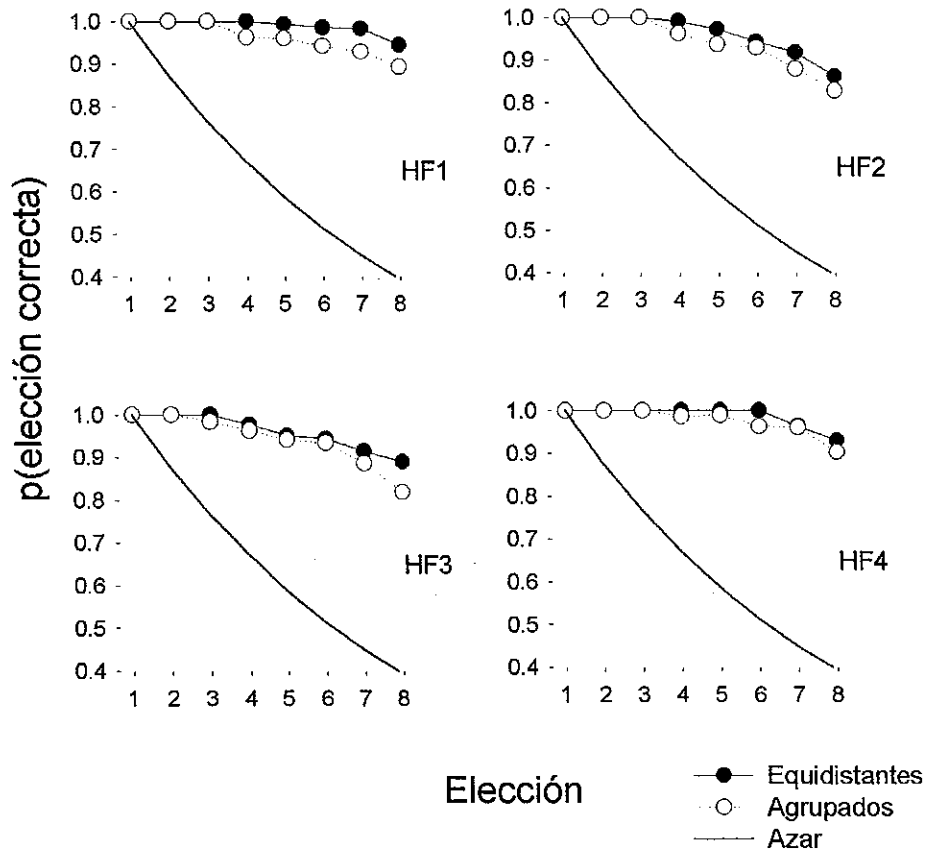


Figura 4.6. Probabilidad de elección correcta en función del número de elección.

La probabilidad de elección correcta se graficó en la Figura 4.6 en función del número de elección. Esta figura muestra para los cuatro sujetos la probabilidad de elecciones correctas en la condición Equidistantes (líneas con círculos negros), la condición Agrupadas (líneas con círculos vacíos) y la probabilidad esperada por el azar (línea sin símbolos). En los cuatro hámsteres se observa una caída ligeramente mayor en la probabilidad correspondiente a la condición Agrupadas respecto a la condición Equidistantes; sin embargo, ambas condiciones muestran una probabilidad muy por encima de la esperada por el azar.

La Figura 4.7 muestra el porcentaje de elecciones correctas en la condición Equidistantes y en la condición Agrupadas. La condición de estaciones equidistantes obtuvo mayor porcentaje de elecciones correctas (91%) que la condición con cuatro estaciones agrupadas (86%). El porcentaje de elecciones correctas esperado por el azar quedó muy por debajo de ambas condiciones con un porcentaje de 65.

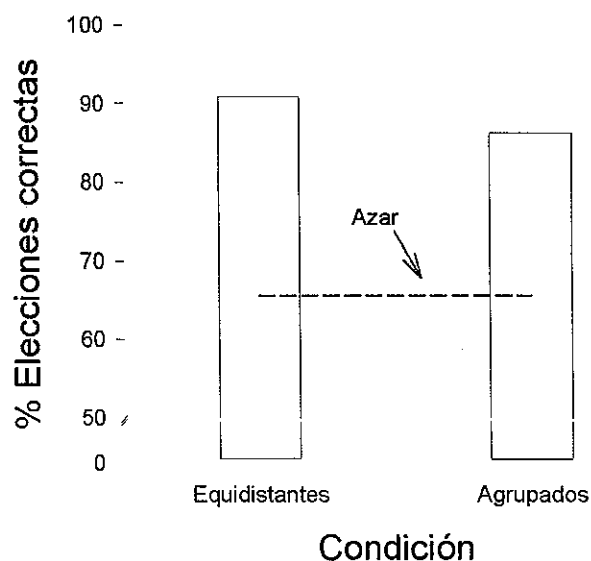


Figura 4.7. Comparación del porcentaje de elecciones correctas en la condición Equidistantes y la condición Agrupados. La línea cortada muestra el porcentaje de elecciones correctas al azar.

Para comprobar si esta disminución en el porcentaje de elecciones correctas en la condición Agrupadas se debió a un mayor número de errores cometidos en las estaciones yuxtapuestas al nordeste de la plataforma que en las estaciones sin agrupar al suroeste de la plataforma (ver Figura 4.1b), se contaron los errores cometidos en estos dos conjuntos

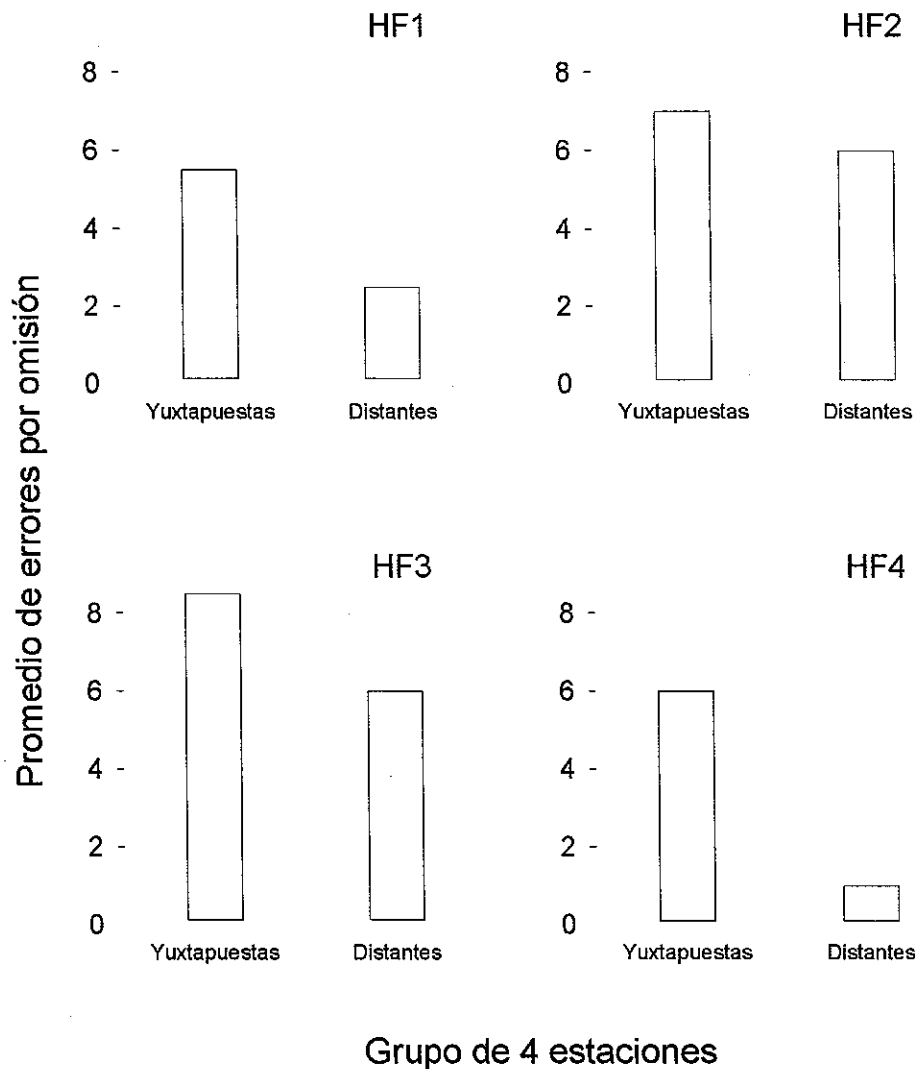


Figura 4.8. Promedio de errores por omisión en la condición Cercanos .

de estaciones durante la condición Agrupados. El número de errores (i.e. subidas a estaciones previamente elegidas) cometidos en las estaciones yuxtapuestas y las estaciones espaciadas fue muy similar entre sí, obteniéndose una diferencia de 1.1 errores

en promedio. Sin embargo, al obtenerse los errores por *omisión* (i.e. las estaciones no elegidas a lo largo de los ensayos) se puede observar que los cuatro hámsteres hicieron más errores por omisión en las estaciones yuxtapuestas que en las estaciones que permanecieron distantes, con una diferencia promedio de 2.9 errores (Figura 4.8).

Para evaluar patrones en las elecciones sucesivas, se registró la ubicación angular de la estación actualmente elegida (E_n) respecto de la estación anterior (E_{n-1}), contando el número de estaciones que las separaban entre sí. Es decir, a la estación previamente elegida (E_{n-1}) se le asignó un valor de 0; la siguiente estación elegida (E_n) podía tener un valor de 1 a 4 o de -1 a -4 según el número de estaciones adyacentes que la separaban de E_{n-1} , ya sea siguiendo la dirección de las manecillas del reloj o siguiendo la dirección contraria [por ejemplo, se obtenía un valor de 0 si la estación actualmente elegida E_n era la misma que la estación previamente elegida E_{n-1} . La elección de estaciones adyacentes (i.e. desplazándose en círculo), ya sea en el sentido o en contra de las manecillas del reloj, producían valores de 1 o -1, respectivamente]. En la Figura 4.9a se graficó para los cuatro hámsteres, el porcentaje de elecciones realizadas según la posición de la estación previamente elegida. Las líneas con círculos negros indican el patrón obtenido en la condición Equidistantes, mientras que las líneas con círculos vacíos representan la condición Agrupadas. En los cuatro sujetos se observó un porcentaje casi nulo de elecciones de la estación previamente elegida (posición 0). De 1 a 4 y de -1 a -4, se observa una ligera tendencia disminuir los porcentajes en las posiciones más alejadas del 0. En los cuatro hámsteres no se encontraron diferencias sistemáticas entre las dos condiciones. La Figura 4.9b confirma estas observaciones con datos de grupo.

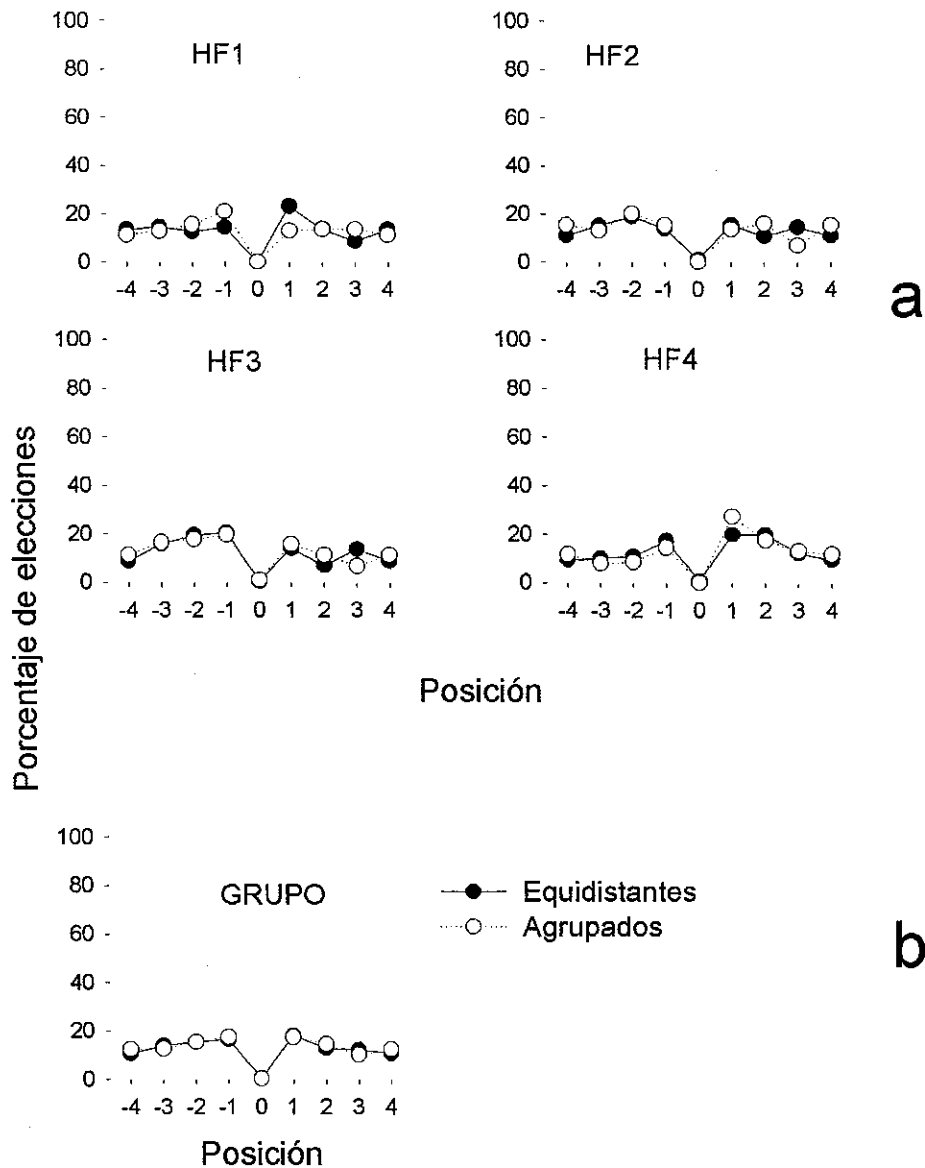


Figura 4.9. Porcentaje de elecciones a cada estación según la posición con la estación previamente elegida. Panel a: datos para cada sujeto. Panel b: datos de grupo. Ver detalles en texto principal.

Discusión

En este experimento los hámsteres, a pesar de no contar con corredores para dirigirse a las estaciones, eligieron un mayor número de estaciones nuevas que lo esperado por el azar. Este resultado es consistente con los datos obtenidos con

procedimientos típicos de laberinto radial (Chafetz, 1982; Lipp et al, 2001; Olton y Samuelson, 1976; Vollmer-Conna y Lemon, 1998). Por otro lado, la probabilidad de una elección correcta siempre fue ligeramente menor en la condición Agrupadas que en la condición Equidistantes. A pesar de que en las estaciones yuxtapuestas no se cometieron más errores por comisión (subir a estaciones previamente visitadas) que en las estaciones espaciadas, sí fue mayor el número de errores por omisión (estaciones no visitadas en un ensayo) en el primer grupo de estaciones. Este resultado contrasta con lo esperado por el fenómeno de *agrupamiento (chunking)*, en el cual una serie de elementos se divide en conjuntos más pequeños para facilitar su procesamiento (Capaldi, 1992; Miller, 1956; Wickelgren, 1979). Siguiendo este argumento, una diferenciación espacial entre las estaciones facilitaría una categorización de *cuatro-estaciones-cercanas* y *cuatro-estaciones-lejanas*, por lo que se esperaría una mejor ejecución en la condición Agrupadas que en la condición Equidistantes (ver Dallal y Meck, 1990).

Este resultado, aunque contrario al agrupamiento, es compatible con otros hallazgos (Cohen et al, 1990; Cole y Chappell-Stephenson, 2003; Schenk et al, 1990) en los que los sujetos cometen más errores cuando las metas tienen mayor proximidad o convergencia entre sí que cuando guardan mayor distancia o divergencia (ver también Ammassari-Teule y Durup, 1982). Una explicación supone que existe mayor discriminabilidad entre aquellos lugares distantes o divergentes que entre lugares más cercanos o convergentes (ver Reid y Staddon, 1998; Shepard, 1958); debido a la pobre discriminabilidad entre los lugares cercanos, los sujetos pueden tratar a una estación nueva como una estación visitada anteriormente omitiendo subir a ellas, o por el contrario, tratar a una estación ya visitada como si fuera una estación nueva. En estos

casos se trataría más de una falla en la *discriminación* que una falla en la *memoria* a corto plazo.

