



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias
División de Ciencias Biológicas
Departamento de Ciencias Ambientales

INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS

La tarea A-no-B en niños de dos años de edad: evidencia de la distribución discreta de la respuesta motora

Tesis

que para obtener el grado de

**DOCTOR EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO
(OPCIÓN NEUROCIENCIA)**

Presenta

Pablo Covarrubias Salcido

Comité tutorial

Dr. Carlos F. Aparicio Naranjo (Director)

Dr. François Tonneau

Dr. Andrés A. González Garrido

Dra. Julieta Ramos Loyo

Dr. Héctor Martínez Sánchez

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis.

A los doctores François Tonneau y Carlos Aparicio por sus valiosas enseñanzas a lo largo de los años y por brindarme su invaluable amistad.

A los doctores Héctor Martínez, Julieta Ramos y Andrés González por su amable disposición para revisar y corregir la tesis.

A Gregorio García por sus valiosas contribuciones a la tesis, su amistad y las interesantes discusiones de pasillo.

Al personal directivo y administrativo de los Centros de Atención y Desarrollo Infantil (CADI) número 2, 6, 7 y 10 del DIF, Jalisco por brindarnos todas las facilidades para la realización del estudio.

A los niños y niñas de los CADI por hacer posible el estudio.

A Mariana Torillo y Alejandra Chavarín por su dedicación y profesionalismo en el trabajo de campo.

Dedico esta tesis

A mi esposa Ale, quien cariñosamente
me ha dado todo su apoyo y comprensión

A mi padre, orgulloso ejemplo de vida y a mi madre,
de quien recibí amor inagotable

A Pamen, Mony, Lili y a cada uno de mis hermanos,
a quienes siempre los llevo conmigo

A Alex, Gabrielito, Samuelín y cada uno de mis sobrinos
de quienes me siento muy orgulloso

A Chevo, Fa, Rorro, Beto, héroes involuntarios de mi vida

RESUMEN

La tarea A-no-B, originalmente descrita por Piaget, ha sido ampliamente utilizada para estudiar la cognición espacial y el papel de estructuras cerebrales en el control de la conducta dirigida hacia metas. Estudios recientes han mostrado que niños de 2 años de edad pueden cometer un error llamado A-no-B cuando un objeto meta (p. ej., un juguete) es enterrado en una caja con arena. El error que se mide en términos de mayor o menor magnitud, es reportado como el promedio de la desviación entre la ubicación del juguete escondido y la ubicación de la respuesta motora del niño. Sin embargo, es posible que los niños se dirijan hacia el punto A o hacia el punto B de manera discreta y que el promedio de la desviación de su respuesta motora con respecto a la ubicación del juguete no sea más que un artefacto estadístico. En dos experimentos, niños de aproximadamente 2 años de edad observaron al experimentador esconder un juguete seis veces en una primera ubicación (A) y una vez en una segunda ubicación (B). A los niños se les permitió ir por el juguete después de una demora de 10 segundos. Los resultados fueron consistentes con la hipótesis de una distribución discreta de las respuestas motoras entre tres polos de atracción: A, B y una frontera categorial como el centro del espacio de trabajo. Los datos también sugieren un efecto de asimilación entre la ubicación de A y la frontera categorial. Sin embargo, la mayor parte de la desviación observada entre la respuesta motora y la respuesta meta proviene de un efecto discreto no previsto por los modelos actuales de campo dinámico neuronal.

ABSTRACT

The A-not-B search task originally described by Piaget has been commonly employed to study spatial cognition and the role of brain structures in controlling goal-directed behavior. Recent studies have shown that 2-year-old children can make the so-called A-not-B error when a target object (e.g., a toy) is buried in a sandbox. This error is measured in terms of continuous magnitude and is reported as the average deviation between the location where the toy was buried and the location of the child's motor response. It may be the case, however, that children aim either at the A- or at the B-location in a discrete fashion and that the average deviation of the motor response from the toy location is merely a statistical artifact. In two studies, children approximately 2 years old watched the experimenter bury a toy six times at a first location (A) and then once at a second location (B). The children were allowed to retrieve the toy after a 10-s delay. The results were consistent with the hypothesis of a discrete distribution of motor responses between three attractors: A, B, and a categorical boundary such as the center of the work space. The data also suggest an assimilation effect between the location of A and the categorical boundary. Nevertheless, most of the observed deviation between the motor response and the target response arose from a discrete effect that is not predicted by current models of the dynamic neural field.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES	5
<i>1. Desarrollo y taxonomía de la memoria.....</i>	<i>5</i>
La memoria explícita	6
La memoria de trabajo espacial	10
La tarea de memoria de trabajo espacial A-no-B	14
El desarrollo de la inhibición conductual	18
<i>2. Registro de neuronas individuales en monos despiertos</i>	<i>20</i>
La corteza motora primaria y la representación cortical de la respuesta	20
La corteza prefrontal y la memoria de trabajo.....	24
La inhibición en las neuronas prefrontales dorsolaterales	29
La corteza premotora y la representación de los actos motores	31
<i>3. Integración de las aproximaciones neuronales de la memoria de trabajo</i>	<i>34</i>
<i>4. Modelos computacionales de la ejecución en la tarea A-no-B.....</i>	<i>40</i>
El modelo de procesamiento distribuido de Munakata.....	40
El modelo de los sistemas de competencia jerárquica	42
La teoría del campo dinámico neuronal	44
<i>5. Los estudios empleando la caja con arena</i>	<i>47</i>
El modelo del ajuste categorial	48
La teoría del campo dinámico neuronal de la cognición espacial	50
<i>6. Bases neuronales de la atención y la representación espacial</i>	<i>51</i>
Modelos neuronales de la atención	52
El circuito fronto-parietal y la atención espacial	57
El circuito fronto-estriado y el control inhibitorio	61
<i>7. Una explicación neuronal de la representación espacial en la caja con arena.....</i>	<i>64</i>

EXPERIMENTO 1	68
<i>1. Planteamiento del problema</i>	68
<i>2. Método</i>	71
Participantes	71
Materiales y Aparatos	71
Procedimiento	74
Análisis de datos	78
<i>3. Resultados</i>	79
<i>4. Discusión</i>	83
EXPERIMENTO 2	88
<i>1. Planteamiento del problema</i>	88
<i>2. Método</i>	91
Participantes	91
Materiales y Aparatos	91
Procedimiento	92
Análisis de datos	93
<i>3. Resultados</i>	93
<i>4. Discusión</i>	101
DISCUSIÓN GENERAL	104
<i>1. La representación del ambiente</i>	109
<i>2. El control inhibitorio dependiente de las señales discriminativas</i>	111
<i>3. La representación espacial a edad temprana</i>	115
<i>4. De la información sensorial a la representación motora</i>	117
CONCLUSIÓN	119
REFERENCIAS	120
ANEXOS	129

INTRODUCCIÓN

La tarea A-no-B ha sido ampliamente utilizada para evaluar el desarrollo de las funciones cognitivas durante la infancia (Thelen, Schöner, Scheier y Smith, 2001). En esta tarea se ha reportado que si los infantes encuentran varias veces un juguete escondido debajo de un recipiente (A) y luego se oculta a la vista de niño el juguete debajo del otro recipiente (B), luego de una demora de apenas 10 segundos, los infantes menores de un año (pero no mayores de esta edad) regresan consistentemente a buscar el juguete en el primer recipiente (A), fenómeno conocido como el error A-no-B.

Se han propuesto diversos modelos para explicar la ejecución de los niños en la tarea A-no-B y la generación del error perseverante. Por ejemplo, el modelo de la memoria + inhibición de Diamond, Cruttenden y Neiderman (1994) sugiere que el error perseverante está relacionado con la poca madurez de la corteza prefrontal dorsolateral. El modelo de Munakata (1998) plantea que el error A-no-B ocurre porque las huellas de la memoria explícita del recipiente B no logran competir con las huellas de la memoria implícita de A (Munakata, 1998), o el modelo de Marcovitch y Zelazo (2009) que predice que los niños no cometen el error A-no-B cuando el sistema de reflexión consciente (relacionado con las funciones ejecutivas) compite con los hábitos de ir hacia A, haciendo que el niño no persevere en su respuesta (se dirige hacia B).

La teoría del campo dinámico (Thelen y cols., 2001) plantea que el error perseverante es producto de una interacción entre los sistemas de memoria, de percepción y los sistemas motores, y afirma que el error no es particular de una edad o de

una tarea específica, sino que puede ocurrir en diferentes etapas del desarrollo y utilizando diferentes tareas. Con base en este supuesto, se evaluó si la respuesta perseverante ocurría en niños de 2 años, en una situación en donde las señales discriminativas (los recipientes) no estaban presentes, es decir, utilizando una caja con arena.

Los estudios realizados por Spencer y colaboradores fueron los primeros en reportar que los niños de 2 años cometían consistentemente el error A-no-B siempre y cuando los ensayos de esconder el juguete se realizaban sobre una caja con arena. Además, tres hallazgos fueron reportados: 1) que la precisión de la memoria espacial aumentaba con la edad; 2) que se cometían menos errores incrementando la separación entre las ubicaciones A y B (Schutte, Spencer y Schöner, 2003); y, 3) que los niños mostraban una tendencia a responder hacia el centro de la caja (Schutte y Spencer, 2002; Spencer, Smith y Thelen, 2001). Este último hallazgo sugería que cuando la información de grano fino (las señales discriminativas) era ambigua, los niños utilizaban categorías espaciales para orientar su respuesta (Huttenlocher, Newcombe y Sandberg, 1994).

En esta investigación se evaluaron dos supuestos que Spencer y colaboradores sugirieron con base en sus estudios con la caja con arena: a) que las respuestas en la caja con arena se distribuyen de forma gradual, como una distancia continua medida en centímetros, entre la ubicación de A y aquella de la respuesta motora del niño; y b) que el error perseverante es un efecto combinado entre el número de ensayos en A y una tendencia a regresar hacia el centro de la caja debido al uso de categorías espaciales (Spencer y Schutte, 2004). En este estudio se plantea que la distribución de las respuestas

de los niños en la caja con arena es discreta, es decir, bimodal, con respuestas centradas alrededor de A ó de B y que posiblemente la distribución gradual de la respuesta reportada por Spencer y colaboradores no sea más que un artefacto estadístico.

Se realizaron dos experimentos para evaluar la hipótesis de la distribución discreta de la respuesta en la caja con arena, con niños de aproximadamente 2 años de edad. El procedimiento fue una réplica del implementado por Spencer y Schutte (2004), sin embargo, a diferencia de ese estudio, en esta investigación se utilizó una caja cuadrada (en vez de rectangular) y fue llenada con semillas (en vez de arena). Los resultados de este estudio apoyaron la hipótesis de la distribución discreta de la respuesta: se registró un pico centrado en A, otro mayor centrado en B y uno en medio de ambas ubicaciones.

Los modelos mencionados tienen limitaciones al explicar diversos hallazgos en la tarea A-no-B. Por ejemplo, el modelo de Munakata (1998) no describe los mecanismos de la formación de una huella de memoria latente en A, o el modelo de Marcovitch y Zelazo (2009) no aclara cómo un aumento de ensayos en A fortalece la reflexión consciente (evitando el error A-no-B), sin apelar a mecanismos de habituación visual. La teoría del campo dinámico, por su parte, reporta una combinación de los campos de activación neuronal de A y B, lo que parece ser inconsistente con los registros de la actividad de neuronas individuales (Jancke, Ernhagen, Dinse, Akhavan, Giese, Steinhage y Schöner, 1999).

Como interpretación de los hallazgos de este estudio, se propone una explicación de la representación espacial en la caja con arena basada en los estudios neurofisiológicos de la atención y la representación espacial. Los hallazgos empíricos de estos estudios

sugieren que las neuronas de las regiones cerebrales que participan en la atención y la representación espacial (núcleo geniculado lateral, áreas corticales visuales, corteza parietal) establecen interacciones competitivas de tipo facilitación-supresión. Estas interacciones hacen que se facilite la activación de los estímulos atendidos y se suprima la activación de los estímulos adyacentes al estímulo atendido (Kastner y Pinsk, 2004), permitiendo que los estímulos atendidos tengan más posibilidades de ser procesados por los sistemas de memoria y motores. Además, se describe la participación del estriado en la regulación del control inhibitorio de la respuesta y en la formación de hábitos motores.

Los resultados son explicados con base en la comunicación que establecen diferentes circuitos cerebrales, específicamente el circuito fronto-parietal y el circuito fronto-estriado. Se propone que la inmadurez de estos dos circuitos a los 2 años de edad podría hacer que el sistema de la memoria y el sistema motor sean susceptibles a interferencias del ambiente. Se sugiere que la ausencia de estímulos discriminativos en la caja con semillas podría volver inestable al sistema motor generando el patrón de respuesta perseverante. La idea que la inmadurez de los circuitos fronto-parietal y fronto-estriado vuelve inestable al sistema cuando se eliminan los estímulos discriminativos (pero no en presencia de estos estímulos, p. ej. en la caja con los dos recipientes) es compatible con las aproximaciones dinámicas del desarrollo cognitivo infantil (Smith y Thelen, 2003; Thelen y Smith, 1994).

ANTECEDENTES

1. Desarrollo y taxonomía de la memoria

En el estudio de las relaciones entre desarrollo cerebral y cognición se han planteado diferentes nomenclaturas de memoria (Sherry y Schacter, 1987). Una de las más ampliamente usadas es la división entre memoria *explícita* (o declarativa) y memoria *implícita* o no declarativa (Johnson, 1997). La memoria explícita designa a aquellos recuerdos que son procesados conscientemente, mientras que la memoria implícita se refiere a un conjunto de habilidades y actividades (por ejemplo motoras) que pueden funcionar sin acceso consciente. Esta separación se ha derivado de estudios neurológicos mostrando que las estructuras del lóbulo temporal medio (p. ej. el hipocampo y la corteza entorrinal) están relacionadas con la ejecución en tareas explícitas, mientras que estructuras del cerebelo, de la corteza temporal inferior y del estriado están relacionadas con la ejecución en tareas implícitas (Kolb y Whishaw, 2003).

Para evaluar el desarrollo de la memoria, se han expuesto a infantes (primates humanos y no humanos) a diferentes tareas en las cuales la ejecución presumiblemente depende de un tipo específico de memoria. Además, con base en los estudios de lesión en primates no humanos, se ha establecido cuáles pueden ser las áreas cerebrales que participan en cada uno de los dos grandes tipos de memoria. La literatura presenta un grado aceptable de acuerdo respecto al estudio de la memoria implícita o no declarativa,

ya que áreas como el cerebelo son funcionalmente maduras a una edad temprana y formas simples de condicionamiento se pueden establecer en niños recién nacidos.

En contraste, existe un amplio debate respecto al desarrollo de la memoria explícita (Richmond y Nelson, 2007) y esto se debe a que los infantes humanos no pueden expresar verbalmente sus recuerdos explícitos obligando a los investigadores a inferir la presencia de la memoria explícita a partir de cambios conductuales no verbales. Inicialmente, los investigadores deben identificar (en adultos) si una tarea califica como una tarea de memoria explícita y luego determinar a qué edad los niños pueden realizar esa tarea.

La memoria explícita

Una técnica que ha sido exitosamente utilizada para evaluar la memoria explícita en infantes, es la tarea de no-igualación a la muestra con demora (DNMS). Esta consiste en presentar en cada ensayo un objeto o estímulo de muestra. Después de un intervalo de demora que se cuenta a partir de la terminación de la muestra, al sujeto se le presentan dos estímulos, el estímulo-muestra y otro estímulo novedoso. Si el sujeto elige el estímulo novedoso, entonces recibe una recompensa, de lo contrario el ensayo termina sin recompensa. Una vez que el sujeto ha aprendido esta relación (i.e., elige el estímulo diferente a la muestra), se puede alargar la demora entre la presentación del estímulo muestra y los estímulos de comparación.

A la edad de 4 meses los primates no humanos aprenden la tarea DNMS cuando la demora a los estímulos de comparación es de 10 segundos y al año de edad estos sujetos muestran una ejecución similar a la de un primate adulto (Nelson, 1995). Sin embargo, cuando la demora a los estímulos de comparación es considerablemente mayor (30, 60 ó 120 segundos), ninguno de estos primates ejecuta adecuadamente la tarea. Los infantes humanos también tienen serias dificultades en la tarea de DNMS cuando la demora a los estímulos de comparación es de 5 segundos; únicamente después de un entrenamiento extenso, los infantes humanos entre los 12 y 15 meses de edad consiguen una ejecución adecuada (i.e., un porcentaje bajo de errores) y aún a estas edades su ejecución es notablemente menos precisa que la de un adulto humano. Una posible explicación es que la ejecución tardía de los infantes humanos en la tarea de DNMS se debe a la maduración de las áreas temporales inferiores, pero esta idea aún requiere de apoyo empírico.

Otra forma de evaluar la memoria es a través de una tarea de reconocimiento visual llamada tarea de comparación de pares visuales (VPC). En esta tarea, a los infantes se les presenta un par de estímulos idénticos durante un tiempo (p. ej. 60 segundos), después se les expone a una prueba donde un estímulo familiar aparece en conjunto con otro novedoso. Los investigadores infieren que los infantes muestran memoria de reconocimiento si ellos pasan más tiempo mirando el estímulo novedoso que el familiar. Además, en esta tarea se imponen demoras de diferentes duraciones para evaluar el tiempo que los infantes reconocen los estímulos novedosos. Los resultados de la prueba muestran que los infantes humanos de 2 ó 3 meses de edad “prefieren” (i.e., miran

durante más tiempo) los estímulos novedosos que los familiares y esto ocurre con demoras de hasta uno ó dos días (Nelson, 1995).

La tarea de reconocimiento visual también se ha utilizado con infantes primates. Por ejemplo, Bachevalier, Brickson y Hagger (1993) presentaron a monos de 5, 15 y 30 días de nacidos pares de estímulos idénticos durante 30 segundos. Bachevalier y cols. (1993) mostraron que los infantes primates tuvieron claras preferencias por los estímulos novedosos después de los 15 días de nacidos. Sin embargo, al eliminar la amígdala y el hipocampo bilateralmente, los infantes primates dejaban de mostrar preferencias por los estímulos novedosos. Los estudios con infantes humanos y con infantes primates, en conjunto, sugieren que la preferencia por los estímulos novedosos es mediada por el hipocampo y por las estructuras que hay alrededor de éste (p. ej. anterior al hipocampo: la amígdala) (Nelson, 1995). En monos infantes estas estructuras comienzan a funcionar a una edad temprana del desarrollo, aproximadamente 15 días después del nacimiento. Además, se ha observado que, en monos infantes de 7 a 21 días de edad, no se afecta notablemente la ejecución en la tarea de comparación visual luego de lesionar la región temporal inferior pero si interfieren con la tarea de no-igualación a la muestra (Diamond, 1990c).