Algunos estudios (Cole y Chappell-Stephenson, 2003 experimentos 3 y 4; Hoffman, Timberlake, Leffel y Gont, 1999; Roche y Timberlake, 1998; Timberlake, Leffel y Hoffman, 1999) han empleado procedimientos similares al utilizado en este experimento en los que no se utilizan corredores que conectan la plataforma central con las estaciones con alimento y que restringen la trayectoria de los sujetos dentro del laberinto radial. Dichos estudios también han obtenido una probabilidad de elección correcta superior a la esperada por el azar; sin embargo, al registrar el patrón de desplazamiento encontraron que este consistió en elegir la estación más próxima en cada oportunidad, describiendo una trayectoria *en círculo* (Yoerg y Kamil, 1982). Este resultado contrasta con los hallazgos de este experimento, pues no se detectó una preferencia fuerte por elegir las estaciones adyacentes (ver Figura 4.9) sino que las estaciones ubicadas en cualquier posición tuvieron un porcentaje relativamente similar de ser elegidas. Este contraste pudo deberse en gran medida a que en los estudios de Cole y Chappell-Stephenson (2003) y Hoffman et al. (1999), los sujetos podían elegir las estaciones secuencialmente y sin tener que regresar a la caja de inicio después de cada elección, mientras que en este experimento los hámsteres eran colocados nuevamente en la caja de inicio después de cada elección, por lo que no podían hacer elecciones en secuencia libre. Este procedimiento tuvo la ventaja de permitir que la elección de cada estación tuviera la misma probabilidad en cada ocasión y no estuviera sesgada por la cercanía de las estaciones adyacentes (ver Experimento 1).

Al compararse la distancia recorrida en cada elección, los resultados mostraron que esta distancia aumentó considerablemente conforme transcurrían las elecciones. Este hallazgo también fue reportado por Brown (1992, 1993). Sus sujetos (ratas) recorrieron mayor distancia en la plataforma central de un laberinto radial antes de elegir un brazo cuando quedaban menos lugares con alimento. Además de recorrer mayor distancia, Brown (1992, 1993) observó que las ratas antes de ingresar a un brazo (*macro elección*) se dirigían hacia la entrada del brazo y lo examinaban detenidamente (*micro elección*). Estas *micro elecciones* incrementaban según la posición ordinal de las elecciones correctas, es decir, cuando la probabilidad de realizar una elección correcta por azar era menor. En su análisis, Brown (1992) sólo incluyó los datos de elecciones correctas, por lo que no pudo compararse si este mismo patrón se presentaba en los ensayos con errores. A diferencia del análisis de Brown (1992), en los datos de este experimento se registraron tanto los datos con errores como aquellos que no tuvieron errores; no hubo diferencias consistentes en la distancia recorrida entre las elecciones de los ensayos correctos y aquellos con errores (ver Figura 4.3). Sin embargo, la distancia recorrida en la primera elección (la de menor dificultad) fue mayor que en la siguiente elección. Esto muestra que otros factores determinan la distancia recorrida para elegir una estación, además del nivel de dificultad de la elección.

Por otro lado, el número de subidas parciales a las estaciones, además de incrementarse a lo largo de las elecciones, mostró diferencia entre los ensayos exclusivamente correctos y aquellos que incluían errores. Este hallazgo, que extiende los resultados de Brown (1992,1993), parece compatible con el concepto de *aprendizaje vicario por ensayo y error* (VTE) descrito por Tolman (1926/1966, 1939/1966). Los VTE

consisten en conductas de *orientación, acercamiento y retirada* en los puntos de elección. Según Tolman (1938) los sujetos muestran más conductas VTE y con mayor persistencia “cuando la discriminación es más difícil que cuando ésta es más sencilla” (p. 28). Las conductas VTE, sin embargo, son necesarias para una ejecución correcta, pues “en los casos en los que se presentan estas conductas, el sujeto elige la opción correcta con mayor frecuencia que cuando el sujeto no lo hace antes de elegir” (Tolman, 1939/1966, p. 60). El fenómeno VTE descrito por Tolman parece corresponder a las subidas parciales en este experimento, las cuales aumentan en los momentos más tardíos del ensayo, precisamente cuando la probabilidad de realizar una elección correcta es menor, y ocurren más frecuentemente en los ensayos correctos que en los incorrectos.

EXPERIMENTO 5

Los experimentos precedentes han evaluado la memoria espacial de lugares visitados anteriormente en un mismo ensayo. El presente experimento se diseñó con el fin de evaluar la memoria *por omisión* de un lugar; es decir, los sujetos deberían evitar subir a una estación (estación blanco) que en ningún ensayo contiene alimento, además de evitar los lugares previamente visitados en un mismo ensayo. En términos cognoscitivos, la memoria de este lugar en particular a través de los ensayos corresponde a una *memoria de referencia* o memoria a largo plazo, mientras que la memoria de los lugares previamente visitados en el mismo ensayo corresponde a una *memoria de trabajo* o a corto plazo (ver Honig, 1991; Olton, 1982, 1985b). La variable dependiente en este experimento era la proporción de omisiones a la estación blanco respecto a las omisiones al resto de las estaciones.

Método

Sujetos. Fueron utilizados los mismos sujetos que en el Experimento 4 (HF1, HF2, HF3 y HF4); contaban con nueve meses de edad y se mantuvieron bajo las mismas condiciones ambientales y de alimentación.

Aparato. Se utilizó el mismo aparato que el descrito en el Experimento 4. Las ocho estaciones, distribuidas en círculo, fueron equidistantes con sus estaciones adyacentes (ver Figura 4.1a del Experimento 4).

Procedimiento. De entre las ocho estaciones disponibles en la plataforma se asignó una estación a cada sujeto (estación blanco) que en ningún momento del experimento contuvo alimento. Esta estación blanco permaneció en el mismo lugar para cada sujeto a través de los ensayos, designándose diferentes ubicaciones para cada sujeto;

al Sujeto HF1 se asignó la estación ubicada al norte de la plataforma, al Sujeto HF2 se asignó la estación del este, al Sujeto HF3 se asignó la estación sur y al Sujeto HF4 se asignó la estación oeste. Se realizaron quince sesiones en días consecutivos, una sesión al día con tres ensayos por sesión. Un ensayo terminó después de la octava elección o después de tres minutos sin elección. Al término de cada ensayo, la superficie de la caja se limpió con una franela húmeda. Los sujetos fueron expuestos de manera alternada a la situación experimental, de la misma manera que en experimentos anteriores. Las sesiones experimentales no pudieron ser videograbadas por un problema técnico en las videocintas.

Resultados

La Figura 5.1 muestra, para los cuatro sujetos, la proporción de omisiones (estaciones no elegidas en las primeras 7 elecciones) en cada una de las estaciones disponibles en la caja experimental. (La estación blanco para cada hámster está señalada por una flecha debajo de la etiqueta correspondiente en la abscisa de cada panel). En los cuatro hámsteres se observa que la proporción de omisiones es mayor en las estaciones blanco que en aquellas estaciones que sí contenían alimento. Además, todos los sujetos muestran un incremento en la proporción de omisiones, ya sea en uno (sujetos HF2 y HF3) o en los dos (sujetos HF1 y HF4) extremos de la abscisa, correspondiente a las estaciones ubicadas a mayor distancia de la estación blanco.

Con el objetivo de detectar si el número de omisiones a la estación blanco incrementó a través de las sesiones, los datos se dividieron en grupos de cinco sesiones (sesiones 1 a 5, 6 a 10 y 11 a 15). La proporción promedio de omisiones en cada grupo de sesiones se representó en la Figura 5.2 (datos de grupo) en función de la distancia a la

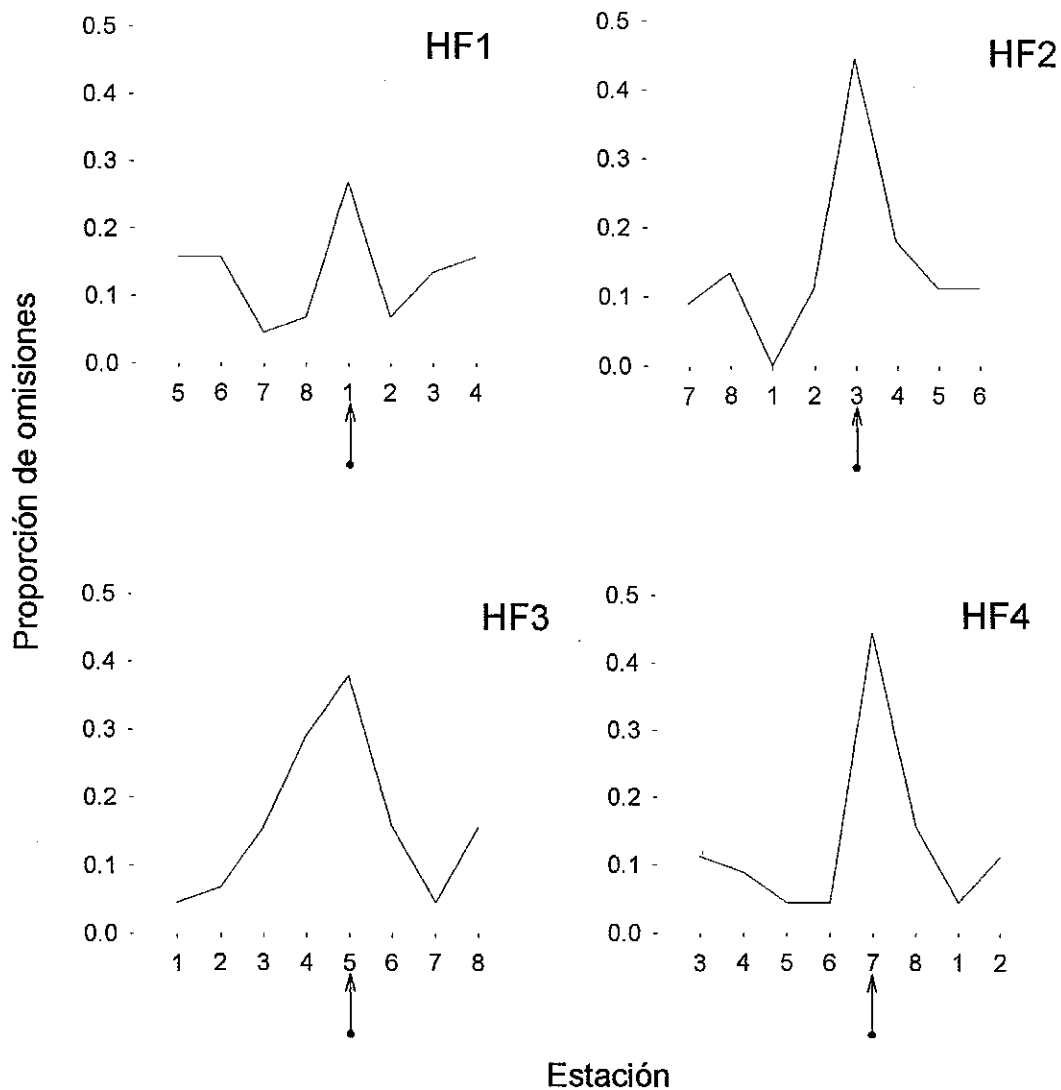


Figura 5.1. Proporción de omisiones de elección a cada estación. Nótese que el eje de las X tiene diferente orden, colocándose al centro la estación blanco (flecha).

estación blanco. Durante las primeras cinco sesiones (línea entrecortada), el número de omisiones a la estación blanco incrementó ligeramente respecto a las demás estaciones.

En las sesiones 6 a 10 (línea cortada con puntos) el perfil se hace más agudo en la estación blanco, hasta alcanzar el máximo de omisiones en la estación blanco en las sesiones 11 a 15 (línea continua). Para mostrar que no había un sesgo inicial por omitir

alguna estación, se tomaron los datos del Experimento 4 correspondientes a la condición Equidistantes (en este experimento todas las estaciones contenían alimento al inicio del ensayo) y se representaron como control (línea punteada). En estas sesiones, el número de omisiones es relativamente constante a través de las estaciones y no muestra una tendencia a omitir más la estación blanco.

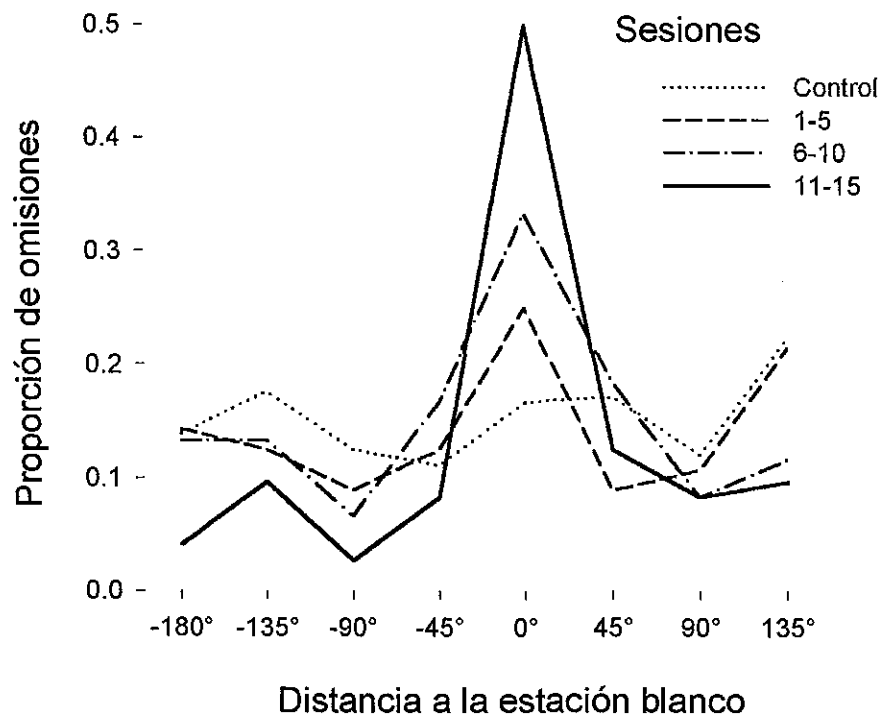


Figura 5.2. Proporción promedio de omisiones en función de la distancia (en grados) a la estación sin alimento: 0° = estación blanco; números positivos = estaciones siguiendo la dirección de las manecillas del reloj; números negativos = estaciones en orden opuesto a las manecillas del reloj. Las diferentes líneas indican conjuntos de cinco sesiones.

Discusión

Los resultados mostraron que los sujetos aprendieron a omitir su ingreso a la estación blanco a través de las sesiones. Este hallazgo es consistente con la descripción de *memoria de referencia* o *memoria a largo plazo* (Honig, 1991), que corresponde a

aquellos aspectos del ambiente que son permanentes a través de los ensayos y que el sujeto tiene que recordar, distinguiéndose de la *memoria de trabajo* en que los aspectos que el sujeto tiene que recordar cambian en cada ensayo (ver Dallal y Meck, 1990; Suzuki et al, 1980). Este experimento complementa los hallazgos de los experimentos anteriores (experimentos 2, 3 y 4) en los que se comprobó una gran eficiencia de la memoria de trabajo. En este experimento, aunque no se implementó una señal más saliente para que se identificara la estación sin alimento (Reed y Adams, 1996), la sola ubicación fue suficiente para que los sujetos omitieran dirigirse a ella. En este experimento, el hito que permaneció constante respecto a la estación blanco fue la cortina abierta en la parte sur de la caja, en donde se ubicó el experimentador; aparentemente, la persistencia de este hito a través de los ensayos permitió la formación de la memoria de referencia (Honig, 1991).

Otros estudios en los que se contrasta la memoria de trabajo y la memoria de referencia (Roberts, 1988; Roberts y Van Veldhuizen, 1985; Spetch y Edwards, 1986) han mostrado que los sujetos omiten entrar a lugares que no contienen alimento (Roberts y Ilersich, 1989) o incluso visitan en orden, primero los lugares con más alimento y después los de menor cantidad de alimento (Hulse y O'Leary, 1982; Roberts, 1992). Estos resultados y los descritos en este experimento son consistentes con las predicciones de los modelos sobre búsqueda óptima de alimento (Stephens y Krebs, 1986) en los que se asume que los organismos *conocen* los rasgos constantes del ambiente en el cual buscan el alimento (ver también Tinbergen, 1932/1975, 1935/1975; Tinbergen y Kruyt, 1938/1975).

EXPERIMENTO 6

Los experimentos 4 y 5 utilizaron un procedimiento similar al laberinto radial en donde los hámsteres podían obtener alimento en ocho lugares, comenzando cada elección desde el mismo punto de inicio (Olton y Samuelson, 1976) pero sin utilizar corredores. En este experimento se comparan los patrones de desplazamiento en condiciones en donde los sujetos inician cada elección desde un mismo punto (procedimiento de los experimentos 4 y 5), y en condiciones en donde no tienen que regresar a este punto para cada elección. En ninguna situación se utilizan corredores, por lo que el patrón de desplazamiento no se restringe al seguimiento de las vías de un laberinto. Una de las dos situaciones restringe el libre desplazamiento de una estación a otra por tener que ingresar a la caja de inicio, mientras que la otra situación no impone ninguna restricción (ver Cole y Chappell-Stephenson, 2003 experimentos 3 y 4; Hoffman et al, 1999). Las variables dependientes en este experimento eran la probabilidad de elección correcta en las primeras ocho elecciones, la distancia recorrida en cada elección, el número de subidas parciales y el patrón de desplazamiento entre cada elección.

Método

Sujetos. Se utilizaron los mismos sujetos que en el experimento anterior (HF1, HF2, HF3 y HF4). Se mantuvieron bajo las mismas condiciones de alimentación y alojamiento.

Aparato. Se empleó la caja experimental del Experimento 5.

Procedimiento. Se programaron tres condiciones que se presentaron de manera sucesiva. En la primera condición (*Regreso al centro*), se colocó al hámster en la caja de inicio ubicada al centro de las ocho estaciones. Cuando el hámster elegía alguna estación,

el experimentador tomaba la estación con el hámster dentro de ella y lo regresaba a la caja de inicio (mismo procedimiento que en Experimento 4). En la segunda condición (*4 Elecciones libres*) se repitió el mismo procedimiento de la condición Regreso al centro hasta la cuarta elección; a partir de la quinta elección el hámster podía dirigirse a cualquier estación sin regresar a la caja de inicio. En la tercera condición (*Elección libre*), el hámster se colocaba en la caja de inicio sólo al comienzo del ensayo; una vez que salía de ella podía elegir de manera consecutiva cualquier estación. En las tres condiciones, los ensayos terminaron cuando los sujetos lograron las ocho piezas de alimento o después de doce elecciones. Cada condición tuvo una duración de siete sesiones, y cada sesión constó de tres ensayos (un total de 21 ensayos por condición). La superficie de la caja se limpió con una franela húmeda al final de cada ensayo. Los sujetos se distribuyeron a cada ensayo de manera alternada. Todas las sesiones fueron videograbadas.

RESULTADOS

La distancia recorrida (medida en cuadrantes) para elegir cada estación se graficó en función del número de elección. La Figura 6.1 muestra la distancia recorrida en las condiciones Regreso al centro (panel superior), 4 Elecciones libres (panel de en medio) y Elección libre (panel inferior). Cada línea representa un hámster y la línea continua gruesa representa el promedio del grupo. En general, los sujetos recorrieron una mayor distancia en la primera y las últimas elecciones que en las elecciones intermedias, excepto el Sujeto HF3 (línea entrecortada) en la condición Regreso al centro y el Sujeto HF4 (líneas con puntos) en las condiciones de 4 Elecciones libres y Elección libre, que recorrieron menor distancia en su primera elección. En la condición de 4 Elecciones

libres (panel de en medio), no se observaron cambios sistemáticos a partir de la quinta elección, momento en el que iniciaban las elecciones libres.

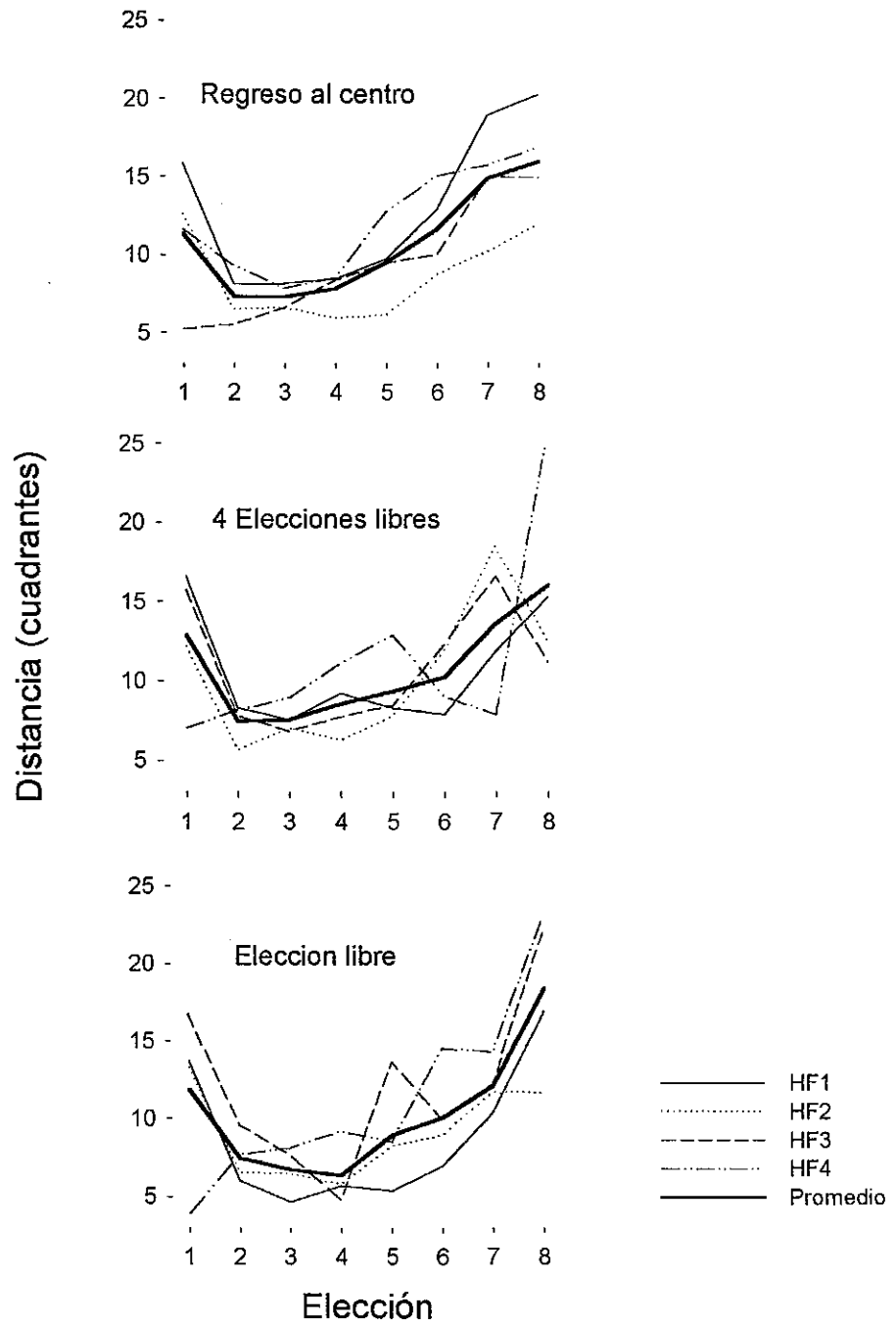


Figura 6.1. Distancia recorrida (cuadrantes) en función del número de elección. Cada panel representa una condición, y cada línea representa un sujeto; la línea gruesa continua representa el promedio de grupo.

La Figura 6.2 muestra el promedio de subidas parciales (i.e. tocar la arista superior del cilindro) en función del número de elección. En las tres condiciones (tres

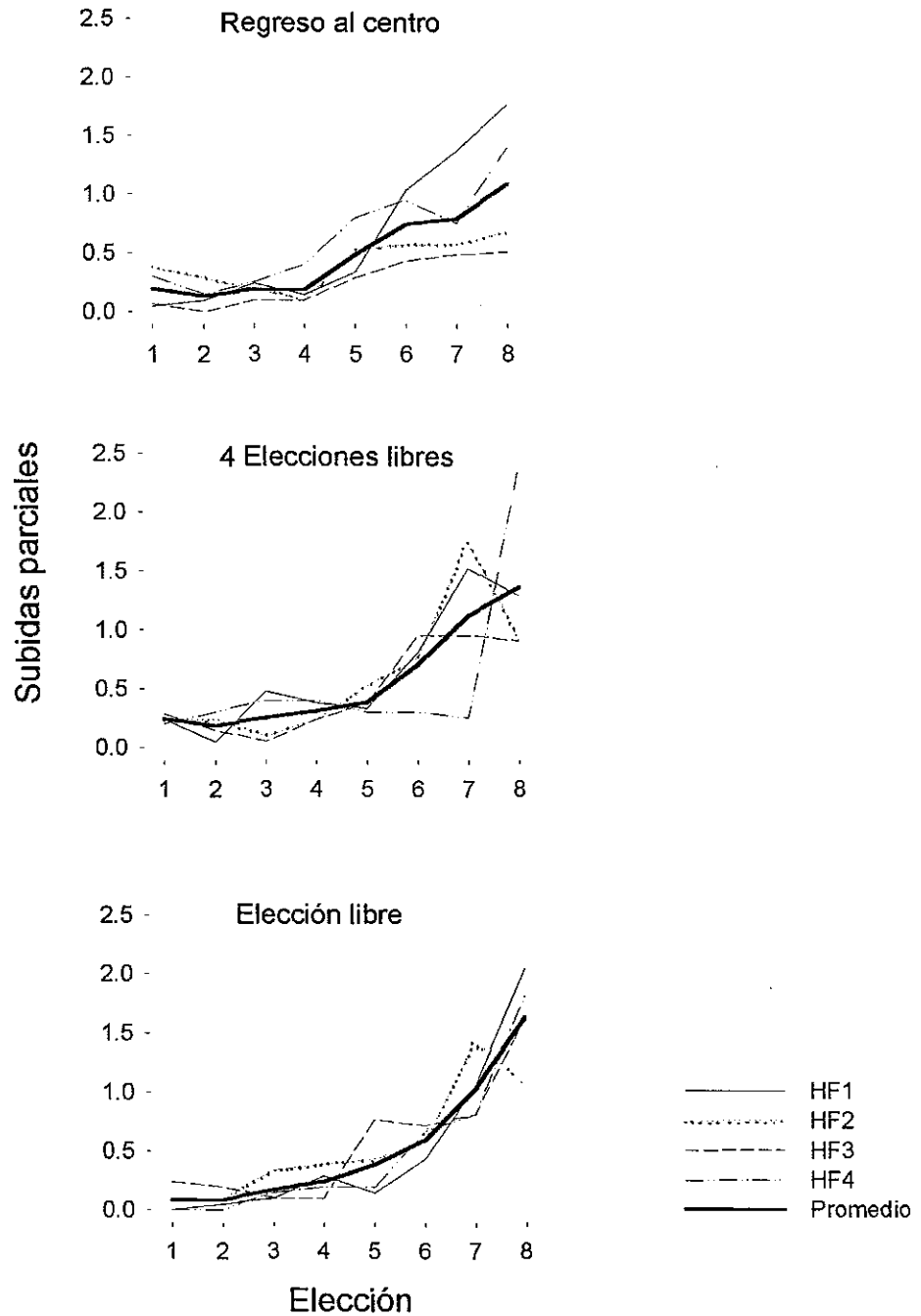


Figura 6.2. Subidas parciales a las estaciones en función del número de elección para las tres condiciones. Cada línea representa un sujeto. La línea gruesa continua representa el promedio de grupo.

paneles de la figura) se observa una tendencia a incrementar las subidas parciales conforme se eligen más estaciones en un ensayo. En las tres condiciones se obtuvieron

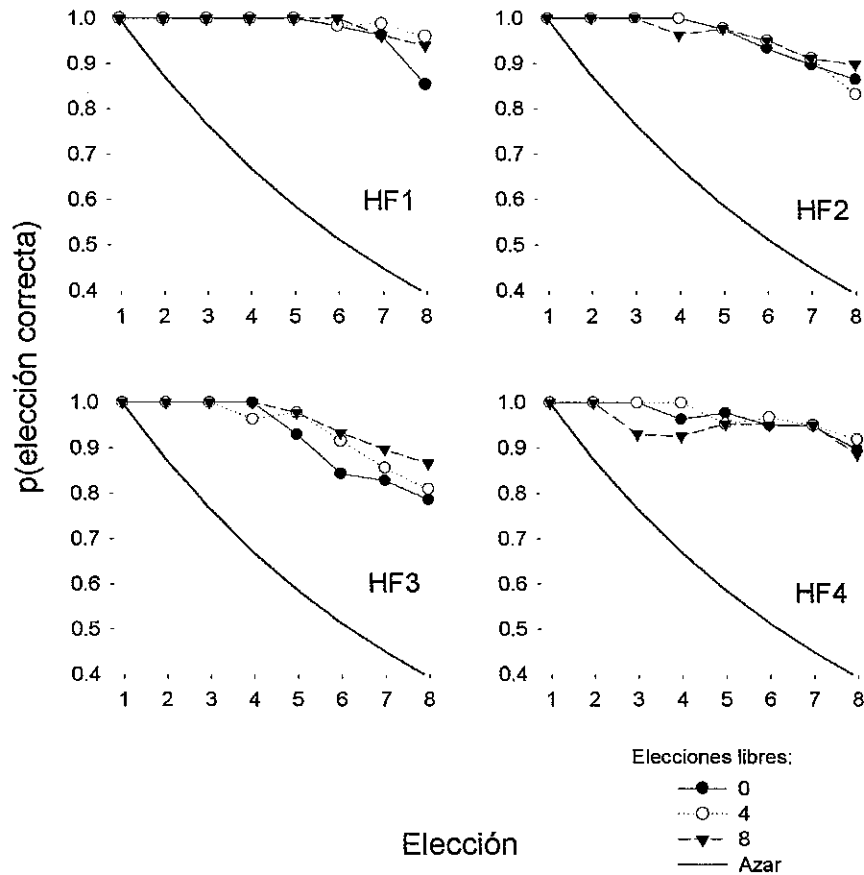


Figura 6.3. Probabilidad de elección correcta en función del número de elección para cada sujeto.

valores similares; en la condición de Regreso al centro, el incremento promedio en las subidas parciales tuvo un rango de 0.2 a 1.0 subidas (línea continua gruesa, panel superior), en la condición de 4 Elecciones libres (panel de en medio) su rango fue de 0.2 a 1.4 y en la condición de Elección libre (panel inferior) su rango fue de 0.1 a 1.6.

La probabilidad de elección correcta se representó en la Figura 6.3 en función del número de elección. Los cuatro hámsteres (líneas con símbolos) obtuvieron una probabilidad de elección correcta muy por encima a lo esperado por mero azar (líneas sin

símbolos). Los sujetos HF2 y HF4 tuvieron resultados similares en las tres condiciones (pero véase sujeto HF4 en las elecciones 3 y 4), mientras que los sujetos HF1 y HF3 mostraron las probabilidades más bajas en la condición de Regreso al centro (líneas con círculos negros) en las últimas elecciones. En general, la condición de Elección libre mostró una probabilidad de elección correcta ligeramente superior a la de la condición Regreso al centro (al término de la octava elección), mientras que la condición de 4 Elecciones libres no mostró tendencia sistemática alguna.

Para evaluar si hubo un patrón particular de elección entre las distintas estaciones, se registró la ubicación de la estación actual (E_n) relativamente a la estación previamente elegida (E_{n-1}). En la Figura 6.4 se muestra la proporción de elecciones en cada posición relativamente a la elección anterior (ver detalles en la descripción de la Figura 4.9 en el Experimento 4). Las líneas con triángulos negros representan los datos en la condición de Elección libre, las líneas con círculos negros representan los datos de la condición 4 Elecciones libres y las líneas con círculos vacíos representan las elecciones en la situación de Regreso al centro. En general, en los cuatro hámsteres (Figura 6.4a) el mayor porcentaje de elecciones corresponde a las posiciones adyacentes a la estación previamente elegida (posiciones de -1 y 1). Los porcentajes más altos de elección a las estaciones adyacentes corresponden a la condición de Elección libre (excepto en el Sujeto HF4 que tiene un valor mayor en la condición de 4 Elecciones libres), seguida de la condición de 4 Elecciones libres (línea con círculos negros). En los datos de grupo (Figura 6.4b) se observa un gradiente simétrico en todas las condiciones, predominando las elecciones en las posiciones -1 y 1 (estaciones adyacentes) en la condición de elección libre, con una disminución gradual en función de la distancia. Los porcentajes más bajos

en la elección de estaciones adyacentes correspondieron a la condición de Regreso al centro.