Estos resultados en conjunto sugieren que el hipocampo y otras estructuras cercanas (la amígdala), participan en el reconocimiento visual, y que el área temporal inferior participan en la memoria explícita. En otras palabras, mientras que la neurogénesis del hipocampo ocurre principalmente durante el periodo prenatal

(Richmond y Nelson, 2007) y durante los primeros doce meses de vida, el área temporal inferior madura sólo después del primer año de vida (véase Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de la ejecución en tareas de memoria entre infantes primates e infantes humanos.

Tipo de memoria	Tarea	Edad para ejecutar la tarea		Áreas cerebrales que participan	
		Infantes primates	Infantes humanos	Infantes primates	Infantes humanos
Memoria explícita	No igualación a la muestra con demora (DNMS)	4 meses (aprenden la tarea) 12 meses (ejecución parecida a los adultos)	12-15 meses (aprenden la tarea) 4 años en adelante (ejecución parecida a los adultos)	Lóbulo temporal medio (hipocampo, amígdala y corteza entorrinal) (Mishkin y cols., 1984) durante los primeros meses Área temporal inferior durante etapas tardías (i.e., después de un año de vida) (Bachevalier, 1990)	Regiones similares a las observadas en infantes primates (Nelson, 1995)
Reconocimiento visual	Comparación de pares visuales	15 días	2-3 meses	Hipocampo y áreas adyacentes (i.e., la amígdala) (Bachevalier y cols., 1993)	Regiones similares a las observadas en infantes primates (Nelson, 1995)
Memoria de trabajo espacial	Tarea A-no-B	2 meses (demora de 2 s) 4 meses (demora de 10 s)	7 meses (demora de 2 s) 12 meses (demora hasta 10 s)	Corteza prefrontal dorsolateral (Diamond y Goldman-Rakic, 1986) En monos adultos, no participa corteza parietal inferior (Diamond y Goldman-Rakic, 1989), ni tampoco la formación hipocampal	Regiones similares a las observadas en infantes primates (Diamond, 1985)

La memoria de trabajo espacial

El concepto de memoria de trabajo se refiere a un tipo particular de memoria explícita en el cual la información se mantiene de forma activa hasta el inicio de una acción organizada (Baddeley, 1986). En las tareas de memoria de trabajo, los sujetos deben recordar por lo menos un estímulo durante el intervalo de demora y además utilizar la información recordada de forma organizada o secuencial. La región ventral de la corteza prefrontal participa en el procesamiento de la memoria de trabajo de objetos y caras, mientras que la región dorsal está involucrada en el procesamiento de la memoria de trabajo espacial. En esta última, participan también la corteza del cíngulo anterior y la región parietal, que posiblemente intercambia informaciones con la corteza prefrontal dorsal (Nelson, Monk, Lin, Carver, Thomas y Truwit , 2000).

En los estudios sobre el desarrollo de la memoria de trabajo espacial se ha utilizado ampliamente la imagen de resonancia magnética funcional (fMRI) con el propósito de identificar las áreas cerebrales que modulan este tipo de memoria. Las tareas para evaluar la memoria de trabajo espacial han variado en términos del tipo y número de estímulos presentados, pero todas coinciden en presentar estímulos dispuestos espacialmente, y luego de una demora, preguntarle a los sujetos el acomodo de los estímulos que anteriormente habían observado.

Por ejemplo, Klingberg, Forssberg y Westerberg (2002), utilizaron la imagen de resonancia magnética funcional para evaluar cuáles eran las áreas cerebrales que participaban en la ejecución de una tarea de memoria espacial. La tarea consistía en

presentar una pantalla de 4 x 4 cuadros. Dentro de los cuadros aparecían tres círculos, uno a la vez, en una secuencia determinada y luego el sujeto debía indicar la posición correcta y en el orden correcto en que aparecían los puntos. Después de la presentación de los círculos, se establecía una demora de 15 segundos y aparecía nuevamente un círculo en los cuadros. Los sujetos debían apretar un botón si consideraban que el círculo estaba en una de las posiciones que estaban previamente ocupadas. Klingberg y cols. (2002) utilizaron esta tarea para identificar cambios en la actividad cerebral (medidos mediante fMRI) asociados con aumentos en la capacidad de memoria de trabajo espacial de los sujetos de edades entre 9 y 18 años. Los resultados mostraron una correlación entre la edad y la actividad cerebral durante la tarea de memoria espacial. Específicamente, se encontró que los adultos jóvenes tenían mejor ejecución en esta tarea que los niños y que la mejoría en la ejecución correlacionaba con una mayor actividad en la corteza frontal superior y en la corteza intraparietal.

En un estudio posterior, Westerberg, Hirvikoski, Forssberg y Klingberg (2004) mostraron que existía una relación casi lineal entre el incremento de la edad y la mejoría en las puntuaciones de esta tarea. De acuerdo con Klingberg y cols. (2002) la co-activación de las cortezas frontal superior e intraparietal y su correlación con la edad, pudo deberse a la mielinización tardía de la corteza parietal. La mielinización de las fibras parietales podría aumentar la excitación cortico-cortical del circuito fronto-parietal, haciendo al circuito más estable y resistente a la interferencia de estímulos durante el periodo de la demora. Olesen, Westerberg y Klingberg (2004) evaluaron la idea del fortalecimiento del circuito fronto-parietal y mostraron que adultos con la práctica de 5 semanas en esta

tarea de memoria de trabajo espacial, aumentaba la actividad del circuito luego del entrenamiento.

Nagy, Westerberg y Klingberg (2004) evaluaron si el circuito fronto-parietal estaba relacionado con la maduración de la sustancia blanca que subyace a estas regiones cerebrales. La actividad en la sustancia blanca fue evaluada a través de la técnica de imagen de RM de tensor de difusión (DTI). Esta técnica esta basada en el hecho de que el agua en la sustancia blanca es anisotrópica, es decir, que se conduce con más velocidad a lo largo de los axones que perpendicular a éstos (Klingberg, 2006). Dado que la mielinización aumenta la anisotropía, el indicador del grado de mielinización y espesor de los axones es llamado anisotropía fraccional.

Nagy y cols., (2004), utilizando la tarea de memoria de trabajo espacial antes descrita, evaluaron la ejecución de niños, adolescentes y jóvenes, cuyas edades estaban en un rango entre 8 y 18 años ($me= 11.9$, $de= 3.1$). Ellos encontraron que la mejora en la ejecución de la tarea en la última parte de la niñez (alrededor de los 11 ó 12 años) estaba relacionada con la maduración de la sustancia blanca. Es decir, la mejor ejecución de la tarea de memoria de trabajo espacial, que ocurría conforme avanzaba la edad, correlacionaba con un incremento en la anisotropía fraccional en la región fronto-parietal del hemisferio izquierdo. Estos datos indican que la maduración de la sustancia blanca del lóbulo frontal superior podría subyacer al incremento en la actividad de la corteza frontal superior mostrado durante el último periodo de la niñez (Nagy y cols., 2004).

También se ha sugerido que el circuito fronto-parietal puede activarse diferencialmente dependiendo del tipo de procesamiento de la información realizado

durante periodo de la demora y esto a su vez, estar relacionado con la edad. Crone, Wendelken, Donohue, van Leijenhorst y Bunge (2006) expusieron a niños entre 8 y 12 años, adolescentes entre 13 y 17 y adultos jóvenes entre 18 y 25 años, a una secuencia de tres símbolos y luego de una demora de 6 segundos ellos debían decir el orden de los símbolos (condición de mantenimiento) o decir los símbolos en orden inverso (condición de manipulación). La imagen de resonancia magnética funcional mostró que en los sujetos de todas las edades, en la condición de mantenimiento, se activaba la corteza prefrontal dorsolateral y la corteza parietal, sin embargo en la condición de manipular la información, sólo en los adolescentes y en los adultos se activaban estas áreas. Estos datos sugieren que la actividad del circuito fronto-parietal aumenta con la edad y que conforme más experiencia (véase, Olesen y cols., 2004), la red puede fortalecerse facilitando el procesamiento más complejo de información (i.e., condición de manipulación).

En otros estudios se ha sugerido que las áreas que participan en la memoria de trabajo espacial son muy similares entre niños y adultos. Nelson y cols. (2000) al evaluar a niños entre 8 y 11 años de edad, esperaban que las regiones cerebrales que normalmente se activan en adultos al ejecutar una tarea de memoria de trabajo espacial también se activaran en esta población de niños. Sus resultados comprobaron sus supuestos, es decir, las áreas de mayor actividad durante el periodo de la demora fueron la corteza prefrontal dorsolateral, la corteza parietal posterior y la corteza del cíngulo anterior. Estas regiones han sido asociadas en adultos con el mantenimiento de la información durante la demora, con el procesamiento de la información espacial y con el monitoreo de los recursos de la

atención, respectivamente. Al parecer, estas regiones muestran actividad similar a la del adulto en la etapa previa a la pubertad (Nelson y cols., 2000).

Los resultados en conjunto de los estudios que han utilizado fMRI para analizar la actividad cerebral en tareas de memoria de trabajo espacial señalan que: 1) existe una relación entre la mejora en la ejecución en estas tareas conforme a la edad y el aumento en la actividad de la red fronto-parietal; 2) la mielinización a nivel de sustancia blanca podría facilitar la comunicación de la red fronto-parietal; 3) las regiones frontales que participan en la memoria de trabajo espacial reportadas en los estudios incluyen el área frontal superior y la corteza prefrontal dorsolateral, mientras que las regiones parietales que participan incluyen el área intraparietal y la corteza parietal posterior.

Los estudios con fMRI han evaluado las regiones cerebrales que participan en la ejecución de niños en una tarea de memoria de trabajo espacial. Sin embargo, se ha mostrado que los infantes de meses hasta cinco años de edad, también ejecutan tareas de memoria de trabajo espacial, y esta memoria ha sido principalmente evaluada utilizando la tarea A-no-B.

La tarea de memoria de trabajo espacial A-no-B

La tarea A-no-B propuesta por Piaget (1954) ha sido utilizada ampliamente para evaluar el desarrollo de la memoria de trabajo. En su forma básica, el investigador coloca dos recipientes (A y B) a la vista del niño, esconde un juguete en uno de ellos (recipiente A), y luego le permite al niño encontrarlo. Después de esconder varias veces el juguete en

A y permitirle al niño encontrarlo, ahora el investigador esconde el juguete en el otro recipiente (B) y después de un intervalo de demora de algunos segundos le permite al niño buscarlo. Los infantes de 8 a 10 meses de edad cometen consistentemente el error "A-no-B"; es decir, buscan el juguete en el recipiente A aún cuando vieron que el juguete fue escondido en el recipiente B.

Wellman, Cross, Bartsch y Harris (1986) realizaron un metanálisis de la tarea A-no-B tomando en cuenta los estudios realizados sobre este tema hasta mediados de los años 80's. Wellman y colaboradores identificaron cuatro variables críticas para determinar si los infantes cometen o no el error A-no-B, estas son: 1) la edad de los infantes; 2) la duración de demora contada a partir de que se esconde el juguete y hasta el momento en el cual se le permite al infante buscarlo; 3) el número de veces que se esconde el juguete; y 4) qué tan diferentes son los recipientes A y B. Por ejemplo, los infantes de 8 y 9 meses de edad cometen errores con demoras mayores a 3 ó 5 segundos, mientras que los de 9 meses cometen errores solo después de 5 segundos de demora. Cuando los dos recipientes tienen diferentes patrones o son de diferentes colores, aún los infantes de 8 y 9 meses de edad no cometen errores después de 1 o 3 segundos; bajo estas condiciones los infantes de 9 meses tampoco cometen errores, aún después de 5 segundos.

En un metanálisis realizado más recientemente (Marcovitch y Zelazo, 1999) se identificaron algunos factores adicionales a los detectados por Wellman y cols. (1986). Por ejemplo, se encontró que los errores disminuyen conforme aumenta la distancia entre las ubicaciones A y B, y que la probabilidad de buscar entre las ubicaciones A y B incrementa con el número de veces que se esconde el objeto.

Se ha sugerido que en la tarea A-no-B la ejecución de los niños mejora con el crecimiento y la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral (Diamond, 1996). En un estudio realizado con 84 infantes entre 7.5 y 12 meses de edad, Diamond (1985) evaluó la ejecución en la tarea A-no-B en función de la amplitud del intervalo de demora. Sus resultados fueron consistentes con los resultados del metanálisis de Wellman y cols. (1986), así como con el metanálisis de Marcovitch y Zelazo (1999). Mientras que los infantes de 7.5 meses toleraron demoras de tan solo 2 segundos, los infantes de 12 meses toleraron demoras de hasta 10 segundos. De acuerdo con la hipótesis de Diamond (1985), en el error A-no-B no solo participa un sistema de memoria de trabajo, sino también un sistema inhibitorio que le permite al niño inhibir la respuesta prepotente hacia la ubicación A y dirigirse correctamente hacia la ubicación B. La evidencia para este supuesto proviene de los estudios con monos infantes y adultos con lesiones en la corteza prefrontal dorsolateral.

En un estudio que evaluó la generalidad del error A-no-B en monos infantes, Diamond y Goldman-Rakic (1986) expusieron a cuatro monos infantes a una tarea A-no-B que tenía las siguientes modificaciones: a) se escondió un pedazo de alimento en vez de un juguete; b) se usó una pantalla opaca para ocultar los dos recipientes durante el periodo de demora; y, c) los monos infantes no fueron sujetados durante el periodo de demora, pero si intentaban alcanzar el recipiente durante la demora, la recepción del alimento se cancelaba. Al igual que los infantes humanos, los monos infantes toleraron demoras más largas conforme avanzó su edad. Mientras que a la edad de dos meses toleraron demoras de 2 segundos, a los cuatro meses toleraron una demora de 10

segundos. De manera consistente con los resultados encontrados con infantes humanos, los monos infantes encontraron correctamente la ubicación del alimento cuando no se impuso la demora en la tarea.

En otro estudio, Diamond y Goldman-Rakic (1989) implementaron una tarea A-no-B con monos adultos que tenían lesión en la corteza prefrontal dorsolateral o parietal inferior, para evaluar la participación de esas estructuras en la memoria de trabajo. Participaron tres grupos: a) monos con lesión bilateral en la corteza prefrontal dorsolateral ($N = 4$); b) monos con lesión bilateral en la corteza parietal inferior ($N = 3$); y, c) monos control sin lesión en esas estructuras ($N = 3$). Los sujetos con lesión prefrontal dorsolateral cometieron errores A-no-B cuando las demoras fueron de 2 y 5 segundos. Con una demora de 10 segundos, estos sujetos respondieron al azar y mostraron respuestas altamente perseverantes. En contraste, los sujetos controles (sin lesión) y aquellos que tenían lesión bilateral en la corteza parietal inferior, ejecutaron adecuadamente la tarea A-no-B con demoras de 2, 5 y 10 segundos. Los resultados de Diamond y Goldman-Rakic (1989) sugieren una participación de la corteza prefrontal dorsolateral en la tarea A-no-B, ya que lesiones en esta estructura ocasionan un mayor número de errores en esta tarea.

Diamond, Zola-Morgan y Squire (1989) también evaluaron la posibilidad de que la ejecución de la tarea A-no-B pudiese depender del funcionamiento de otras estructuras del cerebro, como la formación hipocampal (i.e., lóbulo temporal medio) la cual se ha mostrado que participa en tareas de memoria explícita. En este estudio, los monos con lesión en la formación hipocampal no presentaron problemas en la tarea A-no-B, aún con

demoras de hasta 15 segundos. Sin embargo, los mismos sujetos mostraron problemas en la tarea de no-igualación a la muestra, la cual presumiblemente mide la memoria explícita, sugiriendo que por sí solo un déficit en memoria no puede explicar los errores encontrados en la tarea A-no-B.

El desarrollo de la inhibición conductual

Con base en los estudios arriba descritos, Diamond (1990b) sugirió que la corteza prefrontal dorsolateral juega un papel importante en las tareas de memoria que requieren que los sujetos establezcan un “puente” para cubrir el espacio temporal que hay entre esconder un objeto y recogerlo. En la tarea A-no-B el infante debe recordar el lugar en el cual el juguete fue escondido por última vez, y también inhibir la respuesta prepotente de agarrar el objeto. Por ejemplo, se ha observado que las respuestas perseverantes solo ocurren cuando el objeto cambia de lugar y al sujeto se le pide que recuerde la nueva ubicación (Diamond, 1990b). El funcionamiento de la corteza prefrontal dorsolateral parece ser crítico en el proceso de la inhibición de la respuesta, particularmente en tareas de memoria que impliquen recordar una nueva ubicación e inhibir la respuesta hacia la ubicación previa (Diamond, 2000). Para Diamond, Cruttenden y Neiderman (1994), lo que distingue la tarea A-no-B de otras tareas de memoria declarativa, es que la primera requiere la *inhibición* de una respuesta prepotente (hipótesis de memoria + inhibición). Los resultados de algunos estudios (Smith, Thelen, Titzer y McLin, 1999) apoyan esta hipótesis. Por ejemplo, Baillargeon y Graber (1988) mostraron que los infantes de 8 meses

de edad no cometen el error A-no-B si se les pide solamente mirar, en lugar de recoger el objeto, un resultado que también apoya la hipótesis de que el error A-no-B involucra la falta de inhibición de una respuesta motora prepotente.

Diamond (1996) aportó evidencia adicional del papel de la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral en la memoria de trabajo y en la inhibición de respuestas prepotentes. La maduración de esta región implica el aumento de proyecciones dopaminérgicas y un incremento en los niveles de dopamina. En un estudio longitudinal de cuatro años, ella evaluó desde la infancia a niños con una reducción selectiva de inervaciones dopaminérgicas en la corteza prefrontal dorsolateral, como resultado del tratamiento, temprano y crónico, del trastorno genético llamado fenilcetonuria (PKU). El tratamiento temprano del trastorno PKU previene el daño cerebral y el consecuente retardo mental pero no evita el daño en las funciones corticales superiores. Diamond (1996) mostró que los niños tratados por PKU mostraron deficiencias en la memoria de trabajo y en las funciones de control inhibitorio 3 ó 4 veces más que los niños normales. De acuerdo con la autora, estos datos muestran evidencia contundente que la corteza prefrontal dorsolateral madura desde etapas tempranas de la vida y que ésta es la encargada de modular la memoria de trabajo y la inhibición de respuestas prepotentes durante la infancia.