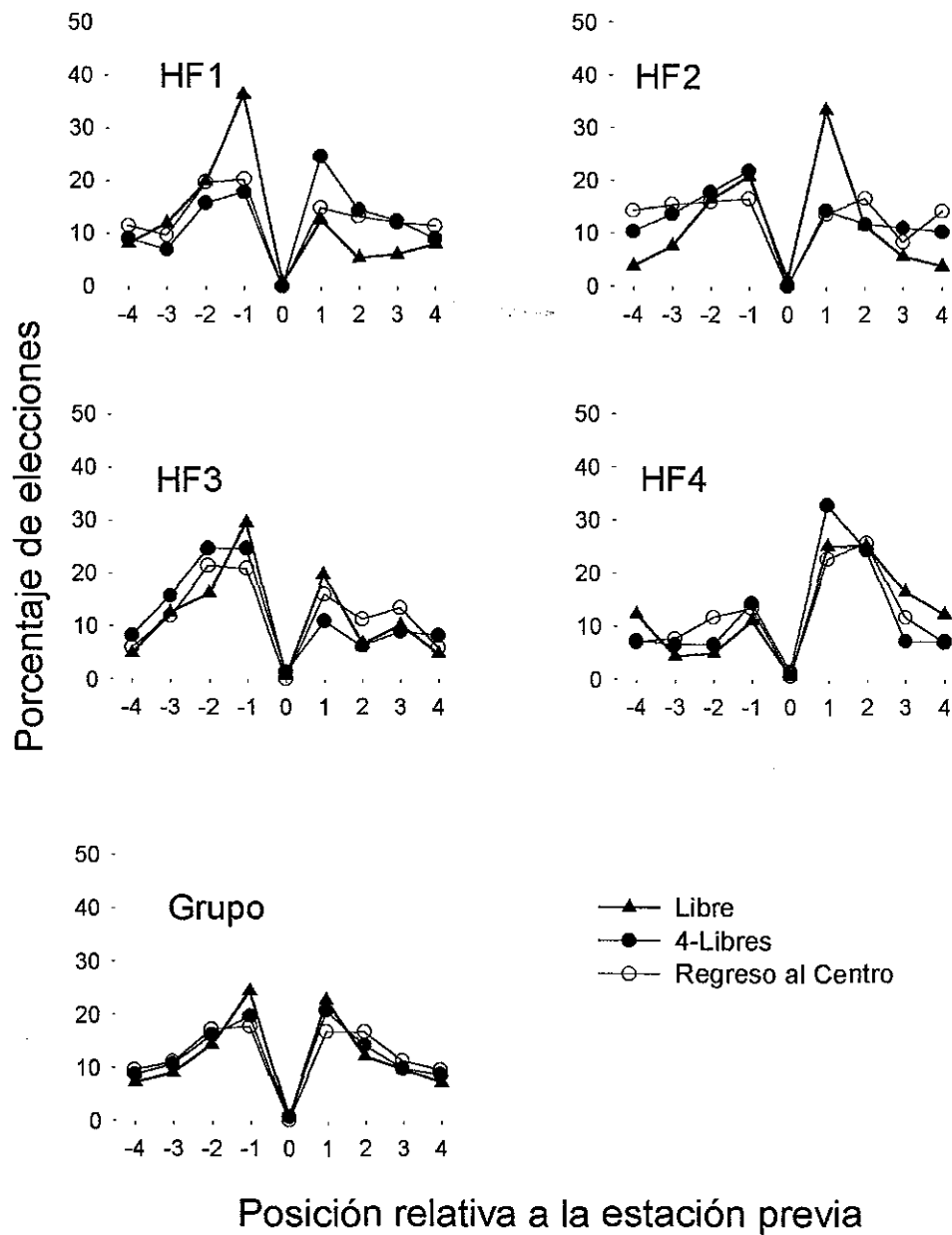


Figura 6.4. Porcentaje de elecciones en función de la elección previa. Panel a: datos para los cuatro hámsteres. Panel b: datos de grupo.

En la condición de 4 Elecciones libres, los hámsteres fueron retornados a la caja de inicio solamente en las cuatro primeras elecciones (ver procedimiento). Esta

manipulación pudo afectar el patrón de desplazamiento a las estaciones, pues a partir de la quinta elección los sujetos podían elegir cualquier estación sin regresar al centro. Para evaluar esta posibilidad, en la Figura 6.5 se comparan las elecciones en relación a la elección previa en estos dos momentos del ensayo, es decir, en las cuatro primeras elecciones y en las cuatro últimas. La Figura 6.5a muestra que en tres de los cuatro sujetos, la elección a las estaciones adyacentes fue mayor en las últimas cuatro elecciones (i.e. elecciones libres, con círculos negros) que en las primeras cuatro (i.e. elecciones con regreso al centro, círculos vacíos). Los datos de grupo (Figura 6.5b) muestran una tendencia a elegir las estaciones adyacentes ligeramente superior en las cuatro últimas elecciones que en las primeras cuatro.

Discusión

Los hámsteres tuvieron un número de elecciones correctas mayor que lo esperado por el azar en las tres condiciones experimentales. Estos datos son consistentes con los obtenidos en laberintos radiales (Olton y Samuelson, 1976) y los experimentos 2, 3 y 4 en esta tesis. Sin embargo, los hámsteres mostraron sólo una ligera tendencia a elegir más estaciones nuevas en la condición de Elecciones libres que en la condición de Regreso al centro. Por otro lado, aunque no se observaron fuertes diferencias entre las condiciones en la distancia recorrida en cada elección ni en el número de subidas parciales, sí cambiaron algunas estrategias de desplazamiento para la elección de las estaciones; en general, los hámsteres mostraron una preferencia ligeramente mayor por elegir las estaciones adyacentes en las situaciones en donde no se requería retornar al centro, es decir, en la condición de Elección libre y en las últimas cuatro elecciones de la condición con 4 Elecciones libres. Esto indica que a pesar de los diferentes patrones de

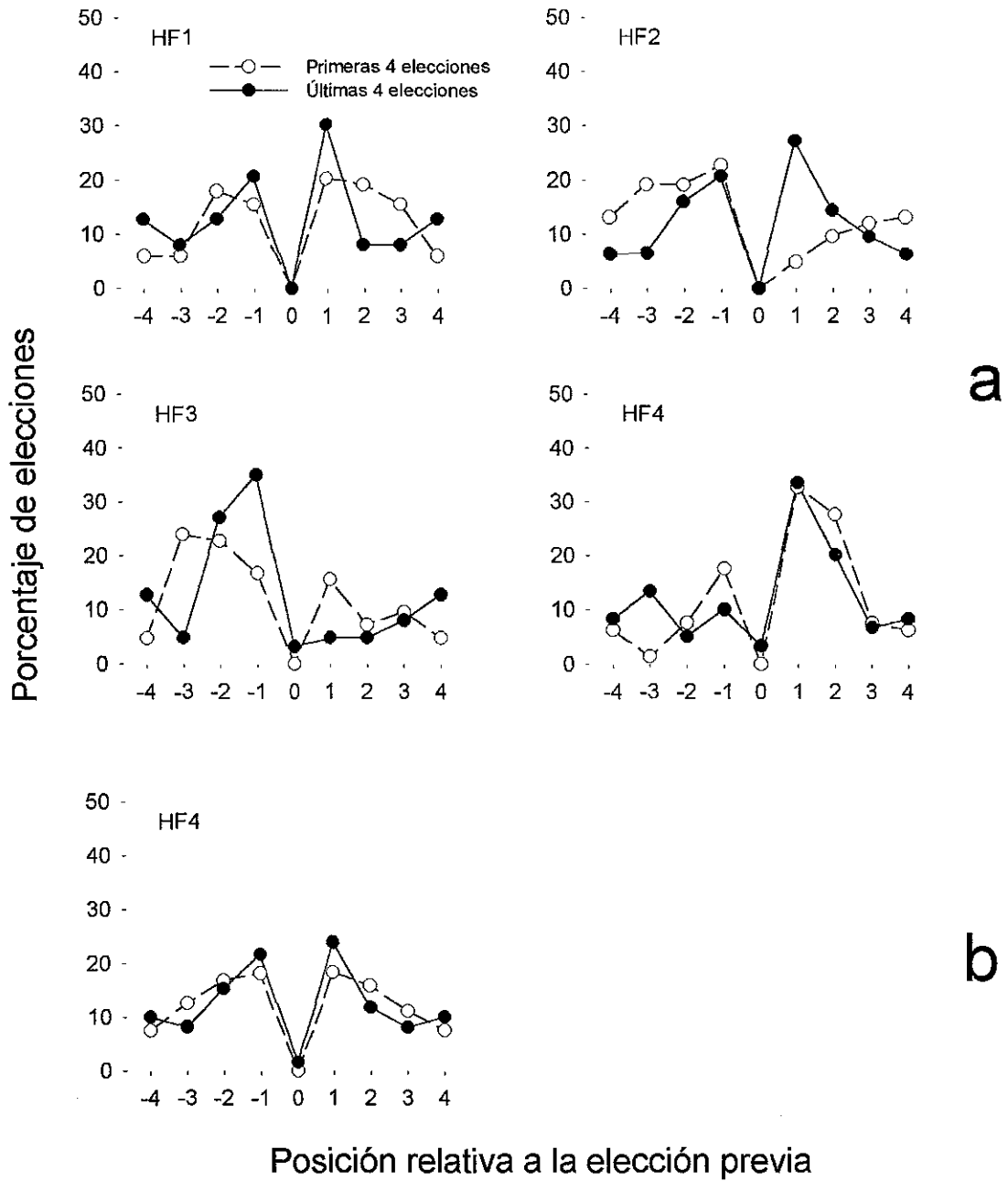


Figura 6.5. Porcentaje de elecciones en función de la elección previa en la condición de 4 Elecciones Libres. Panel a: datos de los cuatro sujetos. Panel b: datos de grupo.

desplazamiento, los sujetos tendieron a seguir una estrategia de cambiar-ganar (Olton, 1982) en la búsqueda y obtención del alimento.

Cole y Chappell-Stephenson (2003) obtuvieron resultados similares en laberinto radial; la probabilidad de elección correcta fue mayor en aquellas condiciones en las que los sujetos tenían libre acceso a las estaciones (como en el procedimiento de Elección libre de este experimento). Una de las principales características del laberinto radial consiste en que para cada elección, el sujeto inicia desde el mismo punto central (Olton y Samuelson, 1976). Al eliminarse esta característica, cada elección se inicia desde la última estación elegida (ver Cole y Chappell-Stephenson, 2003 experimentos 3 y 4; Hoffman et al, 1999; Roche y Timberlake, 1998). Al no existir corredores que conecten las estaciones con la plataforma central (condición de Elección libre de este experimento), los modelos de optimación en la búsqueda de alimento (Stephens y Krebs, 1986) predicen que los sujetos mostrarán una tendencia a elegir las estaciones ubicadas a menor distancia (ver Experimento 1), lo cual corresponde a una trayectoria en círculo (Yoerg y Kamil, 1989). Los datos presentes mostraron esta tendencia a elegir las estaciones adyacentes, pero en un grado menor a lo reportado en estudios con ratas (Cole y Chappell-Stephenson, 2003).

Además, la distancia recorrida entre cada elección fue mayor en la primera y las últimas elecciones, por lo que a pesar de que se elija la estación adyacente, los sujetos se dirigen a otros lugares antes de elegirla. Estos resultados son similares a los obtenidos por Timberlake y colaboradores (Hoffman et al, 1999; Roche y Timberlake, 1998; Timberlake et al, 1999), que colocaron “caminos” de 3.8 cm. de altura que conectaban las estaciones con la plataforma central. Los sujetos podían seguir dichos caminos para llegar a las estaciones o bien podían saltarlos y elegir las estaciones fuera del camino. Se observó una fuerte tendencia a seguir los caminos (a pesar de que representaban mayor

distancia) o las paredes del encierro (como en el Experimento 1 de esta tesis). Aunque Timberlake y colaboradores no mostraron en qué parte de un ensayo ocurrían estas trayectorias, es probable que correspondan a las primeras y últimas elecciones, en las cuales los hámsteres del experimento presente (ver también Experimento 4) recorrieron mayor distancia.

Por otro lado, el número de subidas parciales en función del número de elección replicó los hallazgos del Experimento 4, en donde, además de recorrer mayor distancia en las primeras y últimas elecciones, los hámsteres realizaron más subidas parciales en las últimas elecciones, mostrando así conductas *VTE* (ver discusión de Experimento 4; Tolman, 1938) o *micro elecciones* (Brown, 1992,1993), cuando la probabilidad de elegir una estación con alimento era menor.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

El objetivo central de esta tesis consistió en explorar experimentalmente algunos aspectos de la memoria y orientación espacial en hámsteres. Con el método propuesto en esta tesis se obtuvieron hallazgos que muestran, además de su novedad, algunas ventajas respecto a otros procedimientos utilizados con roedores; principalmente, por emplearse un espacio abierto pudieron evaluarse variables que habitualmente son restringidas por los brazos de los laberintos.

Los resultados mostraron que los hámsteres obtuvieron el alimento con un número de visitas mucho menor a lo predicho por el azar, exhibiendo una eficiencia alta en la búsqueda del alimento. Sólo en el Experimento 1 los hámsteres mostraron una tendencia mayor a reingresar a estaciones ya visitadas. Una posible explicación de este hallazgo alude a una falla en la discriminación de aquellos lugares en donde ya consumió el alimento. Esta explicación concuerda con las descripciones cognoscitivas, en las que a mayor carga de información en la memoria mayor será la dificultad de realizar correctamente una tarea (Anderson, 1991; Olton, 1982). Otra posible explicación es referente al tipo de desplazamiento que los roedores siguen en espacios amplios; los hámsteres tendieron a seguir trayectorias cercanas a los bordes del encierro (tigmotaxia); encontrarse con algunas estaciones en su camino trepaban a ellas independientemente de si ya las habían visitado. Esta posibilidad se apoya en el hecho de que el mayor número de errores ocurrió en las estaciones colindantes al borde, resultado obtenido también en el Experimento 2.

Para evaluar de una manera más precisa el papel de la memoria en este tipo de procedimientos, la situación se simplificó y se utilizaron sólo cinco estaciones en el Experimento 2. A pesar de que se interpusieron demoras de hasta 160 segundos entre cada elección, la cantidad de estaciones nuevas elegidas en las primeras cinco elecciones fue

muy superior a la esperada por mero azar, sin que se observara una diferencia notoria entre las demoras utilizadas. Este resultado también ha sido descrito como *alternación espontánea* (ver Dember y Fowler, 1958; Glanzer, 1953) o estrategia de cambiar-ganar (Olton, 1982).

Esta estrategia de alternación se evaluó con relación a la conducta de *segmentación* (*chunking*, ver introducción) en el Experimento 3, en donde se esperaba que la proximidad entre algunas estaciones facilitara su búsqueda en común (ver también Experimento 4, condición Agrupados). Los resultados mostraron que los hámsteres tendieron más a alternar entre los conjuntos de estaciones que a agrupar las estaciones de dichos conjuntos. Este hallazgo contrastó con otros estudios, en donde los sujetos tienden a segmentar y agrupar las distintas localidades según sus características (Cohen et al, 1990, 1993; Dallal y Meck, 1990). Por otro lado, este resultado confirmó los hallazgos de experimentos en los que encontraron alternación utilizando ratas como sujetos (Dember y Fowler, 1958; Timberlake y White, 1990), y además mostró evidencia de conducta de alternación en hámsteres (ver también Kirkby y Lackey, 1968) más fuerte a la obtenida por otros autores (Sinclair y Bender, 1978).

La ausencia de conducta de segmentación también se observó en el Experimento 4 en donde, de entre ocho estaciones disponibles en la plataforma, los sujetos cometieron mayor número de errores en cuatro estaciones yuxtapuestas. Este resultado es compatible con otros estudios (Ammassari-Teule y Durup, 1982; Cole y Chappell-Stephenson, 2003; Schenck et al, 1990) en los que se arguye una mayor dificultad en la discriminación de aquellas metas que tienen mayor cercanía o convergencia espacial.

Los experimentos 4, 5 y 6 fueron similares a los procedimientos del laberinto radial con ocho brazos (Olton y Samuelson, 1976); sin embargo, el procedimiento utilizado en

nuestros experimentos mostró ciertas ventajas sobre los laberintos radiales al no utilizarse corredores entre la caja de inicio y las estaciones. Una ventaja consistió en que el registro del desplazamiento se hizo sin restricciones en la locomoción que imponen los brazos (ver también Hoffman et al, 1999; Roche y Timberlake, 1998; Timberlake et al, 1999); en particular, se ha reportado que en los laberintos radiales pueden presentarse conductas diferentes según el tamaño y lo encubierto de los brazos o de la plataforma del laberinto (Phelps y Roberts, 1989; Roberts, Phelps y Schacter, 1992; Yoerg y Kamil, 1982). Por otro lado, la distancia angular entre los brazos influye en la secuencia de elecciones (Yoerg y Kamil, 1982), lo cual repercute en la probabilidad esperada por el azar de elegir una estación correcta. Este factor ha sido enfatizado por Eckerman (citado en Cole y Chappell-Stephenson, 2003), sugiriendo que la probabilidad aleatoria de una elección correcta en los laberintos radiales de ocho brazos no es estrictamente de .65 (Olton y Samuelson, 1986) sino de .70, ya que el sujeto sólo tiene siete opciones al momento de salir de un brazo (siendo inusual regresar a un brazo del que se está saliendo). Además, sugiere que la entrada a cada brazo no es equiprobable, debido a que los brazos adyacentes tienen mayor probabilidad de ser elegidos (Brown, 1992, 1993) por tener la distancia más corta, sobre todo cuando el área de la plataforma central es amplia (Yoerg y Kamil, 1982).

Estas inconveniencias se eliminaron con el procedimiento utilizado en esta tesis; todas las estaciones tenían la misma probabilidad de ser elegidas en cada oportunidad, ya que se depositó al hámster al centro de la plataforma en cada elección (Experimentos 4, 5 y condición de *regreso al centro* del Experimento 6), y todas las estaciones mantuvieron la misma distancia angular entre sí; la única restricción fue la orientación del sujeto al momento de salir de la caja de inicio. A pesar de ello, se mostró que los hámsteres tendieron a no trepar a la última estación elegida, pero sí a las estaciones adyacentes, lo

cual extiende los resultados obtenidos en laberintos radiales a situaciones de espacio abierto.

El hallazgo de que los sujetos tendían a no regresar a las estaciones previamente elegidas en un mismo ensayo corresponde a la descripción que se hace de la *memoria de trabajo*. En cada elección el organismo debía “recordar” y “distinguir” aquellas estaciones visitadas de las no visitadas (Olton, 1985a y b). Sin embargo, una vez terminado un ensayo, dicha información era irrelevante para el siguiente ensayo; de no ser así, se cometen errores debido a la interferencia proactiva (Cohen, Reid y Chew, 1994; Cohen, Sturdy y Hicks, 1996).

Por el contrario, si la información es relevante aún después del fin de cada ensayo, se apela a la *memoria de referencia* (Honig, 1991). Así, en el Experimento 5, la información relevante para evitar la estación sin alimento fue constante a través de los ensayos, pues esta estación permaneció en su mismo sitio durante todo el experimento, manteniendo la misma posición respecto a los hitos extra laberinto. En estas condiciones los hámsteres tendieron a evitar dicha estación (ver también Roberts e Ilersich, 1989).

Otro rasgo importante del Experimento 5 fue que no se encontró un gradiente en el número de omisiones en función de la distancia a la estación blanco. Este resultado difiere de la predicción del modelo de difusión espacial de Reid y Staddon (1998), según el cual las estaciones más cercanas a la estación blanco deberían mostrar más omisiones que las estaciones lejanas. Esta dificultad también se encontró en los experimentos 4 y 6; según el modelo de difusión, las estaciones contiguas a la estación con menor probabilidad de contener comida (i.e. la última estación elegida) también deberían tener una probabilidad muy baja de ser elegidas. Los resultados mostraron el efecto contrario: las estaciones adyacentes fueron las de *mayor* probabilidad de ser elegidas. En general, el modelo de

difusión espacial, aunque predice la alternación en un laberinto radial, difícilmente puede predecir el patrón en el que se eligen las diferentes estaciones y la distancia recorrida en cada una de ellas (ver experimentos 4 y 6), a pesar de ser un modelo que intenta explicar las rutas que tomará un organismo en un plano bidimensional (Reid y Reid, 2005).

En general, los hallazgos reportados en esta tesis complementan los de otros estudios realizados con sujetos de la misma especie. Por ejemplo, Etienne, Sitbon, Dahn-Hurni y Maurer (1994) reportaron que en un laberinto radial, los hámsteres hicieron más elecciones correctas que lo esperado por el azar; no obstante, observaron que esta ejecución estaba asociada a la tendencia a dirigirse a los brazos contiguos y a tener patrones estereotipados de desplazamiento (ver Jones et al, 1990) en mayor proporción que lo encontrado en ratas (Etienne et al, 1994). Este hallazgo sugiere una tendencia mayor a elegir las estaciones adyacentes que lo obtenido en los experimentos 4 y 6 de esta tesis, aún en las condiciones en donde los hámsteres podían elegir las estaciones sin regresar al centro (Experimento 6, condición *Libres*).

Por otro lado, diversos estudios han puesto en evidencia la habilidad de los hámsteres para resolver tareas de orientación espacial (como el poder regresar directamente a su lugar de inicio después de haber seguido una trayectoria sinuosa: Etienne, Maurer y Séguinot, 1996; Georgakopoulos y Etienne, 1994) y para tomar atajos y rodeos (Chapuis y Scardigli, 1993). Estos resultados, que en general replican los obtenidos con ratas y otras especies (Brown y Moore, 1997; Etienne et al, 1996; Etienne y Jeffery, 2004), han sido interpretadas en términos de integración angular (Biegler, 2000; Etienne, Joris, Maurer y Teroni, 1990; Georgakopoulos y Etienne, 1994, 1997; Griffin y Etienne, 1998) o en términos de mapa cognoscitivo (Chapuis, 1987; Chapuis y Scardigli, 1993; Gärling y Golledge, 2000).

Este tipo de estudios ha facilitado el vínculo con aspectos del comportamiento animal que involucran a la “orientación espacial” y la “memoria”, propiciando además una descripción de la conducta en términos de representaciones mentales (Thinus-Blanc, 1987). Según se mencionó (ver introducción), desde una perspectiva ecológica se asume que los procesos involucrados en los procedimientos experimentales son los mismos que aquellos involucrados en los estudios ecológicos de obtención de alimento (véase Johnston y Pietrewicz, 1985; Timberlake, 1999). Así, se considera que los organismos en búsqueda de alimento requieren de habilidades de orientación y memoria espacial para obtener el alimento de una manera que no sea por mero azar.

En términos cognoscitivos, la memoria espacial se describe como una representación mental del espacio (ver introducción) con características precisas relacionadas con el ambiente real (Cheng y Gallistel, 1984; Gallistel, 1990) y que permite orientarse en el espacio de una manera eficiente (Gärling y Golledge, 2000; Mecklenbräuker et al, 1991). Muchos estudios sobre el aprendizaje espacial han recurrido al concepto de mapa cognoscitivo para explicar sus hallazgos (para una revisión véase Kitchin y Friendschuh, 2000). Por ejemplo, una interpretación cognoscitiva de los resultados de esta tesis argumentaría que los hámsteres evitaron subir a una estación previamente visitada porque recordaban que en dicho lugar (i.e. la ubicación de la estación respecto a las otras y a las señales extra laberinto) ya habían subido anteriormente, y que por lo tanto ya no contenía alimento. Desde esta perspectiva, el recuerdo consiste en *consultar* la representación mental del encierro (Chapuis y Scardigli 1993; Thinus-Blanc, 1987) o de algunas relaciones angulares de dicha estación con otras señales (Cheng, 1995); gracias a esta consulta el hámster puede orientarse para elegir una estación correcta. La inconveniencia de utilizar explicaciones en términos de representaciones mentales se

describió anteriormente (ver introducción; Malcolm, 1977; Marr, 1983, 1984; Tonneau, 2004).

Por otro lado, el conductismo radical intenta eliminar el problema de la representación mental arguyendo que en el intervalo entre el evento y la respuesta no existe un mediador en memoria (imagen mental) y postulando que la memoria no es nada más que la persistencia de la discriminabilidad del estímulo (o claves contextuales) después de un intervalo temporal (Marr, 1984; White, 1985). Bajo dicha perspectiva, el hámster evita la estación que ya había visitado anteriormente porque dicha estación es un estímulo discriminativo que controla la conducta, aún después del lapso temporal desde su primera visita. Esta explicación tampoco constituye una solución satisfactoria ya que supone una acción a distancia entre eventos discretos: la primera subida a la estación y el segundo encuentro con la misma (ver Tonneau, 1990).

La alternativa elegida en esta tesis cuestiona la memoria tanto como representación mental (Thinus-Blanc, 1987), como el control de estímulos discretos a través de un intervalo temporal (McCarthy y White, 1987). En cambio, se propone el concepto de memoria como “la percepción de una estructura secuencial” (Wilcox y Katz, 1981, p. 227). Para lograr esto debe considerarse que la percepción del organismo involucra propiedades temporalmente extendidas del ambiente (Fetterman et al, 1992; Gibson, 1986). La secuencia integral de estas propiedades ambientales constituye la *pista de vida* de un organismo que ha interactuado con ellas (Tonneau, 2001). Esta perspectiva no postula la acción a distancia entre dos eventos (intervalo temporal entre la estimulación y la respuesta); no es el estímulo en sí la causa de la conducta en cuestión, sino que la conducta está causada por las propiedades de composición de la pista ambiental, dichas propiedades siendo temporalmente contiguas a la conducta actual (Tonneau, 2001). En este sentido se

habla de una memoria directa. No está mediada por representaciones mentales ni ocurre a través de vacíos, sino que constituye la percepción de una secuencia molar (Wilcox y Katz, 1981) perteneciente al ambiente con el que interactúa el organismo (para un análisis matemático de este tipo de propuesta, ver Tonneau, en prensa).

La “memoria” o el “recordar” en este sentido no es en sí una conducta (Jans y Catania, 1980) o una huella interna de algún evento (Tulving y Watkins, 1975), sino “un patrón externo de estimulación” (Tonneau, 1990, p. 600) formado de segmentos de la secuencia de la pista de vida del organismo. Tomando como ejemplo los resultados de esta tesis, la pista del organismo está formada por aquellos lugares que ha recorrido dentro del encierro en un mismo ensayo (memoria de trabajo). El organismo está expuesto a la secuencia siguiente: primer encuentro con la estación – subida – captura de alimento – locomoción – reencuentro con la estación. Esta secuencia constituye literalmente la “memoria espacial” y está presente de manera extendida al momento de que el sujeto evita el reingreso a una estación dada.

En los fenómenos de orientación espacial en los que se postula la navegación por integración angular o reconocimiento deducido (Able, 1995; Biegler, 2000; Wehner, Michel y Antonsen, 1996), el sujeto no interactúa con una representación interna con la que calcula distancias y ángulos (Cheng y Gallistel, 1984; Gallistel, 1990), sino con la secuencia continua de su propia locomoción, es decir, con su estar – en – movimiento (Gibson, 1986), de la misma manera que interactúa con los hitos ambientales o señales del laberinto cuando se tiene acceso a ellos. Si desde la perspectiva de memoria como secuencia molar, la tarea del analista conductual consiste en “descubrir qué secuencias controlan la conducta y en qué grado lo hacen” (Tonneau, 1990, p. 595), en el fenómeno de orientación espacial se puede suponer que una secuencia angular de movimientos o una

secuencia de señales, por ejemplo (Gallistel, 1990; Cheng y Gallistel, 1984), controla la conducta. Debido a que en la orientación sin señales visuales (secuencia de integración angular) la acumulación de errores es mayor que en la orientación basada en señales (secuencia de orientación por señales), se ha encontrado que hámsteres y otros roedores se asisten de señales visuales en el momento en el que pueden hacerlo (Etienne, Berlie, Georgakopoulos y Maurer, 1998; Etienne, Boulens, Maurer, Rowe y Siegrist, 2000).

Por estas razones, la integración angular y la navegación basada en señales son rasgos del medio ambiente y no internos, pues en todos los casos el sujeto se encuentra en una posición relativa a una serie de lugares de los cuales se ha desviado de dirección. Estén presentes o no las señales en sí, todos esos lugares y desviaciones de trayectoria constituyen la secuencia molar de estimulación a la que el organismo está respondiendo; precisamente por ello, a cualquier oportunidad de consultar señales externas al laberinto, de hecho lo hace (Etienne et al, 2000).

Finalmente, según se mencionó en la introducción, ciertas variables utilizadas en esta tesis como el patrón de elecciones, las trayectorias y las probabilidades de elección correcta, no son comúnmente abordadas en el análisis experimental de la conducta. Dada la investigación incipiente sobre los temas de memoria y orientación espacial en el análisis de la conducta, se trató en esta tesis de recuperar observaciones como las conductas VTE (Tolman, 1938) y otros pertenecientes a la memoria y navegación espacial de los animales. Desde nuestra perspectiva, la aproximación conductual tiene un campo virgen bastante amplio de investigación empírica y conceptual relacionados con la conducta en el espacio.

REFERENCIAS

- Able, K.P. (1995). Orientation and navigation: A perspective on fifty years of research. *The Condor*, 97, 592-604.
- Abraham, W.C., Bilkey, D.K. y Kairiss, E.W. (1991). Long-Term Potentiation and local circuits in the hippocampus. En W.C. Abraham, M.C. Corballis y K.G. White (Eds.), *Memory mechanisms* (pp. 59-78). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Ammassari-Teule, M. y Durup, H. (1982). Spatial learning in golden hamsters: Relationship between food-searching strategies and difficulty of the task. *Behavioural Processes*, 7, 353-365.
- Anderson, J.R. (1991). Is human cognition adaptive? *Behavioral and Brain Sciences*, 14, 471-517.
- Aparicio, C.F. y Cabrera, F. (2001). Choice with multiples alternatives: The barrier choice paradigm. *Mexican Journal of Behavior Analysis*, 27, 97-118.
- Armstrong, D.P., Gass, C.L. y Sutherland, G.D. (1987). Should foragers remember where they've been? Explorations of a simulation model based on the behavior and energetics of territorial hummingbirds. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 563-586). New York: Plenum Press.
- Barnett, (1963). *The rat: A study in behaviour*. London: Methuen.
- Bartness, T.J. y Klein, M.R. (1994). Effects of food deprivation and restriction, and metabolic blockers on food hoarding in Siberian hamsters. *American Journal of Physiology*, 266, 1111-1117.
- Bartke, A. (1985). Male hamster reproductive endocrinology. En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and behavior* (pp. 73-98). New York: Plenum Press.
- Baudry, M. y Davis, J.L. (1991). *Long-term potentiation: A debate*. The MIT Press: Cambridge.
- Baum, W.M. (1982). Instrumental behavior and foraging in the wild. En M.L. Commons, R.J. Herrnstein y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. II. Matching and maximizing accounts* (pp. 227-240). Cambridge: Ballinger Publishing Company.
- Baum, W.M. (1987). Random and systematic foraging, experimental studies of depletion, and schedules of reinforcement. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 587-607). New York: Plenum Press.

- Beardsley, T. (1988). Optimalists under fire. *Scientific American*, 258, 21.
- Benhamou, S. y Poucet, B. (1996). A comparative analysis of spatial memory processes. *Behavioural Processes*, 35, 113-126.
- Benhamou, S. y Poucet, B. (1998). Landmark use by navigating rats (*Rattus norvegicus*): Contrasting geometric and featural information. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 317-322.
- Bennet, A.T.D. (1996). Do animals have cognitive maps? *The Journal of Experimental Biology*, 199, 219-224.
- Berlyne, D.E. (1955). The arousal and satiation of perceptual curiosity in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 238-246.
- Berlyne, D.E. (1960). *Conflict, arousal, and curiosity*. McGraw-Hill: New York.
- Berryman, R., Cumming, W.W. y Nevin, J.A. (1963). Acquisition of delayed matching in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 6, 101-107.
- Biegler, R. (2000). Possible uses of path integration in animal navigation. *Animal Learning and Behavior*, 26, 257-277.
- Biegler, R. y Morris, G.M. (1996a). Landmark stability: Studies exploring whether the perceived stability of the environment influences spatial representation. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 187-193.
- Biegler, R. y Morris, G.M. (1996b). Landmark stability: Further studies pointing to a role in spatial learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49B, 307-345.
- Biegler, R. y Morris, G.M. (1999). Blocking in the spatial domain with arrays of discrete landmarks. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 334-351.
- Bingman, V.P., Hough, G.E., Kahn, M.C. y Siegel, J.J. (2003). The homing pigeon hippocampus and space: In search of adaptive specialization. *Brain, Behavior and Evolution*, 62, 117-127.
- Blair, C.A.J. y Hall, G. (2003). Perceptual learning in flavor aversion: Evidence for learned changes in stimulus effectiveness. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 29, 39-48.
- Blough, D.S. (1959). Delayed matching in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 2, 151-160.