En resumen, los estudios con monos y humanos sobre la tarea de memoria de trabajo espacial A-no-B muestran que los monos infantiles logran ejecutar la tarea A-no-B después de una demora de 10 segundos a una edad de 4 meses y los infantes humanos lo hacen después de un año de edad. En los estudios con monos adultos lesionados y

aquellos estudios con infantes con PKU, se muestra que la ejecución de la tarea A-no-B depende de la corteza prefrontal dorsolateral. Por el contrario, en esta tarea no participan el área parietal inferior, ni la formación hipocampal (véase Tabla 1).

2. Registro de neuronas individuales en monos despiertos

Otra forma de evaluar las áreas que participan en una tarea de memoria espacial es a través del registro de la actividad de neuronas individuales. Se ha medido la actividad de neuronas de la corteza prefrontal de monos despiertos dada su participación en tareas que establecen una demora entre el estímulo y la respuesta. También se han realizado mediciones en la corteza motora primaria con el propósito de analizar cómo, durante el periodo de la demora, las neuronas de esta región representan la respuesta motora. Estos estudios son útiles para la comprensión de las estructuras involucradas en la memoria de trabajo espacial dado que en sus procedimientos comparten los elementos que aparecen en las tareas típicas de memoria de trabajo espacial: a) la presentación de un estímulo a ser recordado; b) un periodo de demora entre la presentación del estímulo y una señal que le indica al sujeto que debe emitir la respuesta motora; y, c) la respuesta motora.

La corteza motora primaria y la representación cortical de la respuesta

Estudios con monos como sujetos, encontraron que la actividad de células individuales en la corteza motora primaria cambia durante la ejecución de tareas dirigidas

a objetivos visuales (Georgopoulos, 2000). Por ejemplo, cuando los monos estaban despiertos y se les requería realizar un movimiento hacia una señal visual, las células de la corteza motora primaria cambiaban su actividad antes del inicio y durante la ejecución del movimiento (Pellizer y Georgopoulos, 1993). Estos estudios y otros que mostraron que la actividad de una célula dada es más intensa para una dirección del movimiento (la *dirección preferida* de la célula) y que esta actividad disminuye conforme el movimiento se aleja de esa dirección, llevaron a Pellizer y Georgopoulos (1993) a preguntarse ¿cómo la dirección de un movimiento puede ser representada en una población de neuronas cuyas neuronas individuales codifican direcciones diferentes? Una hipótesis plausible es que la dirección del movimiento planeado está representada en la corteza motora primaria como un vector ensamblado y que cada vector representa la contribución de una célula diferente (Georgopoulos, Lurito, Petrides, Schwartz y Massey, 1989; Pellizer y Georgopoulos, 1993). De acuerdo con esta hipótesis, un vector en particular apunta en la dirección preferida por la célula y su longitud está determinada por el cambio en la actividad de la célula asociada con la dirección del movimiento. La suma total de estos vectores celulares sintonizados (llamada *vector de población neuronal*) apunta hacia la dirección del movimiento (Pellizer y Georgopoulos, 1993).

Así, en diferentes tareas, el análisis vectorial ha permitido visualizar la dirección de las poblaciones de neuronas cuando se intenta realizar un movimiento (Georgopoulos y cols., 1989; Pellizer y Georgopoulos, 1993). Por ejemplo, Georgopoulos, Kettner y Schwartz (1988) utilizaron el análisis vectorial para predecir la dirección de un movimiento en monos despiertos que tenían que mover la mano, colocada en un lugar de comienzo,

hacia la dirección de una señal visual; la dirección de su movimiento tenía que cambiar con la variación de la dirección de la señal. La Figura 1 (panel superior) muestra que el vector de población aumentó antes del inicio y durante el movimiento; además, la dirección del vector apuntó hacia la dirección del movimiento que estaba por iniciar.

Otro estudio que midió la dirección del vector en una tarea que implicaba recordar la ubicación de una señal visual durante un periodo de demora reportó que la dirección del vector poblacional durante el periodo de memorización fue similar a la dirección de la señal (ver Figura 1, panel medio), lo que apoyó la hipótesis de que la corteza motora primaria está fuertemente involucrada en la ejecución de los movimientos que están por iniciar (Smyrnis, Taira, Ashe y Georgopoulos, 1992).

Por último, Georgopoulos y cols. (1989) usando el análisis de población de vectores evaluaron si al pedirle al sujeto rotar mentalmente la posición de un estímulo, la actividad mostrada por la neuronas motoras también rotaba en la dirección de la rotación del estímulo. En un estudio Georgopoulos y cols. (1989) pusieron a monos a dirigir el movimiento del brazo hacia una dirección que estaba en un ángulo determinado respecto a la dirección de un estímulo visual. Debido a que el tiempo de reacción incrementó en función del aumento del ángulo, los autores sugirieron que el organismo resuelve la tarea rotando mentalmente el movimiento, es decir, imaginando la dirección del estímulo hasta que éste coincide con la dirección del movimiento requerido (Georgopoulos y cols., 1989). Registraron la actividad de las neuronas en la corteza motora primaria durante la ejecución de la tarea y encontraron que el vector de población neuronal rotaba en función

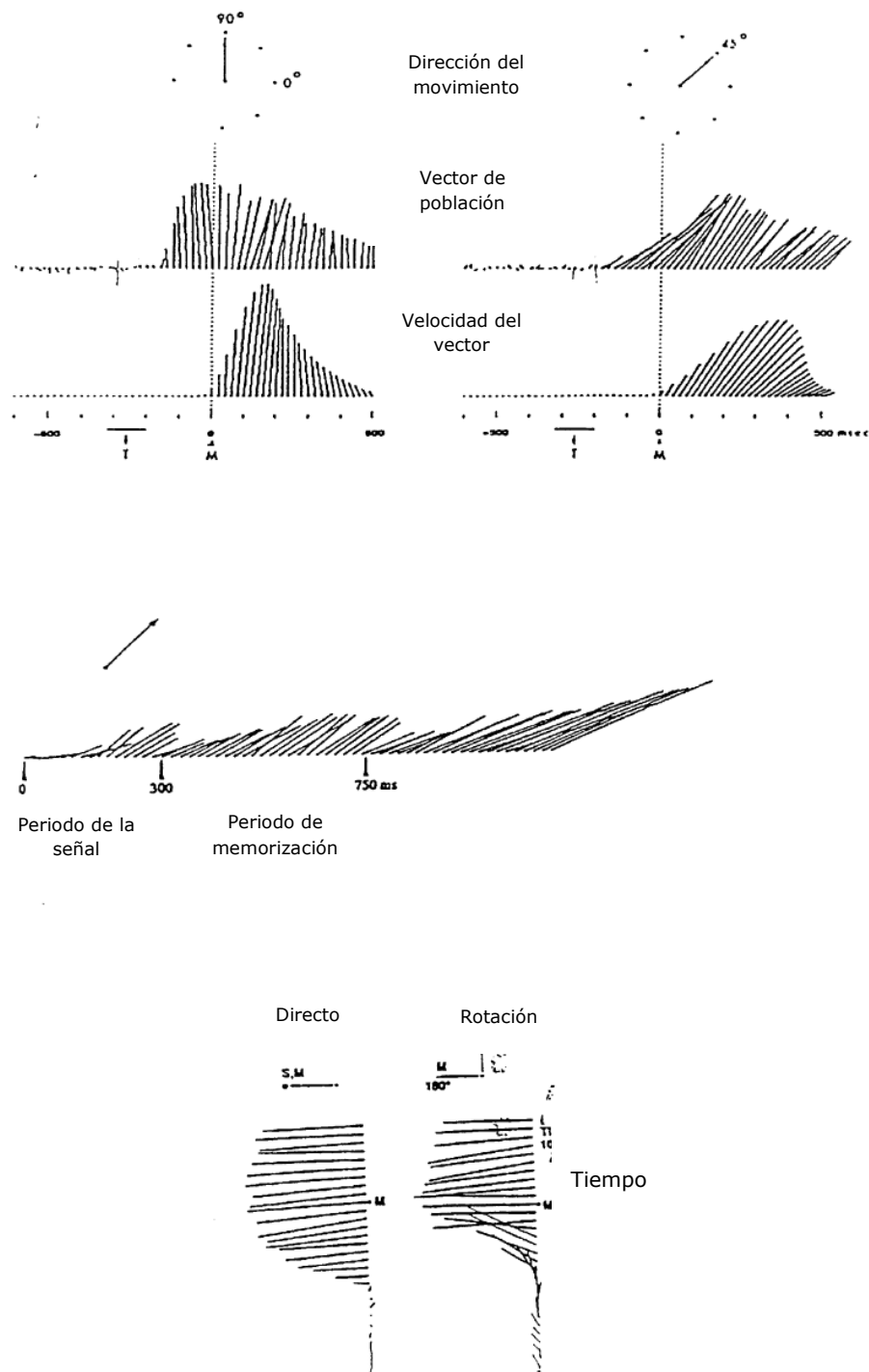


Figura 1. Panel superior: el vector de población cortical apunta hacia la dirección del movimiento en preparación. Panel medio: el vector de población se mantiene en la dirección de la señal durante el periodo de demora. Panel inferior: rotación del vector detectado durante el tiempo de reacción (Figura tomada de Thelen, Schöner, Scheier y Smith, 2001, p. 12).

de la dirección del estímulo y hacia la dirección del movimiento; además, esta rotación se mostró antes de la iniciación del movimiento (ver Figura 1, panel inferior).

La corteza prefrontal y la memoria de trabajo

Se ha propuesto que una de las principales funciones de la corteza prefrontal es la memoria de trabajo. Fuster fue uno de los pioneros en identificar a las regiones corticales que participaban en el mantenimiento de la información durante el periodo de espera de un estímulo. Él mostró que durante la demora una gran cantidad de neuronas de la corteza se activaban y que la activación de estas neuronas dependía de la naturaleza del estímulo y de la respuesta motora requerida; por lo que él llamó a estas neuronas “células de memoria.”

Fuster (1999) planteó que las células de memoria se localizaban principalmente en el área de la corteza prefrontal dorsolateral (área 46 de Brodmann). Sin embargo, las células de memoria también se localizan en otras regiones de la corteza de asociación, aunque en estas áreas son menos abundantes y tienden a estar relacionadas con las propiedades sensoriales de la tarea (es decir, con el procesamiento de la señal). El hecho de que se encuentren células de memoria en diferentes áreas corticales podría indicar que existen redes de memoria ampliamente distribuidas en las cortezas de asociación anteriores y posteriores. Los componentes posteriores de estas redes se ocuparían de las representaciones perceptuales y aquellos anteriores de las representaciones motoras.

Para explicar cómo las memorias activas de la corteza posterior influyen sobre las memorias motoras de la corteza frontal, Fuster y cols. (Fuster, 1999; Fuster, Bauer y Jervey, 1985) propusieron que los componentes posteriores y frontales de la red se activan mutuamente por conexiones de re-entrada; estas conexiones de retroalimentación y re-entrada producen una activación de toda la red. Específicamente, ellos sugieren que los axones cortico-corticales que se originan y terminan en la corteza prefrontal juegan un papel importante en la interconexión de las regiones posteriores y frontales.

Con el propósito de identificar qué mecanismos trasladan la percepción en acción, Fuster (1999) propuso por lo menos dos diferentes poblaciones de neuronas: 1) un tipo de neuronas que se activan inmediatamente después de la presentación del estímulo y disminuyen paulatinamente su actividad durante el periodo de la demora; y, 2) otro tipo de neuronas que aumentan su actividad conforme transcurre la demora y se aproxima la respuesta. De acuerdo con Fuster, las neuronas del primer tipo “miran hacia atrás” en el tiempo con base en la memoria perceptual de la señal. A su vez, las neuronas del segundo tipo “miran hacia adelante” en el tiempo y representan el movimiento final. La disminución de la actividad del primer tipo de neuronas conforme aumenta la actividad del segundo sugiere, según Fuster, una transferencia de la excitación de los componentes perceptuales de la red a los componentes motores.

Otros investigadores que continuaron el estudio sistemático de las “neuronas de memoria” emplearon la respuesta del movimiento de los ojos o respuesta sacádica (Funahashi, Bruce y Goldman-Rakic, 1989). En esta tarea ocular-motora con demora en la

respuesta (ODR), el sujeto tiene que fijar su mirada en un punto circular y al mismo tiempo utilizar su visión periférica para detectar un pequeño cuadro o señal presente en algún lugar del campo visual (Funahashi, Bruce y Goldman-Rakic, 1989). Después de algunos segundos (i.e., periodo de demora), el organismo debe dirigir su mirada hacia el lugar en donde apareció el cuadro, manteniendo en memoria la información acerca de su posición inicial, lo cual permite utilizar los movimientos de los ojos como una medida precisa de la memoria de trabajo espacial.

La tarea ocular-motora se ha utilizado para medir la actividad de las neuronas: (a) cuando se presentaba la señal en el campo visual izquierdo; (b) mientras el organismo mantiene la mirada en el punto central (periodo de demora); y, (c) en el momento en que el sujeto dejaba de mirar el punto central e intentaba dirigir su mirada hacia el lugar de la señal. En los ensayos *correctos* en los que el sujeto dirigió su mirada hacia la izquierda, los resultados mostraron que el disparo de las neuronas aumentó durante la demora. Sin embargo, en los ensayos *incorrectos* en los que el sujeto dirigió su mirada hacia el lado derecho, a los 0.3 segundos las mismas neuronas cesaron su actividad. Estos resultados sugieren que las neuronas de la corteza prefrontal dorsolateral implementan mecanismos de memoria y que la información almacenada durante la demora puede ser utilizada para guiar una respuesta apropiada en un momento posterior (Funahashi, Bruce y Goldman-Rakic, 1989).

Aún cuando se ha mostrado que la actividad de la corteza prefrontal dorsolateral es fundamental para la memoria de trabajo, no queda claro si dicha actividad está relacionada con la retención del estímulo (memoria retrospectiva) o con la preparación de

la respuesta (memoria prospectiva). Para salir de esta duda, Constantinidis, Franowicz y Goldman-Rakic (2001) utilizaron la tarea ocular-motora con demora en monos de laboratorio. En el procedimiento, un estímulo inicial variaba en luminosidad y otro estímulo distractor se presentaba durante la demora. Ellos razonaron que si la actividad neuronal del área prefrontal dorsolateral codifica los atributos sensoriales, entonces la tasa de disparo durante la demora debería reflejar los cambios en la luminosidad (tasa de contraste) de los dos estímulos. Eso fue exactamente lo que Constantinidis y cols. (2001) encontraron, sugiriendo que la actividad de las neuronas de la corteza prefrontal dorsolateral representan el estímulo visual recordado (memoria retrospectiva).

Otros estudios, sin embargo, han mostrado evidencia contraria a la idea de la codificación de la memoria retrospectiva en neuronas prefrontales. En un estudio (Funahashi, Chafee y Goldman-Rakic, 1993) además de medir la actividad de las neuronas en una condición en la que el animal debía recordar la ubicación de la señal y responder en esta dirección (tarea estándar ODR), los sujetos fueron expuestos a una tarea de respuesta anti-sacádica en la cual debían recordar la ubicación del estímulo de muestra pero responder en dirección contraria (respuesta anti-sacádica ocular-motora con demora, AS-ODR). Ellos razonaron que si el organismo recuerda el estímulo presentado, entonces las neuronas deberían activarse ante la ubicación de la señal, independientemente de que la respuesta requerida fuese anti-sacádica o no. Sus resultados mostraron que la actividad de las neuronas no solo era afectada por la localización del estímulo, sino también por la dirección de la respuesta, lo cual sugirió que la corteza prefrontal representaba de manera concurrente el estímulo pasado y las

acciones futuras facilitando una re-asociación flexible entre las representaciones de los estímulos y los planes motores que son actualizados de momento a momento (Funahashi y cols., 1993).

Takeda y Funahashi (2004) utilizaron el análisis vectorial propuesto por Georgopoulos y cols. (1988) para evaluar la actividad de poblaciones enteras de neuronas ante un estímulo que se representa en la corteza prefrontal dorsolateral. Los sujetos fueron expuestos a dos tareas, una estándar ODR y otra de respuesta antisacádica, AS-ODR, y se registraron las neuronas del área alrededor del surco principal de la corteza prefrontal dorsolateral. En la tarea ODR, Takeda y Funahashi encontraron que la mayoría de los vectores de población mostraron direcciones similares a los de la dirección de la señal (Figura 2, panel izquierdo). En la tarea AS-ODR, sin embargo, el vector de población rotó gradualmente durante la demora desde la dirección de la señal visual hasta la dirección del objetivo de respuesta sacádica y la rotación del vector de población de neuronas comenzó 2 segundos después del inicio de la demora (Figura 2, panel derecho). Estos resultados sugieren que en la demora, la información representada por una población de neuronas prefrontales cambia gradualmente de visual a motora, un fenómeno que es consistente con la idea de que las neuronas prefrontales modulan las contingencias sensoriales y motoras. En otras palabras, la corteza prefrontal permite al organismo coordinar las sensaciones y las acciones que son mutuamente contingentes pero temporalmente separadas unas de otras (Fuster, Bodner y Kroger, 2000; Fuster, 1990).

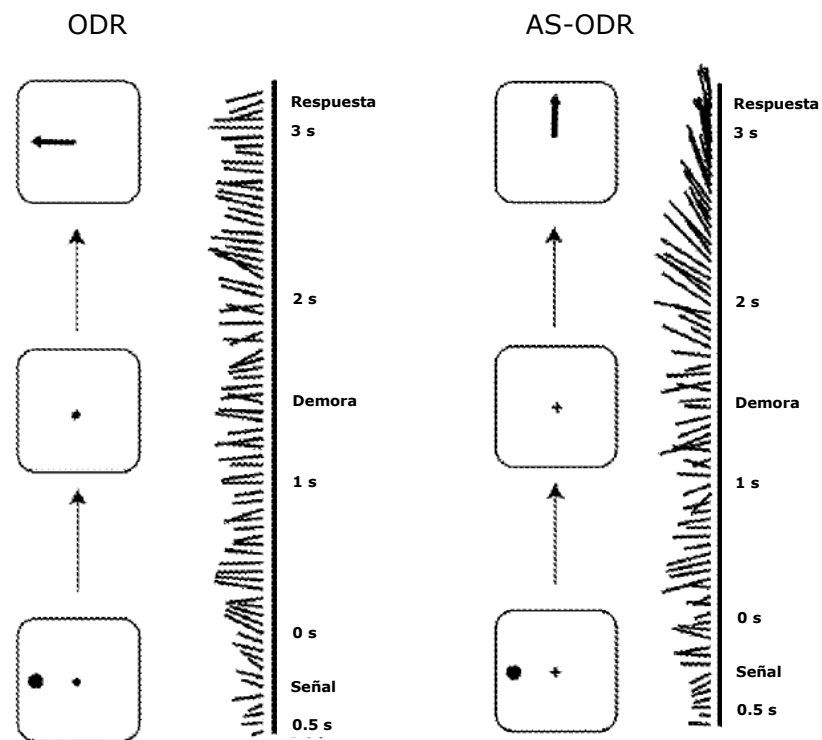


Figura 2. Panel izquierdo: el vector de población cortical apunta hacia la dirección del estímulo. Panel derecho: el vector de población rota 90° a lo largo del periodo de demora. (Figura adaptada de Taketa y Funahashi, 2004, p. 1334-5).