- Bond, A.B. y Kamil, A.C. (1999). Search image in blue jays: Facilitation and interference in sequential priming. *Animal Learning and Behavior*, 27, 461-471.
- Borer, K.T. (1985). Regulation of energy balance in the golden hamster. En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and behavior* (pp. 363-408). New York: Plenum Press.
- Brain, P.F. (1989). Ethology and experimental psychology: from confrontation to partnership. En R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 18-27). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Braithwaite, V.A. (1998). Spatial memory, landmark use and orientation in fish. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 86-102). Oxford: Oxford University Press.
- Branch, M.N. (1977). On the role of memory in the analysis of behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 28, 171-179.
- Bronstein, P.M. (1989). Some operant misengineering of behavior. En R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 674-690). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Brown, M.F. (1992). Does a cognitive map guide choices in the radial-arm maze? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 56-66.
- Brown, M.F. (1993). Sequential and simultaneous choice processes in the radial-arm maze. En T.R. Zentall (Ed.), *Animal cognition* (pp. 153-173). New Jersey: Lawrence Erlbaum Publishers.
- Brown, M.F., DiGello, E., Milewski, M., Wilson, M. y Kozak, M. (2000). Spatial pattern learning in rats: Conditional control by two patterns. *Animal Learning and Behavior*, 28, 278-287.
- Brown, M.F. y Drew, M.R. (1998). Exposure to spatial cues facilitates visual discrimination but not spatial guidance. *Learning and Motivation*, 25, 335-346.
- Brown, M.F. y Moore, J.A. (1997). In the dark II: Spatial choice when access to extrinsic spatial cues is eliminated. *Animal Learning and Behavior*, 25, 335-346.
- Brown, M.F. y Terrinoni, M. (1996). Control of choice by the spatial configuration of goals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 22, 438-446.
- Brown, M.F., Zeiler, C. y John, A. (2001). Spatial pattern learning in rats: Control by an iterative pattern. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 27, 407-416.

- Buhot, M.C. y Poucet, H. (1987). Role of the spatial structure in multiple choice problem-solving by golden hamsters. En P. Ellen y C. Thinus-Blanc (Eds.), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man: Vol. I. Experimental animal psychology and ethology* (pp. 124-134). Naetherlands: Martinus Nijhoff Publishers.
- Burgess, N., Donnett, J.G. y O'Keefe, J. (1998). Using a mobile robot to test a model of the rat hippocampus. *Connection Science*, 10, 291-300.
- Capaldi, E.J. (1966). Partial reinforcement: A hypothesis of sequential effects. *Psychological Review*, 73, 459-477.
- Capaldi, E.J. (1985). Anticipation and remote associations: A configural approach. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 11, 444-449.
- Capaldi, E.J. (1992). Levels of organized behavior in rats. En W.K. Honig y J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 385-404). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Capaldi, E.J., Miller, D.J., Alptekin, S. y Barry, K. (1990). Organized responding in instrumental learning: Chunks and superchunks. *Learning and Motivation*, 21, 415-433.
- Capaldi, E.J., Nawrocki, T.M., Miller, D.J. y Verry, D.R. (1986). Grouping, chunking, memory, and learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 38B, 58-80.
- Carnap, R. (1966). *Philosophical Foundations of Physics: An Introduction to the Philosophy of Science*. New York: Dover Publications, Inc.
- Cezilly, F. (1989). Time horizons and foraging decisions: Reciprocal contributions from behavioral ecology and experimental psychology. En R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 78-103). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Chabanne, V., Péruch, P. y Thinus-Blanc, C. (2003). Virtual to real transfer of spatial learning in a complex environment: The role of path network and additional features. *Spatial Cognition and Computation*, 3, 43-59.
- Chafetz, M.D. (1982). Geomagnetic orienting in the radial eight-arm maze. *The Journal of General Psychology*, 107, 287-295.
- Chamizo, V.D. (2002). Spatial learning: Conditions and basic effects. *Psicológica*, 23, 33-57.

- Chamizo, V.D. (2003). Acquisition of knowledge about spatial location: Assessing the generality of the mechanism of learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 56B, 102-113.
- Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1989). Latent learning and latent inhibition in maze discriminations. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 41B, 21-31.
- Chamizo, V.D., Sterio, D. y Mackintosh, N.J. (1985). Blocking and overshadowing between intra-maze and extra-maze cues: A test of the independence of locale and guidance learning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B, 235-253.
- Chapuis, N. (1982). Spatial behaviour in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): A returning task in a T-maze with no intra- or extra-maze cues available. *Perceptual and Motor Skills*, 54, 337-338.
- Chapuis, N. (1987). Detour and shortcut abilities in several species of mammals. En P. Ellen y C. Thinus-Blanc. (Eds.), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man* (pp. 97-106). Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers.
- Chapuis, N. y Scardigli, P. (1993). Shortcut ability in hamsters (*Mesocricetus auratus*): the role of environmental and kinesthetic information. *Animal Learning and Behavior*, 21, 255-265.
- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23, 149-178.
- Cheng, K. (1989). The vector sum model of pigeon landmark use. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 366-375.
- Cheng, K. (1992). Three psychophysical principles in the processing of spatial and temporal information. En W.K. Honig y J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 69-88). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Cheng, K. (1994). The determination of direction in landmark-based spatial search in pigeons: A further test of the vector sum model. *Animal Learning and Behavior*, 22, 291-301.
- Cheng, K. (1995). Landmark-based spatial memory in the pigeon. En D.L. Medin (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. 33, pp. 1-21). New York: Academic Press.
- Cheng, K. y Gallistel, C.R. (1984). Testing the geometric power of an animal's spatial representation. En H.L. Roitblat, T.G. Bever y H.S. Terrace (Eds.), *Animal cognition* (pp. 409-428). New Jersey: Erlbaum.

- Cheng, K. y Sherry, D.F. (1992). Landmark-based spatial memory in birds (*Parus atricapillus* and *Columba livia*): The use of edges and distances to represent spatial positions. *Journal of Comparative Psychology*, 106, 331-341.
- Cheng, K. y Spetch, M.L. (1998). Mechanisms of landmark use in mammals and birds. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 1-17). Oxford: Oxford University Press.
- Cheng, K. y Spetch, M.C. (2001). Blocking in landmark-based search in honeybees. *Animal Learning and Behavior*, 29, 1-9.
- Cohen, J.S., Burkhart, P., Jones, N. e Innis, N.K. (1990). The effects of an intramaze cue search rule on rats' spatial working memory. *Behavioural Processes*, 22, 73-88.
- Cohen, J.S., Mallet, P.E. y O'Malley, K. (1993). Chunking by proximal arm cues facilitates rats' performance in the radial maze. *Learning and Motivation*, 24, 413-432.
- Cohen, J.S., Reid, S. y Chew, K. (1994). Effects of varying trial distribution, intra- and extramaze cues, and amount of reward on proactive interference in the radial maze. *Animal Learning and Behavior*, 22, 134-142.
- Cohen, J.S., Sturdy, C. y Hicks, M. (1996). Intratrail proactive interference in rats' serial alternation performance in the radial maze. *Animal Learning and Behavior*, 24, 300-309.
- Colby, C.L. y Olson, C.R. (1999). Spatial cognition. En M.J. Zigmond, F.E. Bloom, S.L. Landis, J.L Roberts y L.R. Squire (Eds.), *Fundamental neuroscience* (pp. 1363-1383). USA: Academic Press.
- Cole, M.R. y Chappell-Stephenson, R. (2003). Exploring the limits of spatial memory in rats, using very large mazes. *Learning and Behavior*, 31, 349-368.
- Collier, G., Hirsch, E. y Kanarek, R. (1977). The operant revisited. En W.K. Honig y J.E.R. Staddon (Eds.), *Handbook of operant behavior* (pp. 28-52). New Jersey: Prentice-Hall.
- Cornell, E.H. y Heth, C.D. (2000). Route learning and wayfinding. En R. Kitchin and S. Freundschuh (Eds.), *Cognitive mapping. Past, present and future* (pp. 66-83). Londres: Routledge.
- Covich, A.P. (1987). Optimal use of space by neighboring central place foragers: When and where to store surplus resources. En L. Green y J.H. Kagel (Eds.), *Advances in behavioral economics* (Vol.1, pp. 249-294). New Jersey: Ablex Publishing Corporation.

- Cumming, W.W. y Berryman, R. (1965). The complex discriminated operant: Studies of matching-to-sample and related problems. En D.I. Mostofsky (Ed.), *Stimulus generalization* (pp. 284-330). Stanford: Stanford University Press.
- Cuthill, I.C., Kacelnik, A., Krebs, J.R., Haccou, P. e Iwasa, Y. (1990). Starlings exploiting patches: The effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behavior*, 40, 625-640.
- Dallal, N.L. y Meck, W.H. (1990). Hierarchical structures: Chunking by food type facilitates spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 69-84.
- D'Amato, M.R., (1973). Delayed matching and short-term memory in monkeys. In G.H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (Vol. 7, pp. 227-269). New York: Academic Press.
- D'Amato, M.R. y Colombo, M. (1988). Representation of serial order in monkeys (*Cebus capella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 14, 131-139.
- D'Amato, M.R. y Colombo, M. (1989). Serial learning with wild card items by monkeys (*Cebus apella*): Implications for knowledge of ordinal position. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 252-261.
- Davis, S.F., Kring, J.P. y Richardson, T.R. (1999). Endogenous odor control of animal runway performance: Generality, questions, and utility. *The Psychological Record*, 49, 397-408.
- Day, D.E. y Bartness, T.J. (2001). Effects of foraging effort on body fat and food hoarding in Siberian hamsters. *Journal of Experimental Zoology*, 289, 162-171.
- Dember, W.N. y Fowler, H. (1958). Spontaneous alternation behavior. *Psychological Bulletin*, 55, 412-428.
- DiBattista, D. (2002). Preference for novel flavors in adult golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 116, 63, 72.
- DiBattista, D. y Bedard, M. (1987). Effects of food deprivation on hunger motivation in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 101, 183-189.
- Dickinson, A. (1980). *Contemporary animal learning theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dickinson, A. y Mackintosh, N.J. (1978). Classical conditioning in animals. *Annual Review of Psychology*, 29, 587-612.

- DiGello, E., Brown, M.F. y John, A. (2002). Negative information: Both presence and absence of spatial pattern elements guide rat's spatial choices. *Psychonomic Bulletin and Review*, 9, 706-713.
- Dow, S.M. y Lea, S.E.G. (1987). Foraging in a changing environment: Simulations in the operant laboratory. En M.L. Commons, A. Kacelnik y S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. VI. Foraging* (pp. 89-113). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1979). *Etologia*. Barcelona: Omega.
- Elsmore, T.F. y McBride, S.A. (1994). An eight-alternative concurrent schedule: Foraging in a radial maze. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 61, 331-348.
- Epstein, R., DeYoe, E.A., Press, D.Z., Rosen A.C. y Kanwisher, N. (2001). Neuropsychological evidence for a topographical learning mechanism in parahippocampal cortex. *Cognitive Neuropsychology*, 18, 481-508.
- Estes, W.K. y Schoeffler, M.S. (1955). Analysis of variables influencing alternation after forced trails. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 357-362.
- Etienne, A.S., Berlie, J., Georgakopoulos, J. y Maurer, R. (1998). Role of dead reckoning in navigation. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 54-68). Oxford: Oxford University Press.
- Etienne, A.S., Boulens, V., Maurer, R., Rowe, T. y Siegrist, T. (2000). A brief view of known landmarks reorientates path integration in hamsters. *Naturwissenschaften*, 87, 494-498.
- Etienne, A.S. y Jeffery, K.J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 14, 180-192.
- Etienne, A.S., Joris, S., Maurer, R. y Teroni, E. (1990). Enhancing the impact of visual extra-maze cues in a spatial orientation task. *Behavioural Brain Research*, 38, 199-210.
- Etienne, A.S., Maurer, R. y Séguinot, V. (1996). Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 201-209.
- Etienne, A.S., Sitbon, S., Dahn-Hurni, C. y Maurer, R. (1994). Golden hamsters on the eight-arm maze in light and darkness: The role of dead reckoning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 47B, 401-425.
- Fantino, E. (1985). Behavior analysis and behavioral ecology: A synergistic coupling. *The Behavior Analyst*, 8, 151-157.

- Fantino, E. (1987). Operant conditioning simulations of foraging and the delay-reduction hypothesis. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 193-214). New York: Plenum Press.
- Fantino, E. (1991). Behavioral ecology. En I.H. Iversen y K.A. Lattal (Eds.), *Experimental analysis of behavior* (Part 2, pp. 117-153). Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- Fantino, E., Abarca, N. y Dunn, R. (1987). The delay –reduction hypothesis: Extensions to foraging and three-alternative choice. En M.L. Commons, J.E. Mazur, J.A. Nevin y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. V. The effect of delay and of intervening events on reinforcement value* (pp. 309-327). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Fantino, E. Abarca, N. e Ito, M. (1987). Choice and optimal foraging: Test of the delay-reduction hypothesis and the optimal diet model. En M.L. Commons, A. Kacelnik, y S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. VI. Foraging* (pp. 181-207). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Ferster, C.B. (1953). The use of the free operant in the analysis of behavior. *Psychological Bulletin*, 50, 263-274.
- Ferster, C.B. y Skinner, B.F. (1957). *Schedules of reinforcement*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Fetterman, J.G., Stubbs, A.D. y MacEwen, D. (1992). The perception of the extended stimulus. En W.K. Honig y J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 1-20). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Fountain, S.B., Henne, D.R. y Hulse, S.H. (1984). Phrasing cues and hierarchical organization in serial pattern learning by rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 30-45.
- Galanter, E.H. (1955). Place and response learning: Learning to alternate. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 17-18.
- Galanter, E.H. y Shaw, W.A. (1954). "Cue" vs. "Reactive inhibition" in place and response learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 395-398.
- Galef, B.G., Jr. (1985). Social learning in wild Norway rats. En T.D. Johnston y A.T. Pietrewicz (Eds.), *Issues in the ecological study of learning* (pp. 143-166). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Galef, B.G., Jr. (2001). Analyses of social learning processes affecting animals' choices of foods and mates. *Mexican Journal of Behavior Analysis*, 27, 145-164.
- Gallistel, C.R. (1980). *The organization of action: A new synthesis*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.

- Gallistel, C.R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge: MIT Press.
- Gallistel, C.R. y Cramer, A.E. (1996). Computations on metric maps in mammals: Getting oriented and choosing a multi-destination route. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 211-217.
- Gallo, A., Elkhessaimi, A., Desportes, J.P. y Duchatelle, E. (1991). L'apprentissage spatial du rat en situation de conditionnement operant. *Behavioural Processes*, 24, 193-209.
- Gapenne, O. y Lannou, J. (1988). Étude des stratégies de déplacement dans le cadre d'une tâche de recherche alimentaire chez le rat (long evans). *Bulletin Société Française pour l'étude du Comportement Animal*, 3, 173-180.
- Gärling, T. y Golledge, R.G. (2000). Cognitive mapping and spatial decision-making. En R. Kitchin y S. Freundschuh (Eds.), *Cognitive mapping: Past, present and future* (pp. 44-65). London: Routledge.
- Georgakopoulos, J. y Etienne, A.S. (1994). Identifying location by dead reckoning and external cues. *Behavioural Processes*, 31, 57-74.
- Georgakopoulos, J. y Etienne, A.S. (1997). Further data on conflict behaviour in golden hamsters: Shifting between alternative sets of directional information. *Behavioural Processes*, 41, 19-28.
- Getty, T., Kamil, A.C. y Real, P.G. (1987). Signal detection theory and foraging for cryptic or mimetic prey. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 525-548). New York: Plenum Press.
- Gibson, B.M. (2001). Cognitive maps not used by humans (*Homo sapiens*) during a dynamic navigational task. *Journal of Comparative Psychology*, 115, 397-402.
- Gibson, J.J. (1960). The concept of the stimulus in psychology. *American Psychologist*, 15, 694-703.
- Gibson, J.J. (1986). *The ecological approach to visual perception*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Gilbert, T.F. (1958). Fundamental dimensional properties of the operant. *Psychological Review*, 65, 272-282.
- Glanzer, M. (1953). Stimulus satiation: An explanation of spontaneous alternation and related phenomena. *Psychological Review*, 60, 257-268.
- Goldstone, R.L. (1998). Perceptual learning. *Annual Review of Psychology*, 49, 585-612.

- Greene, C.M. y Cook, R.G. (1997). Landmark geometry and identity controls spatial navigation in rats. *Animal Learning and Behavior*, 25, 312-323.
- Greeno, J.G. y Simon, H.A. (1974). Processes for sequence production. *Psychological Review*, 81, 187-198.
- Griffin, A.S. y Etienne, A.S. (1998). Updating the path integrator through a visual fix. *Psychobiology*, 26, 240-248.
- Guttman, N. y Kalish, H.I. (1956). Discriminability and stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology*, 51, 79-88.
- Hanson, J. (1987). Test of optimal foraging using an operant analogue. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 335-362). New York: Plenum Press.
- Hayward, A., McGregor, A., Good, M.A. y Pearce, J.M. (2003). Absence of overshadowing and blocking between landmarks and the geometric cues provided by the shape of a test arena. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 56B, 114-126.
- Helms, C.W. y Drury, W.H. (1960). Winter and migratory weight and fat field studies on some North American buntings. *Journal of Ornithological Investigation*, 31, 1-40.
- Herrnstein, R.J. (1961). Relative and absolute strength of response as a function of frequency of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 4, 267-272.
- Herrnstein, R.J. (1970). On the law of effect. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 13, 243-266
- Hinde, R.A. y Stevenson-Hinde, J.S. (1973). *Constraints on learning: Limitations and predispositions*. London: Academic Press.
- Hoffman, C.M., Timberlake, W., Leffel, J. y Gont, R. (1999). How is radial-arm maze behavior in rats related to locomotor search tactics? *Animal Learning and Behavior*, 27, 426-444.
- Holman, E.W. (1966). Tests for spontaneous alternation. *Psychological Review*, 73, 427-436.
- Honig, W.K. (1991). Structure and function in the spatial memory of animals. En W.C. Abraham, M.C. Corballis y K.G. White (Eds.), *Memory mechanisms* (pp. 293-313). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Hull, C.L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.