La inhibición en las neuronas prefrontales dorsolaterales

La inhibición parece tener un papel importante en las tareas de memoria de trabajo (Levine, 2000). La habilidad de las neuronas para codificar la información sensorial está determinada por la constelación de entradas excitatorias e inhibitorias que ellas integran. En una tarea de memoria de trabajo como la tarea ODR, por ejemplo, las poblaciones de neuronas se activan secuencialmente durante la presentación del estímulo, durante el intervalo de demora y durante la respuesta motora terminal. Entonces, el patrón temporal de activación, observado en estas poblaciones de neuronas,

puede ser modulado por la inhibición. Constantinidis, Williams y Goldman-Rakic (2002) evaluaron esta posibilidad en una tarea ODR donde se implementó el registro por pares de las neuronas de la corteza prefrontal dorsolateral. Debido a que el registro de la inhibición de células piramidales con baja frecuencia de disparo es difícil, los autores realizaron sus registros dentro de la esfera de una columna cortical y utilizaron una gran cantidad de muestras en la línea base. En el registro simultáneo de dos células A y B, separadas una de la otra por 300 nanómetros, la célula A tuvo una activación máxima durante el periodo pre-sacádico, mientras que la célula B tuvo su activación máxima durante el periodo pos-sacádico; de esta forma, A fue identificada de manera tentativa como una inter-neurona y B como una neurona piramidal. Un análisis secuencial relacionando la actividad de ambas células mostró que la probabilidad de descarga de B disminuyó después de un potencial de acción de la célula A.

Este patrón de activación sugiere que aquella neurona que se activa primero puede retrasar la respuesta de la segunda neurona, y así gestionar el procesamiento de la información a lo largo del periodo de demora. Constantinidis y cols. (2002) evaluaron si los pares de neuronas que presentaban una mayor tendencia a responder en diferentes momentos, también mostraban una mayor inhibición. Utilizando histogramas de correlación, los autores mostraron que la magnitud de la inhibición efectivamente estaba correlacionada positivamente con el perfil de actividad de la neurona. Sus resultados sugirieron que las propiedades temporales de las neuronas prefrontales son definidas por las interacciones inhibitorias entre células en diferentes fases del ensayo, y que estas

interacciones inhibitorias ocurren mayormente durante las transiciones de una fase a otra en una secuencia de acciones (Constantinidis y cols., 2002).

En conclusión, la evidencia empírica indica que la inhibición es una propiedad de la circuitería anatómica que parece necesaria para modular las interacciones dinámicas que ocurren en el curso del tiempo. La inhibición posibilita que la red prefrontal active una neurona ante un estímulo determinado, enlace la representación de un estímulo recordado con otro y prevenga la interferencia con otras activaciones que pudieran generar procesos conflictivos (Constantinidis y cols., 2002).

La corteza premotora y la representación de los actos motores

En la última década, ha existido un amplio interés en el estudio con monos de las neuronas de la corteza premotora ventral lateral (F5) debido a los hallazgos que indican que estas neuronas codifican actos motores, es decir, movimientos cuya coordinación logran un fin específico. También el interés proviene de la evidencia que las neuronas premotoras de la convexidad de F5 codifican la comprensión de los actos motores realizados por otros. Las neuronas F5 pueden activarse cuando un mono debe realizar un acto motor (p. ej. tomar un trozo de comida), independientemente de si lo hace con una mano, con la otra o incluso con la boca (Rizzolatti, Camarda, Fogassi, Gentilucci, Luppino y Matelli, 1988). Además, estas neuronas, también pueden activarse al presentarse el estímulo visual hacia el cual se dirige el acto motor (p. ej. las neuronas F5 se activan ante la imagen del objeto y también ante el acto de agarrar el objeto) (Murata, Fadiga, Fogassi,

Gallese, Raos y Rizzolatti, 1997). Para explicar cómo las neuronas F5 no sólo presentan propiedades motoras, sino también viso-motoras, se ha señalado la estrecha relación entre la zona F5 y la zona intraparietal (AIP), lo cual sugiere que el circuito AIP-F5 está involucrado en las transformaciones viso-motoras requeridas para agarrar un objeto (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Por otro lado, Rizzolatti, Fadiga, Gallese y Fogassi (1996) observaron que las neuronas de la convexidad de F5 respondían cuando el mono realizaba una acción determinada, pero también cuando observaba a otro individuo realizar una acción similar; a estas neuronas se les llamó *neuronas espejo*. A diferencia de las neuronas de F5, las cuales se activan con la presentación de comida o de objetos, las neuronas espejo se activan con la observación de determinados actos realizados por el experimentador (o por otro mono) que involucra una interacción entre el sistema efector (mano o boca) y el objeto. Al igual que las neuronas de F5, las neuronas espejo no se activan con movimientos simples individuales, sino con actos motores complejos. De tal manera que las neuronas espejo se pueden clasificar en: “neuronas-espejo-agarrar”, “neuronas-espejo-sostener” y “neuronas-espejo-manipular” (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Así como las neuronas de F5 reciben informaciones visuales principalmente de la zona intraparietal anterior (AIP), las neuronas espejo reciben información de la parte anterior del surco temporal superior (STS). Las neuronas de esta región se activan ante la observación de movimientos corporales realizados por otro individuo, y tienen la característica de ser puramente visuales ya que no se activan cuando el animal realiza un movimiento propio (Jellema y Perret, 2003). La conexión que tiene F5 con STS es indirecta,

a través de la parte rostral del lóbulo parietal inferior (llamada complejo PF-PFG: Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Al parecer, el papel funcional de las neuronas espejo presentes en las zonas F5 y PF-PFG involucra el reconocimiento y la comprensión del significado de los eventos motores (Fogassi, Ferrari, Gesierich, Rozzi, Chersi y Rizzolatti, 2005; Ferrari, Gallese, Rizzolatti y Fogassi, 2003; Umiltà, Kohler, Gallese, Fogassi, Fadiga, Keysers y Rizzolatti, 2001; Di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, y Rizzolatti, 1992). En este caso, el término “comprensión” se refiere a la capacidad inmediata de reconocer ciertos tipos de actos en los sucesos motores observados, los cuales se caracterizan por presentar una modalidad de interacción específica con los objetos (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006). Sin embargo, también existe evidencia que las neuronas espejo participan en la comprensión del “para qué” de las acciones, es decir, estas neuronas pueden codificar la intención de una acción completa, por ejemplo, agarrar un trozo de comida “para llevarlo a la boca” o “para meterlo en un recipiente” (Fogassi y cols., 2005).

La evidencia de neuronas espejo en humanos es indirecta. A través de la imagen de resonancia magnética funcional se ha identificado el área 44 (parte del área de Broca) en humanos como probablemente homóloga al área F5 en monos (Rizzolatti, 2005) (para una comparación amplia entre el área 44 en humanos y el área F5 en monos, véase Fogassi y Ferrari, 2007). La idea que las neuronas espejo modulan la comprensión de la intención de los actos motores realizados por otros, fue evaluada con sujetos humanos usando fMRI (Iacoboni, Molnar-Szakacs, Gallese, Buccino, Mazziotta y Rizzolatti, 2005). Adultos jóvenes observaron tres tipos de estímulos: una acción de agarrar con la mano sin un contexto,

sólo contexto (escenas con objetos), y acciones de agarrar con la mano en diferentes contextos. En la última condición, los contextos les permitieron a los sujetos comprender la intención del movimiento de agarrar el objeto. Las acciones en los diferentes contextos, comparadas con las otras dos condiciones, generaron activación selectiva del área 44 y el sector adyacente de la corteza premotora ventral, lo que indica que las áreas de las neuronas espejo participan en la comprensión de la intención de los movimientos que ocurren en contextos específicos.

3. Integración de las aproximaciones neuronales de la memoria de trabajo

Las aproximaciones para evaluar las áreas cerebrales que participan en la memoria de trabajo espacial son diversas, sin embargo, se pueden identificar tres áreas principales que han aportado evidencia empírica sobre la memoria de trabajo espacial: 1) los datos que provienen de los estudios con monos adultos, los cuales registran la actividad de poblaciones de neuronas en regiones corticales específicas; 2) los datos que comparan la ejecución conductual entre infantes humanos e infantes primates; y, 3) los datos derivados de estudios utilizando fMRI en poblaciones de niños escolares, adolescentes y adultos. Estas tres aproximaciones, en conjunto, pueden aportar elementos para elaborar un mapeo de las regiones corticales que procesan la memoria de trabajo espacial.

La Figura 3 muestra una explicación hipotética, con base en los estudios de registro de poblaciones neuronales en monos despiertos, sobre las áreas cerebrales que participan

en las tres fases de una tarea de memoria de trabajo espacial (i.e., la presentación de la señal, el tiempo de la demora y la emisión de la respuesta motora).

Luego de la presentación de la señal, dado que la información presentada es principalmente visual, la información se conduce por dos vías que van de la retina, luego al núcleo genicular lateral y de ahí hacia la corteza visual primaria (V1) (Tessier-Lavigne, 2000). Luego, la vía parvocelular se conduce hacia la corteza temporal inferior, la cual le permite al mono procesar la información del color y la forma del estímulo a ser recordado, mientras que la vía magnocelular va de V1 hacia la corteza temporal media y hacia la corteza parietal posterior y estas regiones procesan el movimiento y la localización del estímulo, respectivamente (Wurtz y Kandel, 2000 a,b).

Aún cuando la información a este nivel parece puramente visual, existen componentes motores en el procesamiento de la información visual. Mientras los monos observan los estímulos visuales localizados en la pantalla, de manera concurrente, las neuronas de la corteza premotora F5 podrían procesar las propiedades visuales y la correspondiente respuesta motora necesaria para alcanzar el estímulo (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Durante el periodo de demora, la corteza prefrontal se encarga de mantener la información hasta el momento de la ejecución motora. La corteza prefrontal funciona como un secuenciador temporal, es decir, coordina la información sensorial y las respuestas motoras y establece un “puente temporal” entre ambas (Fuster, 1999).

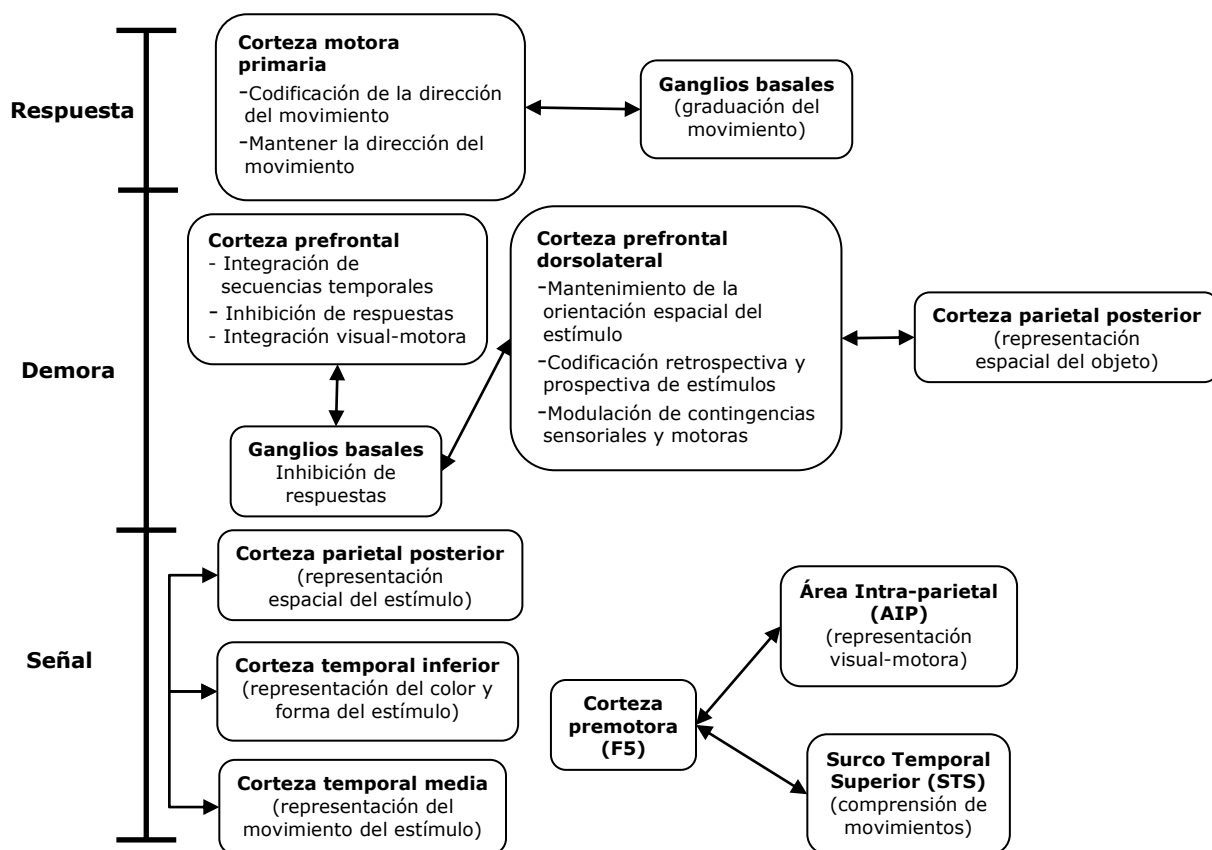


Figura 3. Representación de las áreas cerebrales que participan en una tarea de memoria de trabajo espacial. En la parte izquierda se representan los tres componentes de la tarea (señal, demora y respuesta) y en los recuadros de la parte derecha aparecen las regiones cerebrales involucradas.

Las neuronas prefrontales tienen las propiedades de codificar la información sensorial pasada (codificación retrospectiva) y la respuesta que será emitida (codificación prospectiva), lo cual es reconocido como la forma en que las sensaciones se transforman en actos motores (Fuster, 1990).

La corteza prefrontal dorsolateral codifica de manera secuencial la información espacial de los estímulos y luego la localización espacial de la respuesta motora (Takeda y

Funahashi, 2004). El patrón de activación temporal de la corteza prefrontal dorsolateral se debe a la naturaleza inhibitoria de las neuronas de esta región (Constantinidis y cols., 2002). Durante el periodo de demora, la actividad de las neuronas inhibitorias generan el patrón secuencial de activación de poblaciones de neuronas y la inhibición de otras. Aunque también se ha sugerido que durante el periodo de demora, la información se procesa a nivel de ganglios basales, específicamente en el estriado, lo que permite la facilitación de algunas respuestas y la inhibición de otras.

Finalmente, al indicarle al mono que debe emitir una respuesta, la corteza motora primaria codifica la dirección del movimiento del brazo (Georgopoulos y cols., 1988) y hay evidencia que la neuronas motoras primarias pueden incluso codificar la dirección del movimiento durante un periodo de demora (Smyrnis y cols., 1992).

En conjunto, los datos de monos sugieren que, en la ejecución de una tarea de memoria de trabajo espacial, la información sensorial y motora se puede procesar de manera concurrente desde el inicio de la tarea (i.e., presentación del estímulo), lo que es consistente con la idea que las neuronas visuales pueden procesar acciones motoras (Astafiev, Stanley, Shulman y Corbetta, 2004). Estos datos tienen dos implicaciones notables: 1) las estructuras neuronales de la memoria de trabajo espacial codifican información sensorial y motora en un ciclo inseparable de percepción-acción (Fuster 1999, 1990) y consecuentemente, la naturaleza mnésica de la información que el organismo mantiene durante la demora podría tener un correlato motor; y, 2) se podría inferir las propiedades de la representación motora de la respuesta, conociendo las propiedades de la representación mnésica de los estímulos.

La Figura 4 muestra la ejecución en tareas de memoria de trabajo espacial en humanos desde la infancia hasta la etapa adulta temprana y las estructuras cerebrales subyacentes. Entre los 7½ y 12 meses de edad el mantener la información durante periodos de demora más amplios (de 2 a 10 segundos, respectivamente) en la tarea A-no-B está relacionado con la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral. El incremento de los niveles de dopamina en la corteza prefrontal dorsolateral, al final del primer año de vida (Diamond, 1996), permite que el infante inhiba su respuesta prepotente hacia A y alcance correctamente el objeto escondido en la ubicación B (hipótesis de memoria + inhibición: Diamond y cols., 1994). El área 44 (homóloga a la corteza premotora F5 en monos) podría participar en la comprensión de los actos de esconder el juguete (Bertenthal y Longo, 2007; Longo y Bertenthal, 2006), aunque existe poca evidencia al respecto.

Durante los siguientes 5 años, en la tarea canónica A-no-B con la caja de dos tapaderas (con demoras de 10 s o más), no se presentará el error perseverante. Aunque hay evidencia indicando que la respuesta perseverante puede presentarse en niños de 2 años, con demoras de tan solo 10 segundos, si en lugar de recipientes, los objetos se esconden debajo de una superficie de arena (véase más abajo, Schutte y Spencer, 2002).

Estudios con fMRI indican que la ejecución en tareas de memoria de trabajo espacial mejora cualitativamente al final de la niñez. La mejor ejecución en la memoria de trabajo espacial en este periodo (11-12 años) está relacionada con una mayor actividad del circuito fronto-parietal (Klingberg y cols., 2002) y una mayor actividad de la sustancia blanca que subyace a la región frontal (Nagy y cols., 2004). Sin embargo, los niños de 11 y

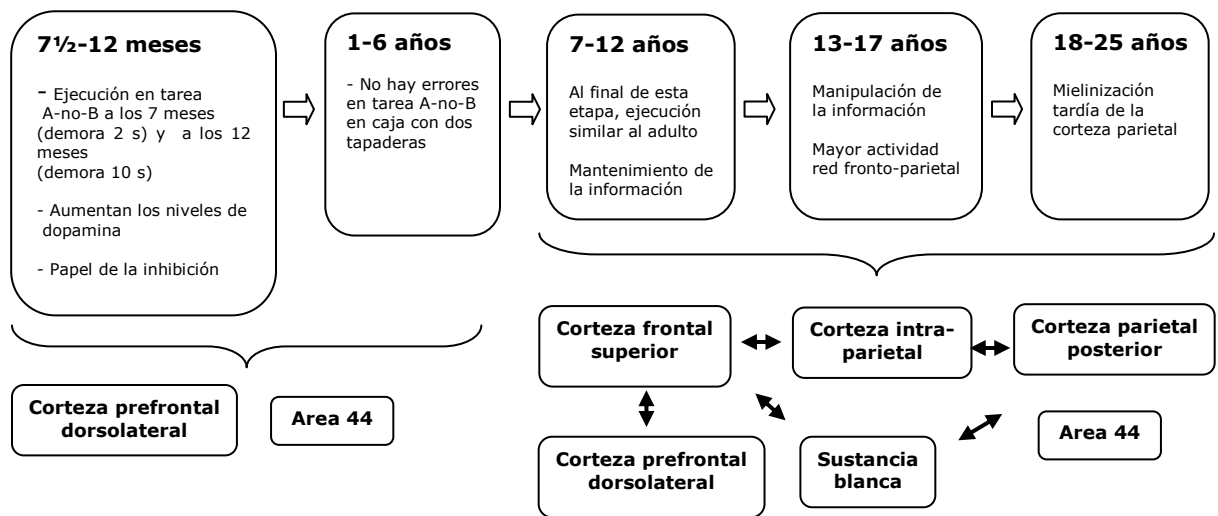


Figura 4. Los paneles superiores muestran la ejecución en tareas de memoria espacial desde la infancia hasta la edad adulta temprana. En la parte inferior se muestran las principales regiones cerebrales que participan en la ejecución de las tarea de memoria.

12 años no pueden todavía manipular la información durante la demora como sí lo hacen los adolescentes (13-17 años) o adultos jóvenes (18-25 años). Al parecer, ésto se debe a que la maduración tardía del lóbulo parietal retarda la co-activación de la red fronto-parietal (Klingberg y cols., 2002).

En resumen, la maduración temprana de la corteza prefrontal dorsolateral (i.e., aumento en las proyecciones dopaminérgicas e incremento de los niveles de dopamina) subyace a la memoria de trabajo espacial y a la inhibición de las respuestas prepotentes. Esto se sabe por los estudios con monos adultos lesionados (Diamond y Goldman-Rakic, 1989) y por los estudios con niños con reducción en las proyecciones dopaminérgicas por el trastorno PKU (Diamond, 1996). Sin embargo, no hay estudios con infantes que reporten

la participación de la corteza parietal en la memoria de trabajo y sólo al final de la niñez se reporta (usando fMRI) una mayor actividad de la red fronto-parietal.

4. Modelos computacionales de la ejecución en la tarea A-no-B

En la última década se han desarrollado modelos neuropsicológicos formales de los procesos neuronales que subyacen en la ejecución en la tarea A-no-B (Markovitch y Zelazo, 2006; Morton y Munakata, 2002; Thelen, Schöner, Scheier y Smith, 2001; Munakata, 1998). Los modelos computacionales requieren de la identificación y formalización de los mecanismos que participan en los cambios que ocurren en el desarrollo cerebral y cognitivo. Las simulaciones basadas en estos modelos computacionales complementan las investigaciones empíricas y permiten evaluar hipótesis alternas con un grado de precisión mayor que con base en hipótesis cualitativas.

El modelo de procesamiento distribuido de Munakata

El modelo computacional de Munakata (1998) explica el error A-no-B con base en los cambios que ocurren en la corteza prefrontal durante el desarrollo del niño. El modelo supone dos tipos de representación cerebral, las huellas de memoria latente y las huellas de memoria activa. Las primeras forman un sistema implícito de procesamiento de los estímulos en términos de respuestas motoras asociadas. Las huellas de memoria activa involucran el mantenimiento de la representación del estímulo durante un periodo de la

demora. Por lo tanto, mientras que las huellas latentes están relacionadas con las nociones de reconocimiento, hábito y memoria a largo plazo, las huellas de memoria activa están relacionadas con las nociones de recuerdo, memoria de trabajo y memoria a corto plazo.

Para explicar el error A-no-B, Morton y Munakata (2002) suponen que las huellas activas de la ubicación B son relativamente débiles y no pueden competir con las huellas de memoria latentes derivadas de la ubicación A. Además, Munakata plantea que la corteza prefrontal procesa las huellas de memoria activa y que las regiones más posteriores del cerebro procesan las huellas de memoria latente. De acuerdo con este modelo de procesamiento distribuido, la habilidad de los infantes en mantener las huellas de memoria activa (y por tanto evitar el error A-no-B) mejora por la maduración de la corteza prefrontal (Munakata, 1998).

En sus simulaciones de la tarea A-no-B, Munakata (1998) definió a las huellas de memoria latente como cambios de peso de conexiones en una red neuronal distribuida. Munakata manipuló los pesos de conexiones recurrentes para simular redes con diferentes capacidades de representación, lo cual ejemplifica cambios relacionados con la edad de los sujetos. Las simulaciones computacionales pudieron explicar una gran variedad de hallazgos empíricos. Por ejemplo, el modelo computacional de Munakata pudo explicar mejorías en la ejecución de los individuos: a) conforme avanza la edad; b) con demoras cortas; c) con ubicaciones múltiples en vez de solo dos ubicaciones; c) con diferencias más salientes entre las ubicaciones; y, d) cuando sólo se le pide al sujeto mirar un objeto en lugar de tocarlo como en la tarea A-no-B tradicional.

El modelo de los sistemas de competencia jerárquica

Otro modelo computacional (Markovitch y Zelazo, 2009), el modelo de los sistemas de competencia jerárquica (HCSM), propone que un sistema de representación consciente da cuenta de la ejecución de los niños en la tarea A-no-B. De acuerdo con esta idea, cualquier conducta dirigida hacia una meta está bajo la influencia de dos sistemas ordenados jerárquicamente: 1) un sistema de hábitos que depende de las experiencias previas; y, 2) un sistema que representa el efecto de las funciones ejecutivas sobre la conducta. El modelo HCSM plantea que el error perseverante en la tarea A-no-B ocurre sólo si existe el hábito de ir hacia la ubicación A, y si no se da una reflexión consciente al momento de la elección que permita guiar la respuesta hacia la ubicación correcta. Adicionalmente, el modelo supone que aún cuando la cantidad de experiencias previas influye fuertemente en la conducta, la reflexión le permite al individuo superar tal influencia y ejecutar una decisión deliberada y consciente. La conciencia opera en distintos niveles y estos tienen una estructura jerárquica, desde el nivel de primer orden (conciencia mínima) hasta niveles de alto orden, o de reflexión conciente (Markovitch y Zelazo, 2009).

Las predicciones del modelo HCSM difieren de las de otros modelos principalmente respecto al efecto del número de ensayos en A. Mientras que otros modelos (p. ej. Munakata, 1998) asumen que la probabilidad de que ocurra el error perseverante aumenta conforme incrementa número de ensayos en la ubicación A, el modelo HCSM predice lo opuesto: un aumento en el número de ensayos en A (y por lo tanto una mayor

exposición a la tarea) eventualmente reducirá el número de errores debido al papel que tiene la conciencia reflexiva al etiquetar verbalmente los estímulos.

Las simulaciones computacionales que han implementado el modelo HCSM, utilizan dos tipos de sistemas: a) una entrada primaria que genera una mayor probabilidad de cometer el error perseverante conforme aumentan los ensayos en la ubicación A; y, b) un sistema de reflexión acumulada, cuyo valor también incrementa con el número de ensayos en la ubicación A y aumenta la probabilidad de dirigirse correctamente hacia la ubicación B. Al combinar los valores de ambas entradas, el modelo predice una relación entre el número de ensayos en A y la probabilidad de perseverar en los ensayos B que toma la forma de una U invertida.

Esta predicción fue evaluada directamente por Marcovitch, Zelazo y Schmuckler (2002) quienes variaron el número de ensayos (1, 6 y 11 ocasiones) que los infantes de 9 meses de edad experimentaron para buscar un objeto escondido en la ubicación A. Los resultados corroboraron la forma de U invertida que tomó la función que relacionó al número de ensayos en A con la probabilidad de perseverar en los ensayos B. Con un ensayo en A la probabilidad de que los infantes cometieran el error perseverante fue 0.43. Con 6 ensayos en la ubicación A la probabilidad fue 0.79, y con 11 ensayos en A la probabilidad de que los infantes cometieran el error perseverante fue 0.57; estos resultados se replicaron en un estudio posterior con niños de 2 años de edad (Marcovitch y Zelazo, 2006).

La teoría del campo dinámico neuronal

La aplicación de modelos dinámicos en psicología cognitiva en las áreas de coordinación motora y desarrollo infantil (e.g., Latash, Scholz y Schöner, 2007; Erlhagen y Schöner, 2002; Kelso y Schöner, 1998; Kelso, Scholz y Schöner, 1988), ha ocasionado que se contemple a la aparición de patrones estables de coordinación conductual como resultado de una interacción compleja entre diferentes elementos del sistema motor (Thelen y Smith, 1994; Thelen, Skala y Kelso, 1987; Thelen y Fisher, 1982; Thelen, 1981).

Por ejemplo, Thelen, Schöner, Scheier y Smith (2001) desarrollaron un modelo llamado *teoría del campo dinámico neuronal* para explicar el desarrollo motor y cognitivo durante la infancia. De acuerdo con éste modelo, la planeación del movimiento que realiza el infante en la tarea A-no-B cambia en función de los eventos que ocurren durante los ensayos. Los aspectos de la tarea, tales como la diferencia entre las dos ubicaciones, la duración de la demora, el número de ensayos en la ubicación A y la separación entre las ubicaciones A y B, son concebidos por la teoría del campo dinámico como diversas entradas de un sistema neuronal integrador (Schöner y Dineva, 2007). Este campo dinámico consiste en una distribución de la activación en una población de neuronas organizada como la representación interna de una dimensión métrica (Johnson, Spencer y Schöner, 2008).

En el caso de la tarea A-no-B, la respuesta de recoger el juguete puede ser entendido en el campo dinámico como una distribución de la activación que representa la dirección del movimiento planeado (Schöner y Dineva, 2007). Erlhagen, Bastian, Jancke,

Riehle y Schöner (1999) han demostrado que el estado de los campos dinámicos puede ser estimado directamente a partir de las frecuencias de disparo de las poblaciones de neuronas corticales que reportaron los estudios de Pellizer y Georgopoulos (1993) y de Georgopoulos y cols. (1989). Un pico localizado dentro del campo dinámico indica que se ha localizado el objeto en una ubicación X (Johnson y cols., 2008), pero también implica una mayor probabilidad de que el infante se dirija hacia X (Schutte y Spencer, 2002).

Los picos de activación pueden encontrarse en diferentes estados de atracción, es decir, estados que resisten a perturbaciones sistemáticas o aleatorias: a) un *estado de reposo*; b) un *estado dirigido por la entrada* en donde se generan picos cuando un estímulo externo está presente; y, c) un *estado auto-mantenido* en el cual la activación permanece aún en ausencia del estímulo de entrada. De acuerdo con Johnson y cols. (2008), el *estado auto-mantenido* se alcanza a través de una interacción entre las neuronas del tipo excitación local/inhibición lateral. En esa interacción, las neuronas que responden selectivamente a los valores similares del estímulo se excitan entre sí, mientras que las neuronas que responden a valores diferentes del estímulo (p. ej. otras ubicaciones alcanzables) se inhiben una a la otra. Así, el *estado auto-mantenido* constituye un aspecto central en la memoria de trabajo (Johnson y cols., 2008).

En el caso de la tarea A-no-B, la Figura 5 (panel izquierdo) muestra la activación después de los ensayos en A y cuando por primera vez la atención del infante se dirige hacia la ubicación B (línea punteada). Si el campo de activación es dominado por los estímulos de entrada (*estado dirigido por la entrada*), el pico de activación disminuye una vez que el estímulo desaparece (es decir, una vez que el juguete está escondido).

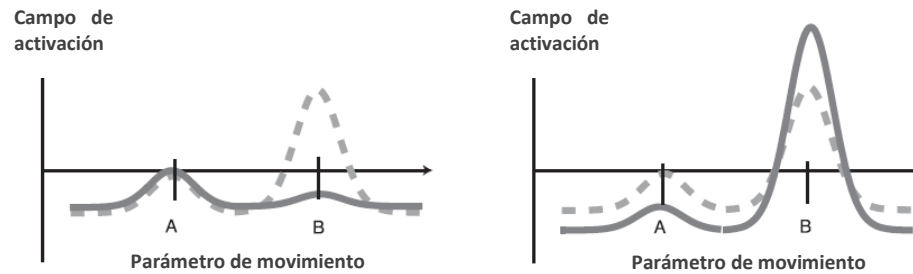


Figura 5. Se muestra que el primer ensayo en B produce un pico en la ubicación B (línea discontinua). En el panel izquierdo, se muestra que el pico decae después de que se retira el estímulo (régimen dominado por la entrada). La línea sólida indica que la activación es mayor en A que en B debido a la huella de los ensayos previos en A. En el panel derecho se muestra el régimen dominado por la interacción, en el cual el pico de activación en B (línea discontinua) puede auto-mantenerse a lo largo de la demora (línea sólida) (Figura tomada de Schöner y Dineva, 2007, p. 71).

Al final del intervalo de demora, la activación es mayor para la ubicación A debido a la huella de los ensayos previos en A (línea oscura), lo que produce el error A-no-B. Pero si el sistema es capaz, a través de la activación neuronal recurrente (*estado auto-mantenido*), de mantener su propia activación, el pico en B puede persistir durante la demora y estabilizar la decisión para dirigirse a la ubicación B (Figura 5, panel derecho). Schöner y Dineva (2007) han sugerido que la dinámica neuronal de los infantes está regida por los estímulos de entrada, mientras que los niños mayores (2-6 años) muestran un régimen de interacción auto-mantenido y por lo tanto pueden resistir al error A-no-B.

5. Los estudios empleando la caja con arena

Los teóricos del campo dinámico neuronal mantienen que el error A-no-B no es específico a un arreglo particular de los estímulos en el campo visual del niño (como la caja con dos tapaderas), ni tampoco depende de estado particular en el desarrollo del niño (como la infancia temprana). El error A-no-B es un ejemplo, entre otros, de una clase amplia de errores de memoria espacial que ocurren en diferentes tareas y con niños de diferentes edades (Thelen y cols., 2001). Por ejemplo, Spencer, Smith y Thelen (2001) utilizaron como arreglo experimental una caja con arena para evaluar la hipótesis de que los errores perseverantes podían ocurrir en niños de más de 2 años de edad. En este arreglo, la superficie (arena) en donde se esconde el juguete es homogénea, lo que hace que la tarea sea más compleja y adecuada para evaluar el error A-no-B en niños entre 2 y 6 años. Otra ventaja de la caja con arena es que permite medir la distancia exacta entre el juguete escondido y la ubicación de la mano del niño.

Spencer y cols. (2001) utilizaron una caja con arena en la cual arreglaron seis ensayos en A y dos ensayos en B donde la distancia entre A y B fue de 10 pulgadas. El error A-no-B se evaluó obteniendo el promedio por grupo de la longitud del error, es decir, la distancia entre la ubicación del juguete enterrado y la mano del niño. Spencer y cols. (2001) reportaron que niños de 2 años consistentemente presentaban el error A-no-B, y que la magnitud del error estuvo en función del número de repeticiones en A. También mostraron que el error estuvo determinado por la tendencia de los niños a ir

hacia el centro de la caja y por la atracción que ejerció la ubicación A con respecto a la ubicación B.

Otros estudios (Schutte, Spencer y Schöner, 2003) que compararon la ejecución de niños de diferente edad (2, 4 y 6 años), manipularon la separación entre A y B (9, 6 o 2 pulgadas). Con separaciones de 9 y 6 pulgadas, los niños de 2 y 4 años (pero no los de 6 años) cometieron consistentemente el error A-no-B. Cuando la distancia entre las dos ubicaciones se redujo a 2 pulgadas, todos los niños cometieron el error A-no-B.

Para analizar si existían diferencias en la respuesta perseverante, Spencer y Schutte (2004) compararon la ejecución de niños de 2 ½ años en dos condiciones: 1) cuando los niños podían recoger el juguete; y, 2) cuando sólo observaban al experimentador esconder el juguete en la arena. Los niños cometieron el error A-no-B en ambas condiciones. Además, la magnitud del error fue mayor cuando la ubicación A estuvo más cerca del centro de la caja. Estos resultados muestran que la mera observación de esconder el juguete es suficiente para inducir errores en la tarea A-no-B en una caja con arena.

El modelo del ajuste categorial

Varios trabajos reportan que en la caja con arena existe una tendencia de los niños a responder hacia el centro de la caja (Spencer y Schutte, 2004; Schutte y cols., 2003; Spencer y cols., 2001). La tendencia a dirigirse hacia el centro de una superficie de arena fue inicialmente identificada en el contexto de un modelo de ajuste categorial, el cual

intenta explicar cómo los sujetos humanos localizan objetos en el espacio (Huttenlocher, Hedges y Duncan, 1991; Huttenlocher, Hedges y Vevea, 2000). El modelo asume que los sujetos inicialmente utilizan un tipo de información de *grano fino*, por ejemplo, marcas en el ambiente que les permiten localizar con precisión la ubicación de un objeto. Sin embargo, cuando la información de grano fino es ambigua, los sujetos utilizan categorías espaciales o prototipos para guiar sus decisiones motoras. Las categorías espaciales y la información de grano fino se combinan a través de una regla de integración Bayesiana para dar una estimación provisional de la localización del objeto (Huttenlocher y cols., 1991).

Las aplicaciones del modelo de ajuste categorial a la orientación espacial (Newcombe y Huttenlocher, 2000; Huttenlocher, Newcombe y Sandberg, 1994), han analizado si los niños, al igual que los adultos, utilizan categorías espaciales para localizar un objeto cuando la información de grano fino es ambigua (Huttenlocher y cols., 1994). En estos estudios a niños de diferentes edades (2, 4, 6 y 10 años) se les pide localizar un juguete escondido en una caja rectangular con arena. Los resultados muestran una clara tendencia geométrica en la respuesta de los niños que consiste en categorías espaciales, misma que cambia con la edad. Es decir, los niños de 2 años ven la caja como una categoría completa y responden hacia el centro de esa categoría (el centro del rectángulo). Los niños de 6 a 10 años, sin embargo, muestran una tendencia a alejarse del centro de la caja, sus respuestas se dirigen hacia la mitad del lado izquierdo o derecho de la caja (Huttenlocher y cols., 1994). En otras palabras, los niños mayores, al igual que los adultos, subdividen la categoría espacial (la caja rectangular) en sub-secciones (lado

izquierdo o derecho) y responden al centro (o ubicación típica) de cada una de estas subsecciones (al centro del lado izquierdo o derecho).