- Hull, C.L. (1952). *A behavior system: An introduction to behavior theory concerning the individual organism*. Yale: John Wiley & Sons, Inc.
- Hulse, S.H. y O'Leary, D.K. (1982). Serial pattern learning: Teaching an alphabet to rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 260-273.
- Inoue, M., Mikami, A., Ando, I. y Tsukada, H. (2004). Functional brain mapping of the macaque related to spatial working memory as revealed by PET. *Cerebral Cortex*, 14, 106-119.
- Jacobs, L.F. (2003). The evolution of the cognitive map. *Brain, Behavior, and Evolution*, 62, 128-139.
- Jacobs, W.J., Laurance, H.E. y Thomas, K.G.F. (1997). Place learning in virtual space I: Acquisition, overshadowing, and transfer. *Learning and Motivation*, 28, 521-541.
- Jacobs, W.J., Thomas, K.G.F., Laurance, H.E. y Nadel, L. (1998). Place learning in virtual space II. Topographical relations as one dimension of stimulus control. *Learning and Motivation*, 29, 288-308.
- Jans, J.E. y Catania, C.A. (1980). Short-term remembering of discriminative stimuli in pigeons. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 34, 177-183.
- Johnston, R.E. (1985). Communication. En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and behavior* (pp. 121-154). New York: Plenum Press.
- Johnston, T.D. (1985). Introduction: Conceptual issues in the ecological study of learning. En T.D. Johnston y A.T. Pietrewicz (Eds.), *Issues in the ecological study of learning* (pp. 1-24). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Johnston, T.D. y Pietrewicz, A.T. (1985). *Issues in the ecological study of learning*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Jones, C.H., McGhee, R. y Wilkie, D.M. (1990). Hamsters (*Mesocricetus auratus*) use spatial memory in foraging for food to hoard. *Behavioural Processes*, 21, 179-187.
- Kamil, A.C. (1989). Studies of learning and memory in natural contexts: Integrating functional and mechanistic approaches to behavior. En R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C. Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 30-50). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Kamil, A.C. y Roitblat, H.L. (1985). The ecology of foraging behavior: Implications for animal learning and memory. *Annual Review of Psychology*, 36, 141-169.
- Kamin, L.J. (1969). Predictability, surprise, attention and conditioning. In B.A. Campbell y R.M. Church (Eds.), *Punishment and aversive behavior* (pp. 279-296). New York: Appleton-Century-Crofts.

- Killeen, P.R., Smith, J.P. y Hanson, S.J. (1981). Central place foraging in *rattus novergicus*. *Animal Behaviour*, 29, 64-70.
- Kirkby, R.J. y Lackey, G.H. (1968). Spontaneous alternation in *Mesocricetus auratus*: Age differences. *Psychonomic Science*, 10, 257-258.
- Kitchin, R. y Freundschuh, S. (2000). *Cognitive mapping: Past, present and future*. London: Routledge.
- Klatzky, R.L. (1998). Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 1-17). Berlin: Springer-Verlag.
- Kuipers, B., Tecuci, D.G. y Stankiewics, B.J. (2003). The skeleton in the cognitive map: A computational and empirical exploration. *Environment and Behavior*, 35, 81-107.
- Kupalov, P.S. (1969). The formation of conditioned place reflexes. En M. Cole e I. Maltzman (Eds.), *A handbook of contemporary soviet psychology* (pp. 735-762). New York: Basic Books Inc. Publishers.
- Launay, M. y Blancheteau, M. (1982). Effects of inter-trial interval length on food-hoarding partial reinforcement of running behaviour in the golden hamster. *Behavioural Processes*, 7, 341-352.
- Leplow, B., Höll, D., Zeng, L. y Mehdorn, M. (1998). Spatial orientation and spatial memory within a 'locomotor maze' for humans. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 429-446). Berlin: Springer-Verlag.
- Lipp, H.P., Pleskacheva, M.G., Gossweiler, H., Ricceri, L., Smirnova, A.A., Garin, N.N., Perepiolkina, O.P., Voronkov, D.N., Kuptsov, A. y Dell' Omo, G. (2001). A large outdoor radial maze for comparative studies in birds and mammals. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 25, 83-99.
- MacCorquodale, K. y Meehl, P.E. (1948/1953). Hypothetical constructs and intervening variables. En H. Feigl y M. Brodbeck (Eds.), *Readings in the philosophy of science* (pp. 596-611). New York: Appleton-Century-Crofts, Inc.
- MacCorquodale, K. y Meehl, P.E. (1951). On the elimination of cul entries without obvious reinforcement. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44, 367-371.
- Mackintosh, N.J. (1975). A theory of attention: Variations in the associability of stimuli with reinforcement. *Psychological Review*, 82, 276-291.
- Mackintosh, N.J. (1983). *Conditioning and associative learning*. Oxford: Clarendon Press.

- Mackintosh, N.J. (2002). Do not ask whether they have a cognitive map, but how they find their way about. *Psicológica*, 23, 165-185.
- Macuda, T. y Roberts, W.A. (1995). Further evidence for hierarchical chunking in rat spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 20-32.
- Maier, N.R.F. y Schneirla, T.C. (1964). *Principles of animal psychology*. New York: Dover Publication. Inc.
- Malcolm, N. (1977). *Memory and mind*. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.
- Mallot, H.A., Gillner, S., van Veen, A.H.C. y Bühlhoff, H.H. (1998). Behavioral experiments in spatial cognition using virtual reality. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 447-467). Berlin: Springer-Verlag.
- March, J., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1992). Reciprocal overshadowing between intra-maze and extra-maze cues. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 45B, 49-63.
- Marr, J. (1983). Memory: Models and metaphors. *The Psychological Record*, 33, 12-19.
- Marr, J. (1984). Conceptual approaches and issues. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 42, 353-362.
- Mason, W.A. y Lott, D.F. (1976). Ethology and comparative psychology. *Annual Review of Psychology*, 27, 129-154.
- McCarthy, D. y White, K.G. (1987). Behavioral models of delayed detection and their application to the study of memory. En M.L. Commons, J.E. Mazur, J.A. Nevin y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. V. The effect of delay and of intervening events on reinforcement value* (pp. 29-54). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- McLaren, I.P.L. y Mackintosh, N.J. (2000). An elemental model of associative learning :I. Latent inhibition and perceptual learning. *Animal Learning and Behavior*, 28, 211-246.
- McNaughton, B.L. y Smolensky, P. (1991). Connectionist and neural modeling: Converging in the hippocampus. En R.H. Lister y H.J. Weingartner (Eds.), *Perspectives on cognitive neuroscience* (pp. 93-109). Oxford: Oxford University Press.
- Mecklenbräuker, S., Wippich, W., Wagener, M. y Staathoff, J.E. (1998). Spatial information and actions. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.). *Spatial*

cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge (pp. 39-61). Berlin: Springer-Verlag.

Mellgren, R.L. (1982). Foraging in a simulated natural environment: There's a rat loose in the lab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 93-100.

Mellgren, R.L. y Brown, S.W. (1987). Environmental constraints on optimal-foraging behavior. En M.L. Commons, A. Kacelnik y S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. VI. Foraging* (pp. 133-151). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.

Mellgren, R.L. y Roper, T.J. (1986). Spatial learning and discrimination of food patches in the European badger (*Meles meles* L.). *Animal Behavior*, 34, 1129-1134.

Menzel, E.W. (1978). Cognitive mapping in chimpanzees. En S.H. Hulse, H. Fowler y W.K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior* (pp. 375-422). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Miller, G.A. (1956). The magical number seven plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63, 81-97.

Montgomery, K.C. (1951). The relation between exploratory behavior and spontaneous alternation in the white rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44, 582-589.

Montgomery, K.C. (1953). Explorative behavior as a function of "similarity" of stimulus situations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44, 582-589.

Morris, R.G.M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.

Morris, R.G.M., Davis, S. y Butcher, S.P. (1991). Hippocampal synaptic plasticity and N-methyl-D-aspartate receptors: A role in information storage? En M. Baudry y J.L. Davis (Eds.), *Long-term potentiation: A debate* (pp. 267-300). Cambridge: The MIT Press.

Morse, D.H. y Fritz, R.S. (1987). The consequences of foraging for reproductive success. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 443-455). New York: Plenum Press.

Moser, E.I., Krobot, K.A., Moser, M.B. y Morris, R.G.M. (1998). Impaired spatial learning after saturation of long-term potentiation. *Science*, 281, 2038-2042.

Murphy, M.R. (1985). History of the capture and domestication of the Syrian Golden Hamster (*Mesocricetus auratus waterhouse*). En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and behavior* (pp. 3-20). New York: Plenum Press.

- Nadel, L., Thomas, K.G.F., Laurance, H.E., Skelton, R., Tal, T. y Jacobs, W.J. (1998). Human place learning in a computer generated arena. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 399-427). Berlin: Springer-Verlag.
- Nur, N. (1987). Parents, nestlings and feeding frequency: A model of optimal parental investment and implications for avian reproductive strategies. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 457-475). New York: Plenum Press.
- Olthof, A., Sutton, J.E., Slumskie, S.V., D'Addetta, J. y Roberts, W.A. (1999). In search of the cognitive map: Car rats learn an abstract pattern of rewarded arms on the radial maze? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 252-362.
- Olton, D.S. (1979). Mazes, maps, and memory. *American Psychologist*, 34, 583-596.
- Olton, D.S. (1982). Staying and shifting. Their effects on discrimination learning. En M.L. Commons, R.J. Herrnstein y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. II. Matching and maximizing accounts* (pp. 205-225). Cambridge: Ballinger Publishing Company.
- Olton, D.S. (1985a). The temporal context of spatial memory. En L. Weiskrantz (Ed.), *Animal intelligence* (pp. 79-86). Oxford: Clarendon Press.
- Olton, D.S. (1985b). A comparative analysis of memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 11, 480-484.
- Olton, D.S., Collison, C. y Werz, A. (1977). Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation*, 8, 289-314.
- Olton, D.S. y Samuelson, R.J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 97-116.
- Olton, D.S., Walker, J.A., Gage, F.H. y Johnson, C.T. (1977). Choice behavior of rats searching for food. *Learning and Motivation*, 8, 315-331.
- Olton, D.S., Wible, C.G. y Markowska, A.L. (1991). A comparative analysis of the role of the hippocampal system in memory. En R.H. Lister y H.J. Weingartner (Eds.), *Perspectives on cognitive neuroscience* (pp. 186-196). Oxford: Oxford University Press.
- Papini, M.R., Hermitte, G., Mustaca, A.E. y Hout, G. (1989). Aprendizaje espacial en mamíferos marsupiales y placentarios. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 21, 57-66.
- Pavlov, I.P. (1927/1960). *Conditioned Reflexes*. New York: Dover Publications, Inc.

- Pear, J.J. y Eldridge, G.D. (1984). The operant-responder distinction: Future directions. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 42, 453-467.
- Pear, J.J. y Rector, B.L. (1979). Constituents of response rate. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 32, 341-362.
- Pear, J.J., Rector, B.L. y Legris, J.A. (1982). Toward analyzing the continuity of behavior. En M.L. Commons, R.J. Herrnstein, y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. II. Matching and maximizing accounts* (pp. 3-24). Cambridge: Ballinger Publishing Company.
- Pear, J.J., Silva, F.J. y Kincaid, K.M. (1989). Three-dimensional spatiotemporal imaging of movements patterns: Another step toward analyzing the continuity of behavior. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 21, 568-573.
- Pearce, J., Ward-Robinson, J., Good, M., Fussell, C. y Aydin, A. (2001). Influence of a beacon on spatial learning based on the shape of the test environment. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 340-350.
- Péruch, P., Gaunet, F., Thinus-Blanc, C. y Loomis, J. (2000). Understanding and learning virtual spaces. En R. Kitchin and S. Freundschuh (Eds.), *Cognitive mapping: Past, present and future* (pp. 108-124). London: Routledge.
- Petrinovich, L. y Bolles, R.C. (1954). Deprivation states and behavioral attributes. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 450-453.
- Phelps, M.T. y Roberts, W.A. (1989). Central-place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 326-338.
- Pierotti, R. y Annet, C. (1987). Reproductive consequences of dietary specialization and switching in an ecological generalist. En A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (pp. 417-442). New York: Plenum Press.
- Pietrewicz, A.T. y Richards, J.B. (1985). Learning to forage: An ecological perspective. En T.D. Johnston y A.T. Pietrewicz (Eds.), *Issues in the ecological study of learning* (pp. 99-117). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Platt, J.R. y Day, R.B. (1979). A hierarchical response-unit analysis of resistance to extinction following fixed-number and fixed-consecutive-number reinforcement. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 5, 307-320.
- Poucet, B. (1993). Spatial cognitive maps in the animals: New hypotheses on their structure and neural mechanisms. *Psychological Review*, 100, 163-182.

- Poucet, B., Chapuis, N., Durup, M. y Thinus-Blanc, C. (1986). A study of exploratory behavior as an index of spatial knowledge in hamsters. *Animal Learning and Behavior*, 14, 93-100.
- Prados, J., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1999). Latent inhibition and perceptual learning in a swimming-pool navigation task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 37-44.
- Prato-Previde, E. y Poli, M.D. (1996). Social learning in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 203-208.
- Rakitin, B.C., Dallal, N.L. y Meck, W.H. (1992). Spatial memory structure and capacity: influences on problem-solving and memory-coding strategies. En W.K. Honig y J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 155-183). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Reed, P. y Adams, L. (1996). Influence of salient stimuli on rats' performance in an eight-arm radial maze. *Learning and Motivation*, 27, 294-306.
- Redhead, E.S., Roberts, A., Good, M. y Pearce, J.M. (1997). Interaction between piloting and beacon homing by rats in a swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 340-350.
- Reid, A.K. y Staddon, J.E.R. (1998). A dynamic route finder for the cognitive map. *Psychological Review*, 105, 585-601.
- Reid, P.J. y Shettleworth, S.J. (1992). Detection of cryptic prey: Search image or search rate? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 273-286.
- Reid, R.A. y Reid, A.K. (2005). Route finding by rats in an open arena. *Behavioural Processes*, 68, 51-67.
- Renner, M.J. y Rosenzweig, M.R. (1986). Object interactions in juvenile rats (*Rattus norvegicus*): Effects of different experiential histories. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 229-236.
- Renner, M.J. y Seltzer, C.P. (1991). Molar characteristics of exploratory and investigatory behavior in the rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 326-339.
- Rescorla, R.A. (1972). Informational variables in pavlovian conditioning. En G.H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. 6, pp. 1-46). New York: Academic Press.
- Rescorla, R.A. y Wagner, A.R. (1972). A theory of pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A.H. Black y W.F.

- Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current research and theory* (pp. 64-69). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Revusky, S. (1985). The general process approach to animal learning. En T.D. Johnston y A.T. Pietrewicz (Eds.), *Issues in the ecological study of learning* (pp. 401-432). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Ribes-Iñesta, E. y Torres, C. (2000). The spatial distribution of behavior under varying frequencies of temporally scheduled water delivery. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 73, 195-209.
- Riley, D.A. y Shapiro, A.M. (1952). Alternation behavior as a function of effortfulness of the task and distribution of trails. *The Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 468-475.
- Roberts, A.D.L. y Pearce, J.M. (1999). Blocking in the Morris swimming pool. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 225-235.
- Roberts, W.A. (1988). Foraging and spatial memory in pigeons. *Journal of Comparative Psychology*, 102, 108-117.
- Roberts, W.A. (1992). Foraging by rats on a radial maze: Learning memory and decision rules. En I. Gormezano y E.A. Wasserman (Eds.), *Learning and memory: The behavioral and biological substrates* (pp. 7-23). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Roberts, W.A. e Ilersich, T.J. (1989). Foraging on the radial maze: The role of travel time, food accessibility, and the predictability of food location. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 274-285.
- Roberts, W.A., Phelps, M.T. y Schacter, G.B. (1992). Stimulus control of central place foraging on the radial maze. En W.K. Honig y J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 135-153). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Roberts, W.A. y van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons in the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 241-260.
- Roche, J.P. y Timberlake, W. (1998). The influence of artificial paths and landmarks on the foraging behavior of Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Learning and Behavior*, 26, 76-84.
- Rodrigo, T., Chamizo, V.D., McLaren, P.L. y Mackintosh, N.J. (1994). Effects of the preexposure to the same or different pattern of extra-maze cues on subsequent extra-maze discrimination. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 47B, 15-26.