La teoría del campo dinámico neuronal de la cognición espacial

Recientemente, se propuso un modelo para el estudio de la cognición espacial basado en la teoría del campo dinámico neuronal (Simmering, Schutte y Spencer, 2008). Este modelo permite explicar la ejecución de niños de diferentes edades en diferentes tareas como son la tarea clásica A-no-B, o la versión de la tarea A-no-B en la caja con arena. El modelo se compone de cinco campos: 1) uno perceptual; 2) otro de memoria a largo plazo asociado con el campo perceptual; 3) una capa de interneuronas inhibitorias; 4) un campo de memoria de trabajo; y, 5) otro de memoria a largo plazo asociado con el campo de memoria de trabajo. De acuerdo con este modelo, Simmering y cols. (2008) proponen que las interacciones neuronales se vuelven más fuertes y más precisas a lo largo del desarrollo del niño, específicamente, entre los 6 meses y 8 años de edad. Esta idea es consistente con los datos fisiológicos en humanos que muestran que la densidad sináptica de las células cerebrales parece llegar a su pico a la edad de los 2 años y luego disminuye progresivamente, mientras que el proceso de mielinización de las neuronas en el lóbulo frontal continúa entre los 2 y 6 años de edad (Huttenlocher y Dabholkar, 1997; en Thomas y Johnson, 2008).

Simmering y cols. (2008) simularon la ejecución de niños de 2 años en la caja con arena y encontraron cierta tendencia a responder en la región media entre A y B. Esta

tendencia provenía de la superposición de las distribuciones de activación asociadas con A y B que desapareció al aumentar la separación entre esas ubicaciones. Cuando simularon la ejecución de niños de 2 años en tareas de memoria espacial, el modelo generó una tendencia a dirigirse hacia la línea media después de la demora; este resultado se debió a dos factores: 1) la línea media del campo perceptual fue un estímulo poco preciso; y, 2) las interacciones neuronales en niños de esa edad (2 años) son generalmente débiles. En etapas posteriores del desarrollo (p. ej. 6-8 años) y con interacciones neuronales más fuertes, el modelo generó un pico auto-mantenido en la línea media, aún después de haberse retirado el estímulo de entrada. Este pico generó a su vez un fuerte campo inhibitorio en los alrededores de la línea media, haciendo que la tendencia a responder hacia el centro desapareciera. Los resultados de estas simulaciones son consistentes con los datos obtenidos con niños de 2 años que muestran una fuerte tendencia a responder hacia el centro de la caja (Spencer y Hund, 2002); aunque, esa tendencia es menor con niños de 6 a 8 años (Schutte y cols., 2003).

6. Bases neuronales de la atención y la representación espacial

La memoria de trabajo espacial y la atención espacial son procesos cognitivos muy relacionados y hay evidencia que estos dos procesos comparten mecanismos y circuitos neuronales (Kastner y Ungerleider, 2000). Los cambios en la atención espacial entre objetos podría ser uno de los mecanismos mediante el cual las relaciones espaciales están representadas en la memoria de trabajo espacial (Vance, Silo, Casey, Rinehart, Bradshaw,

Bellgrove y Cunnington, 2007). En las tareas utilizadas para evaluar la memoria de trabajo espacial, los sujetos mantienen durante un tiempo la información a ser recordada, mientras registran los estímulos del entorno en busca de la localización del estímulo objetivo. Con base en estudios con humanos usando fMRI se ha propuesto que la atención espacial y la memoria de trabajo espacial comparten el circuito fronto-parietal (Postle, 2006); aunque también se ha propuesto la participación del estriado en estos procesos cognitivos (Vance y cols., 2007).

Modelos neuronales de la atención

La atención requiere que el sujeto seleccione dentro de muchos estímulos disponibles aquellos que le son relevantes. En este sentido, existen muchos estímulos en el ambiente que compiten para ser representados en la corteza cerebral. Kastner y Ungerleider (2000) propusieron una explicación de los mecanismos de la atención basada en la competencia entre estímulos. Con base en evidencia de estudios con imagen de resonancia magnética funcional y en estudios de registro de neuronas individuales en monos despiertos, plantearon que los estímulos representados en la corteza visual compiten entre sí, suprimiéndose mutuamente. La competencia puede ocurrir a través de mecanismos que modulan la estimulación que va de abajo hacia arriba (bottom-up) ó que va de arriba hacia abajo (top-down), y aunque la competencia entre estímulos es resuelta en última instancia por la corteza visual, los mecanismos de arriba-abajo de la atención selectiva son modulados por las áreas frontales y parietales. Esta aproximación asume que

los estímulos que ganan en la competencia de ser representados en la corteza visual tendrán más posibilidades de ser codificados en los sistemas de memoria (p. ej. memoria de trabajo espacial) y en los sistema motores que guían las respuestas.

En una aproximación más reciente a los mecanismos de la atención, Kastner y Pinsk (2004) propusieron que la atención es procesada en niveles múltiples. De acuerdo con esta aproximación, los mecanismos de la atención necesarios para filtrar la información relevante de la irrelevante operan en varios niveles de procesamiento, dentro del sistema visual y a nivel de otros sistemas. La jerarquía de los niveles iniciales hasta los finales incluye al núcleo geniculado lateral, las áreas V1, V2, V4, el área temporo-occipital (TEO) y la red cortical fronto-parietal (Kastner y Pinsk, 2004).

En etapas iniciales de la atención selectiva participa el tálamo, específicamente el núcleo geniculado lateral (NGL). El NGL funciona como un “portero” en las etapas iniciales de la atención selectiva. A nivel cortical, la atención puede afectar el procesamiento de la información visual, por ejemplo, las respuestas neuronales a estímulos visuales es mayor cuando se pone atención a esos estímulos que cuando son ignorados (Corbetta, Miezin, Dobmeyer, Shulman y Petersen, 1991). También se ha reportado que si un organismo atiende a una ubicación espacial en ausencia de estimulación visual ó logra anticiparse a la aparición de un estímulo en esa ubicación, las neuronas visuales muestran una mayor actividad (Kastner, Pinsk, De Weerd, Desimone y Ungerleider, 1999).

O’Connor, Fukui, Pinsk y Kastner (2002) evaluaron si la atención también afectaba la actividad del NGL de manera similar a la actividad cortical. La imagen de resonancia magnética funcional mostró que, al igual que a nivel cortical, la atención modulaba la

actividad en el NGL en humanos, específicamente, aumentando las respuestas neuronales ante los estímulos atendidos; atenuando la actividad ante estímulos ignorados; y, aumentando la actividad neuronal cuando se atendía una ubicación en ausencia de estimulación visual. Los autores propusieron la posibilidad que la atención amplifique la actividad del NGL, aumentando las señales neuronales que evocan los estímulos visuales y suprimiendo los estímulos adyacentes del entorno (O'Connor y cols., 2002).

El siguiente nivel de procesamiento de la atención ocurre en el área ventral de la corteza visual, específicamente en las áreas V1, V2, V4 y en el área TEO, las cuales se encargan de seleccionar la información relevante y descartar la irrelevante. Estudios de registro de neuronas individuales con monos indican que al presentar estímulos compuestos en los campos receptivos de las neuronas V4 y TEO, la actividad es menor que cuando se presentan estímulos individuales, lo que sugiere efectos de competencia entre los estímulos (Reynolds, Chelazzi y Desimone, 1999).

En un estudio con humanos se evaluó la idea de la supresión mutua de los estímulos que llegan a los campos receptivos de las neuronas V1, V2, V4 y TEO (Kastner, De Weerd, Desimone y Ungerleider, 1998). La imagen de resonancia magnética funcional mostró que la actividad neuronal en estas áreas fue menor cuando se presentaron imágenes compuestas que cuando se presentaron imágenes individuales. Estos resultados sugieren: 1) que debido a que existen un mayor número de estímulos en las imágenes compuestas, también existe mayor competencia en el proceso de atender unos estímulos y descartar otros; y, 2) que los estímulos de las imágenes compuestas generan mayor

supresión de activación entre las neuronas, lo que a su vez provoca una disminución en la actividad general de estas áreas corticales.

Se ha sugerido que la magnitud de la supresión entre neuronas está inversamente relacionada con el grado de separación espacial de los estímulos. Kastner, De Weerd, Pinsk, Elizondo, Desimone y Ungerleider (2001) evaluaron esta hipótesis, y midieron en humanos el nivel de actividad de las neuronas V2, V4 y TEO, aumentando gradualmente las separaciones entre los estímulos. Encontraron que el grado de supresión entre las interacciones neuronales disminuyó conforme aumentó la separación entre los estímulos y que el grado de supresión era sensible a distancias entre los estímulos de 4° a 8°. Estos hallazgos condujeron a plantear la posibilidad que la supresión entre estímulos ocurre a nivel de los campos receptivos de las áreas V4 y TEO, y que estos campos receptivos son sensibles a separaciones reducidas entre estímulos (entre 4 y 8 grados).

A nivel de los campos receptivos, la atención opera por medio de contrabalancear las influencias competitivas (i.e., de supresión) que ejercen los estímulos adyacentes al estímulo que se le presta atención. El modelo de *empujar-jalar* (Kastner y Pinsk, 2004) describe las dinámicas de facilitación-supresión de los campos receptivos. De acuerdo con este modelo, los mecanismos de facilitación o de supresión son interdependientes, es decir, que la activación de los mecanismos de facilitación también activarán los mecanismos de la supresión a nivel del campo receptivo. Como lo muestra la Figura 6, los mecanismos de supresión ocurren de forma más intensa a nivel del campo visual y son más moderados alrededor del campo. La fuerza de la supresión de los estímulos laterales al estímulo atendido depende de la fuerza con que se activen los mecanismos de

facilitación y de si la demanda de la tarea de atención es alta (línea continua) o es baja (línea discontinua) (Kastner y Pinsk, 2004).

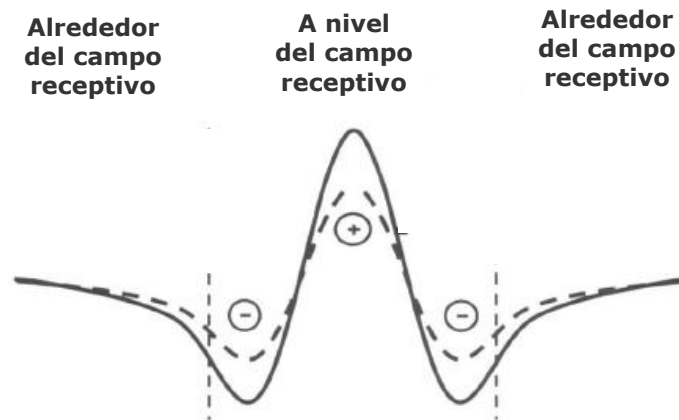


Figura 6. Modelo de *empujar-jalar* respecto a la atención selectiva espacial. La atención facilita el procesamiento de la información visual en la ubicación que se pone atención (+) y al mismo tiempo suprime la información de las ubicaciones a las que no se les pone atención (-) (Figura tomada de Kastner y Pinsk, 2004, p. 492).

La facilitación en el proceso de seleccionar la información relevante y de descartar la irrelevante es modulada por los mecanismos de atención que pueden operar bajo los principios descritos por el modelo *empujar-jalar* (Kastner y Pinsk, 2004) a niveles de procesamiento intermedio de la corteza visual. Sin embargo, esos mecanismos son controlados a su vez por redes distribuidas en áreas corticales que procesan la información a un nivel superior, específicamente en la corteza frontal y parietal.

El circuito fronto-parietal y la atención espacial

La atención selectiva es modulada a nivel de áreas de orden superior en la corteza parietal y frontal y sus señales son transmitidas, vía retroalimentación, al sistema visual (Corbetta y Shulman, 2002). En tareas de atención espacial, se ha reportado la activación de una red que incluye el campo suplementario del ojo (SEF), el campo frontal del ojo (FEF) y el lóbulo parietal superior (SPL) (para un metanálisis véase Kastner y Ungerleider, 2000).

Cuando un sujeto atiende a estímulos espacialmente localizados en el ambiente, cambia su atención espacial entre un estímulo y otro, registrando visualmente los estímulos a través de los movimientos sacádicos de los ojos. Esta actividad requiere que algunos estímulos se supriman y otros, que serán representados en la corteza, se faciliten (Moran y Desimone, 1985). Aparentemente, el cambio de atención también opera bajo los mecanismos de *empujar-jalar*, es decir, a través de conexiones neuronales inhibitorias: cuando se dirige la atención hacia un objeto visual, esto genera una influencia de supresión sobre estímulos adyacentes, lo que permite que sólo se atiendan algunos estímulos y se filtre la información irrelevante dentro de una escena repleta de estímulos (Kastner y cols., 1998).

Los lóbulos parietales están relacionados con la supresión de los estímulos y consecuentemente con el acto de cambiar la atención espacial de un lugar hacia el otro, controlando los estados breves de atención. Se evaluó esta idea con humanos (Yantis, Schwarzbach, Serences, Carlson, Steinmetz, Pekar y Courtney, 2002), quienes al ser

expuestos a una escena con estímulos complejos, debían atender a las ubicaciones y objetos relevantes e ignorar los irrelevantes. La imagen de resonancia magnética funcional mostró que las neuronas de la corteza lateral occipital se activaron más al atender selectivamente a objetos, vía control de la atención arriba-abajo. Sin embargo, cuando los sujetos debieron cambiar su atención entre dos ubicaciones espacialmente separadas, se registró un aumento en la actividad de la corteza parietal posterior, lo que sugiere que la actividad de esta región está asociada con la modulación de los cambios de atención espacial.

Recientemente, Rossi, Pessoa, Desimone y Ungerleider (2009), en una revisión de un estudio con humanos y otro con monos, mostraron evidencia adicional respecto a la participación de la red fronto-parietal en el control de la atención. Ellos describieron que diferentes áreas de la corteza prefrontal, específicamente, el área FEF, el área prefrontal media e inferior y también áreas de la corteza parietal como el surco intra parietal (SIP) tenían más actividad cuando los sujetos debían cambiar su atención entre diferentes estímulos. Los autores señalaron que estos resultados apoyan la idea que la corteza prefrontal juega un papel predominante en la habilidad de cambiar de manera flexible la atención entre diferentes estímulos localizados espacialmente.

Colby y Goldberg (1999), con base en estudios de neuronas individuales, plantearon que la corteza parietal tenía un papel prioritario en la representación espacial de los estímulos y en la transformación de estas representaciones en coordenadas motoras. Ellos describieron que en la corteza parietal existían representaciones múltiples del espacio y diferentes regiones de la corteza parietal participaban en diferentes

funciones de representación espacial: el área intraparietal ventral (VIP), por ejemplo, participa en la representación de los estímulos visuales y táctiles que corresponden al espacio alrededor de la boca; las neuronas de la región intraparietal media (MIP) representan el espacio intra-personal inmediato, es decir, se especializan en responder a estímulos localizados dentro de un perímetro alcanzable para el sujeto. Dada su especialización en la representación de las ubicaciones alcanzables, las neuronas del área MIP son útiles en el control de los movimientos del brazo y sus campos receptivos son dinámicos, posiblemente debido a que en los movimientos de alcanzar un objeto se deben hacer movimientos y ajustes *en línea*; las neuronas de la región intraparietal anterior (AIP) responden a los estímulos que los individuos pueden manipular (véase arriba Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Las neuronas del área intraparietal lateral (LIP) representan el espacio explorado por el movimiento de los ojos. Estas neuronas responden a estímulos presentados dentro de los campos visuales y pueden activarse ante estímulos que el sujeto utilizará posteriormente o simplemente ante estímulos salientes del ambiente (Colby, Duhamel y Goldberg, 1996). Su función es la de representar aquellas ubicaciones atendidas o aquellas ubicaciones que resultan atractivas para el organismo, además de mantener la información sobre la localización espacial de un estímulo al realizar los movimientos sacádicos (Mays y Sparks, 1980).

En resumen, los estudios de registro de neuronas individuales y aquellos con imagen de resonancia magnética funcional indican que: 1) la atención selectiva afecta la actividad neuronal de áreas del tálamo (i.e., NGL) y de áreas de procesamiento medio de

la información visual (i.e., las áreas V2, V4 y TEO), las cuales filtran la información irrelevante. Las áreas corticales frontal y parietal, a través de redes de retroalimentación cortico-corticales, regulan la actividad de las áreas V2, V4 y TEO, y modulan el cambio flexible de la atención espacial; 2) existen interacciones neuronales competitivas del tipo facilitación-supresión entre las neuronas. Estas interacciones subyacen a la actividad de los campos receptivos de las áreas V2, V4 y TEO al filtrar la información irrelevante, aunque también subyacen a la actividad de la corteza parietal al modular el cambio de la atención espacial entre una ubicación y otra; y, 3) las ubicaciones que se atienden más, tienen más posibilidades de ser procesadas en la memoria de trabajo espacial y por lo tanto, más posibilidades de guiar la respuesta motora.

Estos datos en conjunto sugieren que la atención espacial es un proceso inicial en la codificación de la localización de un estímulo (representación espacial) que posteriormente se codificará en los sistemas de memoria y motores (Kastner y Ungerleider, 2000). Conocer los mecanismos del procesamiento de la información en la atención espacial será importante para determinar la naturaleza de la representación espacial del estímulo durante el periodo de demora. Incluso se ha reportado que aún cuando la percepción visual y la memoria de trabajo involucran áreas occipitales y prefrontales, respectivamente, esta distinción no es absoluta y ambas regiones presentan un nivel de especialización funcional de naturaleza continua que incluye ambas regiones (Courtney, Ungerleider, Keil y Haxby, 1997).

El circuito fronto-estriado y el control inhibitorio

Existe amplia evidencia en humanos y animales que el estriado de los ganglios basales establece una estrecha comunicación con diferentes áreas de la neocorteza, específicamente, con el lóbulo frontal. Esta conexión forma el circuito fronto-estriado, cuya función es modular la formación de repertorios motores, principalmente, aquellos relacionados con los hábitos (i.e., memoria implícita) (Blazquez, Fujii, Kojima y Graybiel, 2002; Jog, Kubota, Connolly, Hillegaart y Graybiel, 1999; Graybiel, 1995). También se ha reportado que la comunicación que establecen la corteza prefrontal y el estriado participa en la regulación de aspectos temporales y espaciales de la organización de la conducta (Fujii y Graybiel, 2005), por ejemplo, en las conductas que implican planeación (Eblen y Graybiel, 1995).