- Rodrigo, T., Chamizo, V.D., McLaren, P.L. y Mackintosh, N.J. (1997). Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 110-118.
- Roe, A. y Simpson, G.G. (1958). *Behavior and evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Sánchez-Moreno, J., Rodrigo, T., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1999). Overshadowing in the spatial domain. *Animal Learning and Behavior*, 27, 391-398.
- Save, E. (1997). The contribution of visual and inertial mechanisms to navigation in total darkness. *Animal Learning and Behavior*, 25, 324-334.
- Save, E., Poucet, B. y Thinus-Blanc, C. (1998). Landmark use and the cognitive map in the rat. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 119-132). Oxford: Oxford University Press.
- Schenk, F., Contant, B. y Grobety, M.C. (1990). Angle and directionality affect rat's organization of visit sequences and spatial learning in modular mazes. *Learning and Motivation*, 21, 164-189.
- Schmajuk, N.A. (1997). *Animal learning and cognition. A neural network approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Schoenfeld, T.A. y Leonard, C.M. (1985). Behavioral development in the Syrian golden hamster. En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and Behavior* (pp. 289-321). New York: Plenum Press.
- Schwartz, B. (1974). On going back to nature: A review of Seligman and Hager's *Biological Boundaries of Learning*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 21, 183-198.
- Schwartz, B., Schuldenfrei, R. y Lacey, H. (1978). Operant psychology as factory psychology. *Behaviorism*, 6, 229-254.
- Schwartz, B. y Williams, D.R. (1972). Two different kinds of key peck in the pigeon: Some properties of responses maintained by negative and positive response-reinforcer contingencies. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 18, 201-216.
- Seligman, M.E.P. y Hager, J.L. (1972). *Biological boundaries of learning*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.
- Shapiro, M. (2001). Plasticity, hippocampal place cells, and cognitive maps. *Archives of Neurology*, 58, 874-881.
- Shepard, R.N. (1958). Stimulus and response generalization: deduction of the generalization gradient from a trace model. *Psychological Review*, 65, 242-256.

- Sherry, D. y Healy, S. (1998). Neural mechanisms of spatial representation. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 133-157). Oxford: Oxford University Press.
- Shettleworth, S.J. (1973). Food reinforcement and the organization of behaviour in golden hamsters. En R.A. Hinde y J. Stevenson-Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predispositions* (pp. 243-263). London: Academic Press.
- Shettleworth, S.J. (1987). Learning and foraging in pigeons: Effects of handling time and changing food availability on patch choice. En M.L. Commons, A. Kacelnik y S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. VI. Foraging* (pp. 115-132). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Shettleworth, S.J. (1989). Animals foraging in the lab: Problems and promises. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 81-87.
- Shettleworth, S.J. (1998). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Shettleworth, S.J. y Plowright, C.M.S. (1992). How pigeons estimate rates of prey encounter. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 219-235.
- Shimp, C.P. (1976). Organization in memory and behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 26, 113-130.
- Shimp, C.P. (1979). The local organization of behaviour: Method and theory. En M.D. Zeiler y P. Harzem (Eds.), *Advances in analysis of behaviour: Vol. 1. Reinforcement and the organization of behaviour* (pp. 261-298). New Delhi: John Wiley & Sons, Ltd.
- Shimp, C.P. y Moffitt, M. (1977). Short-term memory in the pigeon: Delayed-pair comparison procedures and some results. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 28, 13-25.
- Siegel, H.I. (1985a). *The hamster: Reproduction and behavior*. New York: Plenum Press.
- Siegel, H.I. (1985b). Parental behavior. En H.I. Siegel (Ed.), *The hamster: Reproduction and behavior* (pp. 207-228). New York: Plenum Press.
- Simon, H.A. (1972). Complexity and the representation of patterned sequences of symbols. *Psychological Review*, 79, 369-382.
- Sinclair, J.D. y Bender, D.O. (1978). Compensatory behaviors: suggestion for a common basis from deficits in hamsters. *Life Sciences*, 22, 1407-1412.

- Skinner, B.F. (1938). *The behavior of organisms*. New York: Appleton-Century-Crofts, Inc.
- Skinner, B.F. (1950). Are theories of learning necessary? *Psychological Review*, 57, 193-216.
- Skinner, B.F. (1959). A case history in scientific method. En S. Koch (Ed.), *Psychology: A study of a science* (Vol. 2, pp. 359-379). New York: McGraw-Hill.
- Skinner, B.F. (1966). Operant behavior. En W.K. Honig (Ed.), *Operant behavior: Areas of research and application* (pp. 12-32). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Skinner, B.F. (1969). *Contingencies of reinforcement: A theoretical analysis*. New York: Appleton-Century-Crofts, Inc.
- Slamecka, N.J. (1964). In inquiry into the doctrine of remote associations. *Psychological Review*, 71, 61-76.
- Snowdon, C. T. (1983). Ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Annual Review of Psychology*, 34, 63-94.
- Snyderman, M. (1987). Prey selection and self-control. En M.L. Commons, J.E. Mazur, J.A. Nevin y H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. V. The effect of delay and of intervening events on reinforcement value* (pp. 283-308). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Sokoloff, G. y Blumberg, M.S. (2002). Contributions of endothermy to huddling behavior in infant Norway rats (*Rattus norvegicus*) and Syrian golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 116, 240-246.
- Sokoloff, G., Blumberg, M.S., Boline, E.A., Johnson, E.D. y Streeper, N.M. (2002). Thermoregulatory behavior in infant Norway rats (*Rattus norvegicus*) and Syrian golden hamster (*Mesocricetus auratus*): Arousal, orientation, and locomotion. *Journal of Comparative Psychology*, 116, 228-239.
- Solomon, R.L. (1948). The influence of work on behavior. *Psychological Bulletin*, 45, 1-40.
- Spetch, M.L. (1995). Overshadowing in landmark learning: Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 166-181.
- Spetch, M.L., Cheng, K. y MacDonald, S.E. (1996). Learning the configuration of a landmark array: I. Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Comparative Psychology*, 110, 55-68.

- Spetch, M.L., Cheng, K., MacDonald, S.E., Likenshoker, B., Kelly, D. y Doerkson, S. (1997). Learning the configuration of a landmark array in pigeons and humans, II: Generality across search tasks. *Journal of Comparative Psychology*, *111*, 14-24.
- Spetch, M.L. y Edwards, C.A. (1986). Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *Journal of Comparative Psychology*, *100*, 266-278.
- Staddon, J.E.R. y Reid, A.K. (1990). On dynamics of generalization. *Psychological Review*, *97*, 576-578.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. (1986). *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Suzuki, S., Augerinos, G. y Black, A.H. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, *11*, 1-18.
- Taylor, H.A. (2000). A view of space through language. En R. Kitchin y S. Freundschuh (Eds.), *Cognitive mapping: Past, present and future* (pp. 179-196). London: Routledge.
- Terrace, H.S. (1983). Simultaneous chaining: The problem it poses for traditional chaining theory. En M.L. Commons, R.J. Herrnstein y A.R. Wagner (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. IV. Discrimination processes* (pp. 115-138). Cambridge: Ballinger.
- Terrace, H.S. (1987). Chunking by a pigeon in a serial learning task. *Nature*, *325*, 149-151.
- Terrace, H.S. (1991). Chunking during serial learning by a pigeon: I. Basic evidence. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *17*, 81-93.
- Terrace, H.S. y Chen, S. (1991a). Chunking during serial learning by a pigeon: II. Integrity of a chunk on a new list. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *17*, 94-106.
- Terrace, H.S. y Chen, S. (1991b). Chunking during serial learning by a pigeon: III. What are the necessary conditions for establishing a chunk. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *17*, 107-118.
- Thinus-Blanc, C. (1987). The cognitive map and its consequences. En P. Ellen y C. Thinus-Blanc (Eds.), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man: Vol. I. Experimental animal psychology and ethology* (pp. 1-19). Naetherlands: Martinus Nijhoff Publishers.
- Thinus-Blanc, C., Bouzouba, K., Chaix, N., Chapuis, M., Durup, M. y Poucet, B. (1987). A study of spatial parameters encoded during exploration in hamsters. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavioral Processes*, *13*, 418-427

- Thinus-Blanc, C. e Ingle, D. (1985). Spatial behavior in gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 99, 311-315.
- Thorpe, W.H. (1963). *Learning and instinct in animals*. Cambridge: Harvard University Press.
- Timberlake, W. (1993). Animal behavior: A continuing synthesis. *Annual Review of Psychology*, 44, 675-708.
- Timberlake, W. (1999). Biological behaviorism. En W. O'Donohue y R. Kitchener (Eds.), *Handbook of behaviorism* (pp. 243-284). San Diego Ca. Academic Press.
- Timberlake, W., Gawley, D.J. y Lucas, G.A. (1987). Time horizons in rats foraging for food in temporally separated patches. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 13, 302-309.
- Timberlake, W., Leffel, J. y Hoffman, C.M. (1999). Stimulus control and function of arm and wall travel by rats on a radial arm floor maze. *Animal Learning and Behavior*, 27, 445-460.
- Timberlake, W. y White, W. (1990). Winning isn't everything: Rats need only food deprivation and not food reward to efficiently traverse a radial arm maze. *Learning and Motivation*, 21, 153-163.
- Tinbergen, N. (1932/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*philanthus triangulum f.*) I. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 109-135). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, 16, 305-334.
- Tinbergen, N. (1935/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora *philanthus triangulum f.* II. El comportamiento en la caza. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 136-155). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, 21, 699-716.
- Tinbergen, N. y Kruyt, (1938/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*philanthus triangulum f.*) III Aprendizaje selectivo de señales. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 156-210). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, 25, 292-334.
- Tolman, E.C. (1925). Purpose and cognition: The determiners of animal learning. *Psychological Review*, 32, 285-297.
- Tolman, E.C. (1926/1966). A behavioristic theory of ideas. En E.C. Tolman (Ed.), *Behavior and psychological man: Essays in motivation and learning* (pp. 48-62). Los Angeles: University of California Press. Originalmente publicado en *Psychological Review*, 33, 352-369.

- Tolman, E.C. (1932). *Purposive behavior in animals and men*. New York: The Century CO.
- Tolman, E.C. (1938). The determiners of behavior at a choice point. *Psychological Review*, 45, 1-41.
- Tolman, E.C. (1939/1966). Prediction of vicarious trail and error by means of the schematic sowbug. En E.C. Tolman (Ed.), *Behavior and psychological man: Essays in motivation and learning* (pp. 190-206). Los Angeles: University of California Press. Originalmente publicado en *Psychological Review*, 46, 318-336.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189-208.
- Tolman, E.C. Ritchie, B.F. y Kalish, D. (1946/1965). Studies in spatial learning I. Orientation and the short-cut. En H. Goldstein, D.L Krantz y J.D. Rains (Eds.), *Controversial issues in learning* (pp. 229-241). New York: Appleton-Century-Crofts. Originalmente publicado *Journal of Experimental Psychology*, 36, 13-24.
- Tommasi, L. y Vallortigara, G. (2000). Searching for the center: Spatial cognition in the domestic chick (*Gallus gallus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 26, 447-486.
- Tonneau, F. (1990). From reflex to memory: Molar sequences in pavlovian and instrumental conditioning. *The Psychological Record*, 40, 587-604.
- Tonneau, F. (2001). Equivalence relations: A critical analysis. *European Journal of Behavior Analysis*, 2, 1-33.
- Tonneau, F. (2004). Consciousness outside the head. *Behavior and Philosophy*, 32, 97-123.
- Tonneau, F. (en prensa). Windows. *Behavioural Processes*.
- Trobalon, J.B., Sansa, J., Chamizo, V.D. y Mackintosh, N.J. (1991). Perceptual learning in maze discriminations. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43B, 389-402.
- Tulving, E. (1962). Subjective organization in free recall of "unrelated" words. *Psychological Review*, 69, 344-354.
- Tulving, E. y Watkins, M.J. (1975). Structure of memory traces. *Psychological Review*, 82, 261-275.
- Tversky, B. (2000). Levels and structure of spatial knowledge. En R. Kitchin y S. Freundschuh (Eds.), *Cognitive mapping: Past, present and future* (pp. 24-43). Londres: Routledge.

- Tversky, B. y Lee, P. (1998). How space structures language. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 157-175). Berlin: Springer-Verlag.
- Vollmer-Conna, U.S. y Lemon, J. (1998). Spatial configuration and proximal cues. *Learning and Motivation*, 29, 102-111.
- Waddell, D. (1951). Hoarding behavior in the golden hamster. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 44, 383-388.
- Waddell, D., Gans, S., Kempner, P. y Williams, A. (1955). A comparison of place and response learning in very young rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 375-377.
- Walker, E.L., Dember, W. N., Earl, R.W. y Karoly, A.J. (1955). Choice alternation: I. Stimulus vs. place vs. response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 19-23.
- Walker, E.L., Dember, W.N., Earl, R.W., Fliege, S.W. y Karoly, A.J. (1955). Choice alternation: II. Exposure to stimulus of stimulus and place without choice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 24-28.
- Walker, E.L., Dember, W.N., Earl, R.W., Fawl, C.L. y Karoly, A.J. (1955). Choice alternation: III. Response intensity vs. Response discriminability. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 80-85.
- Wartenberg, F., May, M. y Péruch, P. (1998). Spatial orientation in virtual environments: Background considerations and experiments. En C. Freksa, C. Habel y K.F. Wender (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 469-489). Berlin: Springer-Verlag.
- Wasserman, E.A., Diech, J.D. y Cox, K.E. (1983). The learning and memory of response sequences. En M.L. Commons, R.J. Herrnstein y A.R. Wagner (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. IV. Discrimination processes* (pp. 99-113). Cambridge: Ballinger.
- Wasserman, E.A., Nelson, K.R. y Larew, M.B. (1980). Memory for sequences of stimuli and responses. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 34, 49-59.
- Watkins, C.L. (1990). Mediationism and the obfuscation of memory. *American Psychology*, 45, 328-335.
- Wehner, R., Michel, B. y Antonsen, P. (1996). Visual navigation in insects: Coupling of egocentric and geocentric information. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 129-140.

- Wehner, R. y Srinivasan, M.V. (1981). Searching behaviour of desert ants, genus *cataglyphis* (Formicidae, hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology-A*, 142, 315-338.
- White, K.G. (1985). Characteristics of forgetting functions in delayed matching to sample. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 44, 15-34.
- White, K.G. y Wixted, J.T. (1999). Psychophysics of remembering. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 71, 91-113.
- Wickelgren, W.A. (1979). Chunking and consolidation: A theoretical synthesis of semantic networks, configuring in conditioning, S-R versus cognitive learning, normal forgetting, the amnesic syndrome, and the hippocampal arousal system. *Psychological Review*, 86, 44-60.
- Wilcox, S. y Katz, S. (1981). A direct realistic alternative to the traditional conception of memory. *Behaviorism*, 9, 227-239.
- Wilkie, D.M. y Slobin, P. (1983). Gerbils in space: Performance on the 17-arm radial maze. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 40, 301-312.
- Williams, W.A. y Fantino, E. (1994). Delay reduction and optimal foraging: Variable-ratio search in a foraging analogue. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 61, 465-477.
- Wixted, J.T. (1989). Nonhuman short-term memory: A quantitative reanalysis of selected findings. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 52, 409-426.
- Wood, A.D. y Bartness, T.J. (1996). Food deprivation-induced increases in hoarding by Siberian hamsters are not photoperiod-dependent. *Physiology & Behavior*, 60, 1137-1145.
- Ydenberg, R.C. (1984). Great tits and giving-up times: Decision rules for leaving patches. *Behaviour*, 90, 1-24.
- Yoerg, S.I. y Kamil, A.C. (1982). Response strategies in the radial arm maze: Running around in circles. *Animal Learning and Behavior*, 10, 530-534.
- Zipser, D. (1986). Biologically plausible models of place recognition and goal location. En J.L. McClelland y D.E. Rumelhart (Eds.), *Parallel distributed processing: Vol. II. Psychological and biological models* (pp. 432-470). The MIT Press: London.
- Zuriff, G.E. (1985). *Behaviorism: A conceptual reconstruction*. New York: Columbia University Press.