Estudios en población infantil han reportado una correlación entre la maduración del circuito fronto-estriado con el desarrollo del control inhibitorio durante la niñez. Un estudio evaluó esta relación (Durston, Thomas, Yang, Ulu, Zimmerman y Casey, 2002) y en éste se planteó que el control inhibitorio se desarrolla a lo largo de toda la niñez y no alcanza su madurez sino hasta alrededor de los 12 años de edad, es decir, que hay una tendencia a incrementar la inhibición de las respuestas inapropiadas entre los 4 y los 12 años de edad (esto se evidencia por el aumento de respuestas correctas en las tareas de control inhibitorio, p. ej. la tarea Go-no-Go). Para evaluar esta idea, Durston y cols. (2002) midieron la actividad cerebral de niños de 8 años de edad al ejecutar la tarea Go-no-Go. La imagen de resonancia magnética mostró cambios en la actividad de la corteza frontal

ventral y del estriado y encontraron que esta actividad correlacionaba con la precisión de la ejecución de la tarea. Estos resultados apoyan la idea que la maduración del circuito fronto-estriado está relacionado con el desarrollo del control inhibitorio y sugieren que la inmadurez del circuito fronto-parietal durante las etapas tempranas del desarrollo hace más susceptible a la cognición de los niños a verse afectada por interferencias del ambiente.

Estudios con niños que presentan el trastorno de déficit de atención e hiperactividad (TDAH) han aportado evidencia adicional sobre la relación entre la maduración del circuito fronto-estriado y aumento en el control inhibitorio. Las dificultades que los niños con TDAH encuentran al ejecutar tareas de atención selectiva y de control inhibitorio están relacionadas con una deficiencia en la función de sistemas neuronales que incluyen las regiones de la corteza prefrontal, el estriado y el lóbulo parietal (Cherkasova y Hechtman, 2009).

Un estudio (Booth, Burman, Meyer, Lei, Trommer, Davenport, Li, Parrish, Gitelman y Mesulam, 2005) analizó las diferencias en la actividad cerebral entre niños sanos (controles) y niños con TDAH (9–12 años) en una tarea de atención espacial y en la tarea de inhibición conductual, Go-no-Go. Los resultados mostraron pocas diferencias en la ejecución de la atención selectiva, aunque los niños control mostraron una activación mayor en una pequeña área del lóbulo parietal superior. Sin embargo, las diferencias fueron mayores en la ejecución de la tarea de inhibición conductual. En este caso, los niños controles mostraron una activación mayor del área frontal y del estriado, lo que apoya la idea que las deficiencias en el circuito fronto-estriado de los niños con TDAH se

relacionan con la poca habilidad de los niños para mantenerse en una actividad e inhibir respuestas inapropiadas (Booth y cols., 2005).

Hanisch, Radach, Holtkamp, Herpertz-Dahlmann y Konrad (2006) aportaron evidencia adicional respecto al poco control inhibitorio que muestran niños con TDAH. Ellos sugirieron que las deficiencias en el control inhibitorio pueden presentarse no solo en tareas que demandan la inhibición de una respuesta motora (p. ej. la tarea Go-no-Go) sino también en tareas cuya demanda es inhibir la dirección hacia donde se dirige el movimiento de los ojos, sin que se requiera la ejecución de una respuesta motora aparente. Esto ocurrirá siempre y cuando la tarea de atención demande movimientos oculares anti-sacádicos, es decir, que se inhiba el atender un estímulo normalmente atendido para cambiar a otro estímulo.

Hanisch y cols. (2006) evaluaron esta idea y mostraron que la atención hacia un estímulo objetivo era igual entre los niños con TDAH y los niños controles. Sin embargo, al pedirles a los niños que cambiaran su atención hacia una ubicación contraria a la dirección del estímulo objetivo (i.e., movimiento anti-sacádico), los niños con TDAH mostraron mayor número de errores en su ejecución que los niños controles. En otro estudio, Konrad, Neufang, Hanisch, Fink y Herpertz-Dahlmann (2006), utilizaron la imagen de resonancia magnética funcional y mostraron que las deficiencias en los movimientos anti-sacádicos de niños con TDAH estaban relacionadas con una baja activación del circuito fronto-estriado.

En resumen, estos datos con población infantil indican que: 1) el circuito fronto-estriado modula la inhibición de las respuestas motoras prepotentes; y, 2) este circuito

participa también en el control inhibitorio de los movimientos sacádicos de los ojos en tareas de atención espacial, principalmente, cuando se debe inhibir la atención visual hacia una ubicación normalmente atendida para dirigir la atención hacia otra ubicación (movimientos anti-sacádicos).

7. Una aproximación neuronal de la representación espacial en la caja con arena

A partir del conocimiento sobre atención espacial antes descrito, es posible elaborar una descripción de las áreas cerebrales que participan en la atención y representación espacial del objeto escondido en la tarea A-no-B. Esta descripción está basada en dos supuestos: 1) que la memoria de trabajo espacial y la atención espacial, ambas comparten circuitos cerebrales (Postle, 2006); y 2) que los mecanismos de atención y representación espacial de un estímulo posibilitan la codificación de la información espacial en los sistemas de memoria y motores (Kastner y Ungerleider, 2000).

En la parte superior izquierda de la Figura 7 se muestra el estímulo de entrada de una de las dos ubicaciones (A ó B), el cual es procesado inicialmente a nivel del NGL (panel superior izquierdo) para luego conducirse hacia las áreas de procesamiento medio de información, las áreas V2, V4 y TEO (panel medio izquierdo). Los campos receptivos de estas áreas filtran la información irrelevante, a través de mecanismos de competencia entre estímulos del tipo facilitación-inhibición. La atención a los ensayos de esconder el juguete, activa en los campos receptivos los mecanismos de facilitación-supresión, y esto a su vez facilita el procesamiento de la información espacial que corresponde a las

ubicaciones A y B y suprime la información de las áreas adyacentes a estas ubicaciones (véase el modelo de *empujar-jalar* de la Figura 6).

Los campos receptivos de las áreas V2, V4 y TEO son sensibles a la distancia entre los estímulos. Esto podría explicar por qué *disminuye el número de errores A-no-B cuando aumenta la separación entre A y B* (Schutte y cols. 2003). Si cada una de las dos ubicaciones cae dentro de los campos receptivos, entonces, la facilitación será mayor para cada ubicación y será más moderada en las ubicaciones adyacentes. Conforme se incrementa la distancia entre una ubicación y otra, dominará la supresión en el área localizada entre ambas ubicaciones, previniendo que se le ponga atención a esta área.

El panel inferior izquierdo de la Figura 7 representa la corteza parietal, la cual modula, a través de mecanismos de arriba-abajo, la actividad del NGL y las áreas V2, V4 y TEO. Diferentes áreas de la corteza parietal se corresponden con diferentes funciones: el lóbulo parietal superior (SLP) modula la atención selectiva, el surco intraparietal (SIP) procesa el cambio de atención espacial y el área intraparietal lateral (LIP) se relaciona con los movimientos sacádicos de los ojos. Además, la corteza parietal modula los cambios de atención entre una ubicación y otra (A y B) a través de mecanismos de facilitación-supresión similares a los utilizados por los campos receptivos de las neuronas V2, V4 y TEO.

Diversas áreas del lóbulo frontal (panel inferior derecho), incluidas el campo suplementario del ojo (SEF) y el campo frontal del ojo (FEF), participan en el cambio flexible (en línea) de la atención espacial. Estas funciones las realiza el lóbulo frontal en

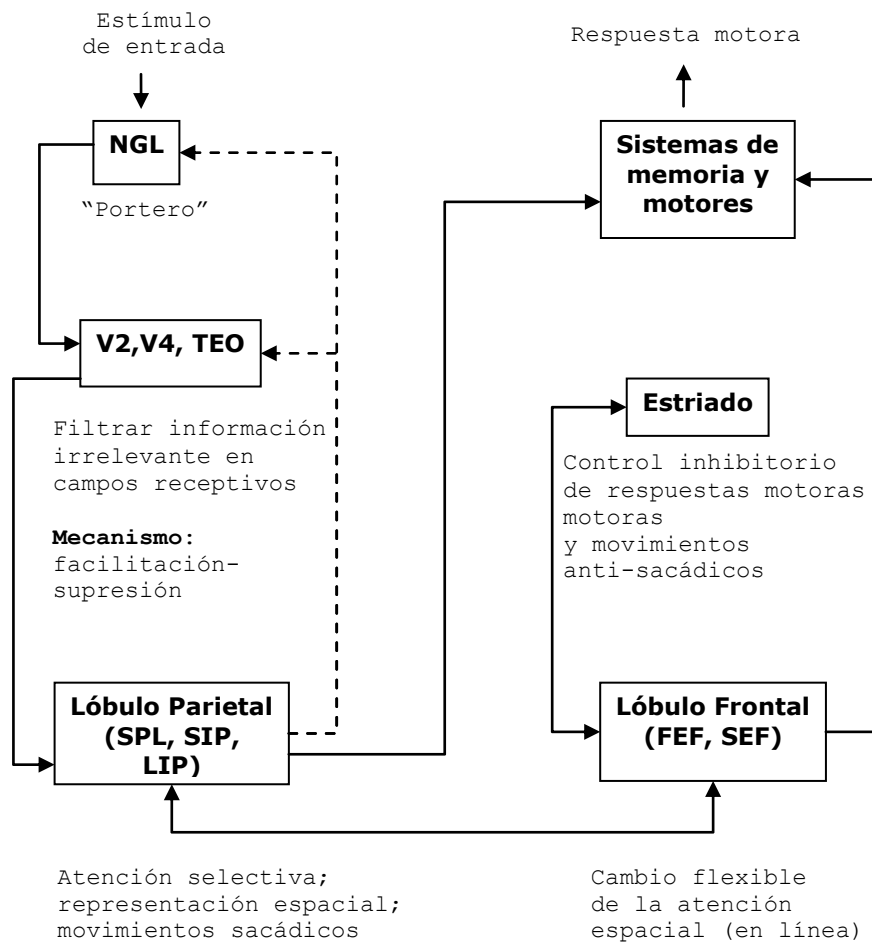


Figura 7. Representación de las áreas cerebrales que modulan la atención y la representación espacial de los estímulos, desde el estímulo de entrada hasta el nivel previo a ser codificado en los sistemas de memoria y motores.

colaboración con áreas parietales (intraparietal lateral), a través de conexiones de retroalimentación cortico-corticales, que forman el circuito fronto-parietal.

Debido a una maduración tardía de la corteza frontal (Thomas y Johnson, 2008) y de la corteza parietal (Klingberg y cols., 2002), los niños de 2 años de edad, podrían tener dificultades en el cambio de atención espacial y consecuentemente tener dificultades en

la representación espacial de las ubicaciones A y B. Esto podría explicar por qué *los niños de 2 años de edad muestran una tendencia a responder hacia el centro de la caja* (Spencer y Schutte, 2004).

Los modelos de orientación espacial predicen que el uso de categorías espaciales hace que la respuesta tienda a dirigirse hacia el centro de la categoría espacial (Huttenlocher y cols., 2000; Huttenlocher y cols., 1994; Huttenlocher y cols., 1991). Las categorías espaciales podrían estar almacenadas en la memoria a largo plazo y como tales, facilitan la activación de los contornos de la caja en ausencia de información de *grano fino* (Huttenlocher y cols., 1991). Las dinámicas de formación, consolidación y recuperación de estas categorías podrían ocurrir por la comunicación que se establece entre el hipocampo y la neocorteza (Remondes y Schuman, 2004). Cuando domina la activación de los contornos, entonces la respuesta de alcanzar el juguete se dirige hacia el centro del campo de atención por una integración Bayesiana del espacio (véase Cheng, Shettleworth, Huttenlocher y Rieser, 2007). Esta tendencia es consistente con un estudio sobre los movimientos que realizan los niños para alcanzar un objeto recordado, el cual reportó que los niños basaban sus respuestas en una orientación centrada en el campo visual y no centrada en el propio cuerpo del niño (Henriques, 2002).

La corteza frontal establece comunicación con el estriado (panel medio derecho), formando el circuito fronto-estriado. Este circuito facilita el control inhibitorio de las respuestas motoras y de los movimientos anti-sacádicos. El poco control inhibitorio en los niños de 2 años, puede ocurrir a nivel de los movimientos oculares y por lo tanto, los niños cometen el error perseverante aún cuando sólo observan los ensayos de esconder el

juguete. La maduración del circuito fronto-estriado aumenta el control inhibitorio y podría explicar por qué *el número de errores perseverantes disminuye conforme aumenta la edad* (Schutte y cols. 2003).

En resumen, las regiones cerebrales representadas en la Figura 7 proveen de un referente neurofisiológico para interpretar los hallazgos de las ejecuciones de niños en la caja con arena. Los mecanismos por medio de los cuales se filtra la información irrelevante, se atiende selectivamente una ubicación o se cambia la atención espacial, están basados en una dinámica de interacción de competencia entre los estímulos del tipo facilitación-supresión. Esto puede sugerir que la localización del juguete en las ubicaciones A y B también pudiera codificarse con base en mecanismos de facilitación-supresión en los sistemas de memoria y motores (Figura 7, panel superior derecho).

EXPERIMENTO 1

1. Planteamiento del problema

El error A-no-B es uno de los hallazgos más relevantes en el área del desarrollo motor y cognitivo. Existen diferentes modelos cuantitativos para describir la evolución del error A-no-B en edades de 7 meses a 6 años (Markovitch y Zelazo, 2009; Simmering y cols., 2008; Schöner y Dineva, 2007; Munakata, 1998). Sin embargo, cada uno de estos modelos ha mostrado limitantes en describir coherentemente los hallazgos de la tarea A-no-B y también en sugerir cuáles son los correlatos cerebrales que subyacen a la ejecución de esta tarea.

El modelo de procesamiento distribuido de Munakata, por ejemplo, no explica cómo funciona la memoria latente en la tarea A-no-B, ni tampoco qué estructuras cerebrales participan.

El modelo de los sistemas de competencia jerárquica incluye el componente de reflexión consciente (relacionado a las funciones ejecutivas) el cual se incrementa con la repetición de los ensayos en A, evitando la respuesta perseverante. Aunque una interpretación alternativa podría ser que la disminución del error perseverante luego de muchos ensayos en A (p. ej. 11 ensayos: Marcovitch y cols., 2002) se debe al efecto de la habituación visual. Es decir, luego de muchos ensayos en A, los niños podrían habituarse a esa ubicación y el ensayo en B deshabituaría el sistema de la atención haciendo más probable que el niño atienda y se dirija hacia B (para una revisión de la habituación visual en infantes, véase Schöner y Thelen, 2006).

La teoría del campo dinámico ha enfrentado problemas al tratar de explicar el efecto de responder hacia el centro de la caja, como resultado del uso de categorías espaciales (véase Schutte y Spencer, 2002).

La caja con arena representa una superficie homogénea con ubicaciones A y B no delimitadas y sin estímulos discriminativos que indiquen sus ubicaciones precisas. En este estudio se plantea que, aún cuando los niños de 2 años cometen el error A-no-B en la caja con arena, el error no parece ocurrir de forma discreta sino gradual. Es decir, que aún cuando el error ha sido reportado como una distancia continua (p. ej., medida en centímetros) entre la ubicación de A y la de la respuesta motora del niño (Spencer y Schute, 2004), es posible que los niños se dirijan hacia el punto A o hacia el punto B de

manera discreta y que el promedio de la desviación de su respuesta motora con respecto a la ubicación del juguete no sea más que un artefacto estadístico.

El propósito del Experimento 1 fue replicar el estudio Spencer y Schutter (2004) donde se analiza el error A-no-B en una superficie de arena.

Objetivo general

- Evaluar si la distribución de las respuestas de alcanzar el juguete de niños de 2 años en la caja es continua (unimodal) o discreta (bimodal).

Objetivo particular

- Replicar el estudio de Spencer y Schutte (2004) evaluando el tipo de distribución de la primera y la segunda respuesta de los niños de alcanzar el juguete enterrado.

Hipótesis general

- Las respuestas motoras de los niños tendrán una distribución discreta (bimodal), es decir, una distribución estará localizada alrededor de la ubicación A y la otra alrededor de la ubicación B.

Hipótesis particulares

- La distribución bimodal de la primera respuesta tendrá un pico mayor alrededor de la ubicación A que en la ubicación B (mayor número de errores perseverantes).

- La distribución bimodal de la segunda respuesta tendrá un pico mayor alrededor de la ubicación B que en la ubicación A (menor número de errores perseverantes).

2. Método

Participantes

Participaron 10 niños y 10 niñas con una media de edad de 29 meses (desviación estándar = 2.07). Los niños fueron reclutados de cuatro Centros de Atención y Desarrollo Infantil (CADI 2, 6, 7 y 10) que pertenecen al sistema DIF Jalisco y localizados en diferentes colonias de la Zona Metropolitana de Guadalajara. Para la convocatoria de los niños se envió a los padres una carta (a través de la dirección del CADI) en la cual se explicó el objetivo del estudio y las actividades que realizarían los participantes. Se pidió a cada padre su consentimiento por escrito para que su hijo o hija participara en el estudio.

Materiales y Aparatos

Se utilizaron dos cajas (Figura 8), una de pre-entrenamiento y otra para el estudio propiamente dicho. Ambas cajas se llenaron de semillas (mijo blanco) en lugar de arena. Estas semillas se usaron porque permiten ocultar fácilmente los juguetes, son más ligeras que la arena y es más fácil limpiar el lugar de trabajo. Las sesiones piloto, previas al Experimento 1 que se efectuaron a lo largo de 3 meses, indicaron que en la caja con semillas la ejecución de los niños se registra con mayor precisión que en la caja con arena.

La caja de pre-entrenamiento fue redonda y se construyó de cartón corrugado de 40 cm de diámetro y 13 cm de altura y se llenó con semillas a una altura de 4 cm. La caja

experimental fue cuadrada y se hizo de madera, color natural no barnizada. Para aumentar la probabilidad de encontrar el error A-no-B, las dimensiones de la caja experimental fueron menores (66 cm de cada lado y 15 cm de alto en las cuatro paredes) que las utilizadas por Spencer y Schutte (2004); esto también se determinó en las sesiones piloto. La altura entre el piso del cuarto y la base de la caja fue de 35 cm, por lo que el borde superior de la caja estuvo a 50 cm del suelo (añadiendo los 15 cm de alto en las paredes). La caja se llenó con semillas a una altura de 3.5 cm. La pared interna de la caja, de frente al experimentador, tenía dos marcas de color negro con una separación de 22 cm entre ellas, las cuales guiaron al experimentador al momento de enterrar el juguete (estas marcas no estaban a la vista del niño). La localización precisa de los lugares A y B se hizo pegando en la base de la caja dos corchos cilíndricos de 1 cm de diámetro y 1.5 cm de altura. Los corchos fueron colocados con una distancia de 22 cm entre ellos y a 2 cm por debajo de la superficie de las semillas, por lo que no estaban a la vista del niño. Para ser consistentes con el diseño de Spencer y Schutte (2004), las ubicaciones A ó B (contrabalanceadas entre condiciones experimentales) estuvieron a 8 y 30 cm de la pared izquierda de la caja y a 20.5 cm del borde más cercano al niño. La pared externa de la caja, del lado de la cuidadora, tenía una marca negra en su centro como guía para poder colocar al niño.

Se utilizó una cámara digital de video (Canon DVD DC210) para grabar las respuestas del niño. La cámara estaba sostenida 1 m arriba de la superficie de semillas por un brazo de madera en forma de "L" invertida adherido a la pared externa derecha de la caja. Al inicio de cada sesión experimental, se ajustó la ubicación de la cámara con guías

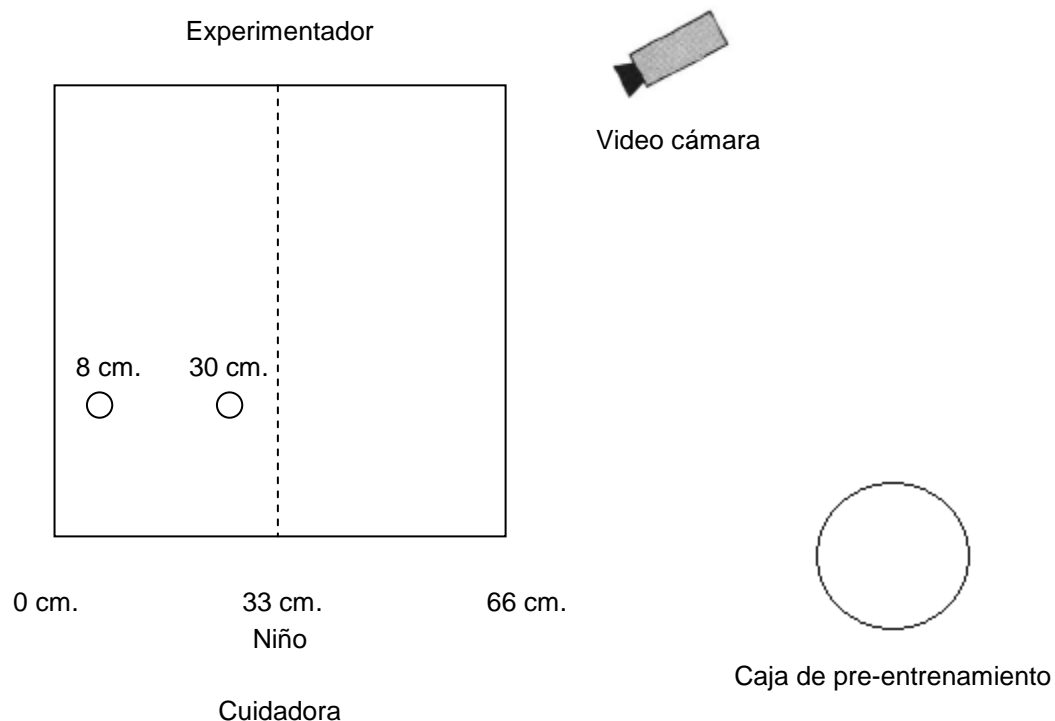


Figura 8. Representación esquemática de la caja de pre-entrenamiento (circular) y de la caja experimental (cuadrada). El niño y la cuidadora se colocaron frente al experimentador. Las ubicaciones A y B estuvieron a 8 y 30 cm del borde izquierdo de la caja con respecto al niño. La línea punteada en el centro de la caja cuadrada es una línea virtual; no representa ninguna distinción física en la superficie de semillas.

marcadas en el brazo y en el cuerpo de la caja. Para una mayor precisión, al inicio de cada filmación se ajustó la imagen a un trozo de acetato transparente pegado sobre la pantalla de la cámara de video. Esto permitió igualar el contorno del acetato con el contorno real de la caja y así tener un ajuste confiable de la imagen de sesión a sesión.

Los juguetes, que tuvieron una medida promedio de 3 cm con un rango de 2 a 4 cm, consistieron en anillos, carritos de colores y pequeños animales de diferentes

especies. Cuando fue necesario, se utilizaron sábanas de color azul para cubrir los objetos del salón (como material didáctico o juguetes) que pudieran distraer al niño.

Procedimiento

En la Figura 9 se muestra esquemáticamente el procedimiento del Experimento 1. Para todos los niños, el procedimiento inició con una sesión en grupo de familiarización que duró aproximadamente 20 minutos. El propósito de esta sesión fue habituar a los niños y a sus maestras a la presencia de los experimentadores. Durante la sesión de familiarización, un mono pequeño de peluche en forma de conejo se colocó detrás de un teatro guiñol (una caja forrada de papel negro con calcomanías de estrellas). El “conejo,” manejado por el experimentador, interactuó con los niños y les hizo preguntas. Luego, a los niños se les cantaron canciones infantiles y ellos bailaron rondas tradicionales. Al finalizar la sesión de familiarización, los niños regresaron a sus salones. Durante las sesiones experimentales, una estudiante asistió al salón de los niños para invitar a cada uno de manera individual a salir del salón para llevarlo al lugar del experimento. El procedimiento para el pre-entrenamiento y la sesión experimental fue el mismo a aquel utilizado por Spencer y Schutte (2004).

El pre-entrenamiento comenzó enseñando al niño a encontrar un juguete de su elección que había sido enterrado en las semillas por el experimentador. Esto se hizo colocando al niño parado frente a la caja redonda de cartón, una estudiante quedaba sentada detrás de él sosteniéndolo. Frente al niño y del otro lado de la caja, el experimentador permanecía sentado. En el primer ensayo del pre-entrenamiento, el

experimentador enterraba el juguete en las semillas quedando descubierta la mitad superior del mismo. Después de cinco segundos, el experimentador animaba al niño a recoger el juguete diciéndole “¿En dónde está? Dámelo”; la conducta del niño de recuperar el juguete fue reforzada por el experimentador diciéndole “¡Muy bien!”. En el segundo ensayo, el experimentador enterró casi por completo el juguete en las semillas. Antes de proceder con el tercer ensayo, se le presentaron al niño dos tarjetas, una verde y una roja, y se le dijo: “cuando te muestre la tarjeta verde tu buscas el juguete, pero cuando te muestre la tarjeta roja yo busco el juguete”. El tercer ensayo inició enterrando completamente el juguete en las semillas. Después de cinco segundos, el experimentador sacó la tarjeta verde y animó al niño a encontrar el juguete (“Te toca a ti, dámelo.”). En el cuarto ensayo, nuevamente se enterró por completo el juguete en las semillas. El experimentador sacó la tarjeta roja y le dijo a niño “ahora me toca a mí”, luego desenterró el juguete, se lo mostró al niño y lo volvió a enterrar en las semillas iniciando así el siguiente (quinto) ensayo. En los ensayos quinto y sexto las tarjetas verde y roja se presentaron de forma aleatoria. Una vez concluido el pre-entrenamiento en esta caja, se llevaba al niño a la caja cuadrada del experimento.

Los ensayos experimentales iniciaron colocando al niño parado frente a la caja cuadrada. Una estudiante (cuidadora) quedó sentada detrás del niño sosteniéndolo para evitar que se acercara a la caja antes de iniciar el ensayo. El experimentador se sentó del otro lado de la caja quedando frente al niño diciéndole: “vamos a jugar en la caja cuadrada, mira, voy a esconder el juguete”. Para evitar errores en los conteos de los ensayos y duración de la demora, el experimentador usó una grabadora de bolsillo (Sony

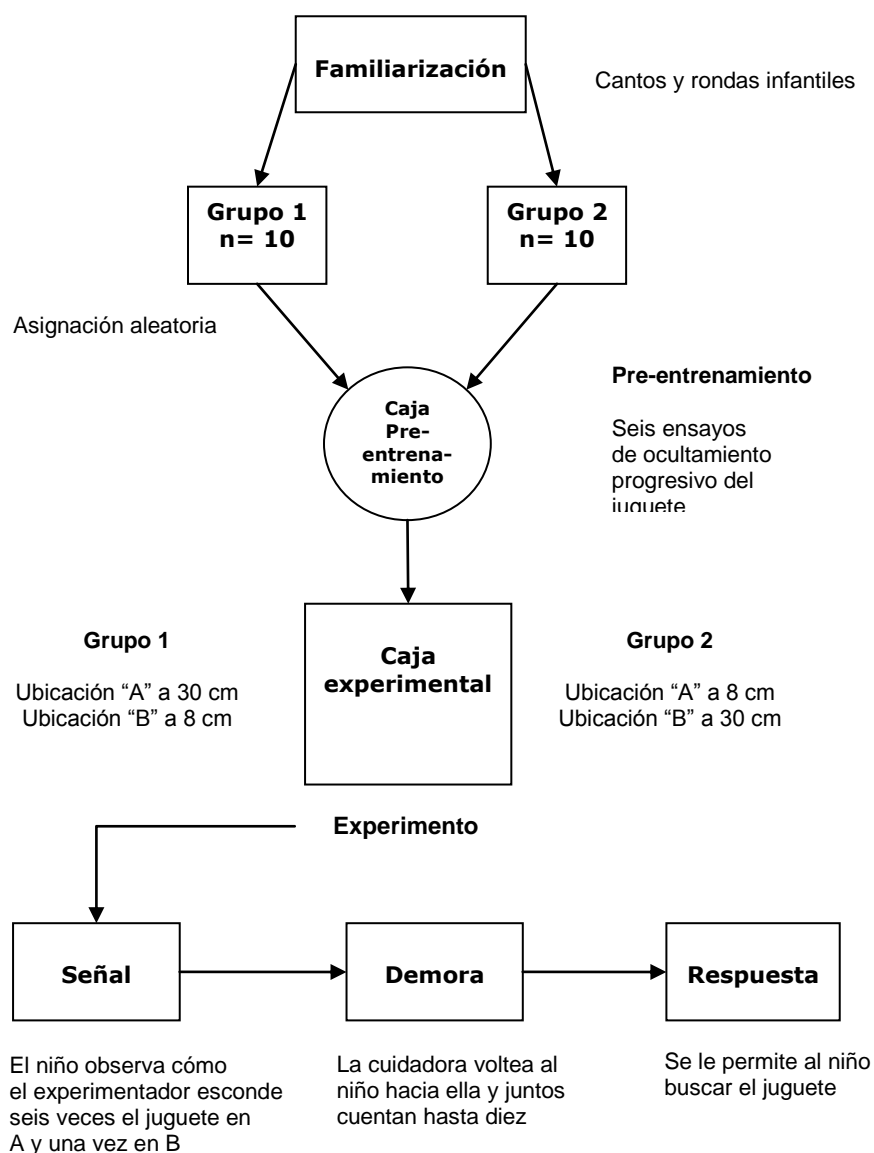


Figura 9. Representación del procedimiento del Experimento 1 que incluye las etapas de la familiarización, el entrenamiento y el experimento.

Microcassette Corder M-455) y un audífono que colocó en su oreja izquierda. Una grabación indicó la posición (derecha o izquierda) donde debía enterrarse el juguete en el

ensayo en curso, el intervalo que transcurrió entre un ensayo y el siguiente ensayo (intervalo entre ensayos) y la duración de la demora (10 segundos).

Para balancear en la caja cuadrada el uso de las ubicaciones A y B, se utilizó un diseño experimental con dos condiciones que tomaron al niño y a la pared izquierda de la caja como puntos de referencia para enterrar el juguete. En la *Condición 1*, la ubicación de A fue a 30 cm de la pared izquierda y la ubicación de B a 8 cm de la misma pared. Cuando el experimentador enterró el juguete en la ubicación A, alisó esa zona con un jalador de agua, contó en voz alta hasta tres, sacó la tarjeta roja, le dijo al niño “Me toca a mí”, desenterró el juguete diciendo “aquí está”, se lo enseñó al niño, lo enterró nuevamente en la misma ubicación A, y alisó nuevamente la zona. Este procedimiento se repitió por seis ensayos consecutivos. En el séptimo ensayo y a la vista del niño, el experimentador enterró el juguete en la ubicación B, alisó la zona con el jalador de agua iniciando así la demora de 10 segundos, y les dijo al niño y a la cuidadora “ahora ustedes van a contar”. La cuidadora volteó amablemente al niño hacia ella para hacer contacto visual con él y contó en voz alta del uno al diez. Mientras la cuidadora y el niño contaban hasta diez, el experimentador registró la duración exacta de la demora escuchando el conteo que le indicaba la grabación. Luego de transcurridos los 10 segundos (la demora), el experimentador llamó la atención del niño sacando la tarjeta verde y dijo “¡listo, te toca a ti, dame el juguete!”. Si el niño no encontraba el juguete en 5 segundos después de tocar la superficie, la cuidadora retiraba su mano y le daba otra oportunidad para encontrar el juguete.

La *Condición 2* fue idéntica a la *Condición 1*, con excepción de que las ubicaciones A y B estuvieron respectivamente a 8 y 30 cm de la pared izquierda de la caja. La Tabla 2 resume el diseño experimental.

Tabla 2. Diseño experimental del Experimento 1

Condición	Ensayos	Ubicación A	Ubicación B	Demora
1 (n = 10)	6A 1B	30 cm	8 cm	10 segundos
2 (n = 10)	6A 1B	8 cm	30 cm	

Para mantener el mismo estado fisiológico (hambre, sed, etc.) en todos los niños, todas las sesiones se realizaron por la mañana después de la hora del recreo (aproximadamente a las 11 de la mañana) y antes de la comida (12 del mediodía). Todas las sesiones se efectuaron en aulas vacías con las mismas dimensiones y características (i.e., iluminación, ventilación, etc.).

Análisis de datos

La imagen del video se congeló en el momento de que el niño emitió la respuesta de empezar a buscar en las semillas y luego la imagen se imprimió en papel. El criterio para considerar que se había emitido una respuesta fue que el niño realizara un movimiento y que este movimiento dejara una marca visible sobre la superficie de las

semillas. Si el niño tocaba con la mano abierta, se consideraba el punto medio entre el pulgar y el dedo medio como punto de contacto con la superficie. Si tocaba con ambas manos, se registraba la primera mano que hacía contacto con las semillas.

El registro preciso de la ejecución de los niños se realizó a través de cuadrantes. Se trazaron cuadrantes de 1×1 cm en un trozo de papel rígido del tamaño del perímetro de la caja (66 cm por lado) y se colocó sobre su superficie. Se dibujaron dos puntos negros sobre el papel rígido que indicaban la ubicación precisa de A y B, se video-filmó la imagen resultante y se imprimió en una hoja de acetato. La variable dependiente fue la distancia x , medida en centímetros, entre la pared izquierda de la caja y el punto de impacto de la mano del niño sobre la superficie. Para construir los histogramas de respuesta, las respuestas de los niños (x) fueron agrupadas en 10 clases de 4 cm cada una, cubriendo una distancia de 40 centímetros a partir de la pared izquierda de la caja.

3. Resultados

El 75% de los niños respondió con la mano derecha y el 25% con la mano izquierda. La Figura 10 muestra la distribución de las primeras respuestas en la Condición 1, cuando la ubicación A estuvo a 30 cm del borde izquierdo de la caja, es decir, más cerca de la línea media de la caja (véase Figura 8). La proporción de respuestas indica el número de niños cuya respuesta se dirigió hacia un punto x a lo largo de la superficie de la caja, dividido por el número total de niños por condición. Los resultados muestran una distribución de respuestas a lo largo de toda la mitad izquierda de la caja, aproximadamente entre 7 cm y

33 cm. Sin embargo, esta distribución es claramente bimodal, con un pico centrado en A y otro localizado cerca de B. La mayor proporción de respuesta fue aquella de los niños que cometieron el error perseverante, es decir, que respondieron en la ubicación A. Las respuestas de los niños que no cometieron el error A-no-B y respondieron del lado de la ubicación B, se localizaron en mayoría en la dirección opuesta de A, con un pico desplazado del lado izquierdo de B.

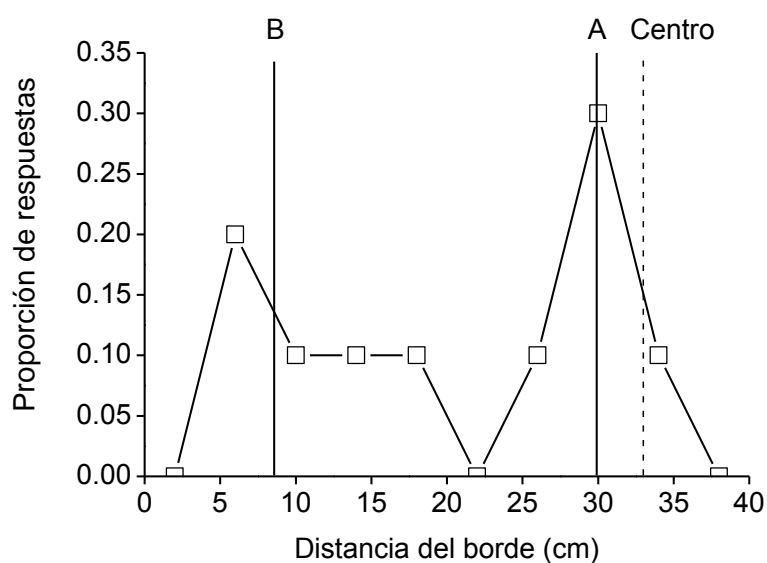


Figura 10. Distribución de la primera respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 1. Los cuadrados indican las proporciones observadas de respuesta en 10 clases de 4 centímetros de ancho. Las líneas verticales sólidas señalan las ubicaciones de A y B en esta condición (30 cm y 8 cm, respectivamente). La línea vertical punteada indica el centro de la caja.

La Figura 11 muestra las proporciones observadas en la Condición 1 para la segunda respuesta, es decir, las respuestas de aquellos niños (8 en total) que no encontraron el juguete enterrado en cinco segundos y que tuvieron otra oportunidad para

buscarlo. La distribución de las respuestas a lo largo de la caja fue más plana que para la primera respuesta, con respuestas localizadas aproximadamente entre 2 cm y 34 cm. La mayor proporción de respuestas aparece en los alrededores de la ubicación B, indicando que durante su segunda respuesta (al contrario de la primera) los niños se dirigieron en mayoría hacia el área correcta.

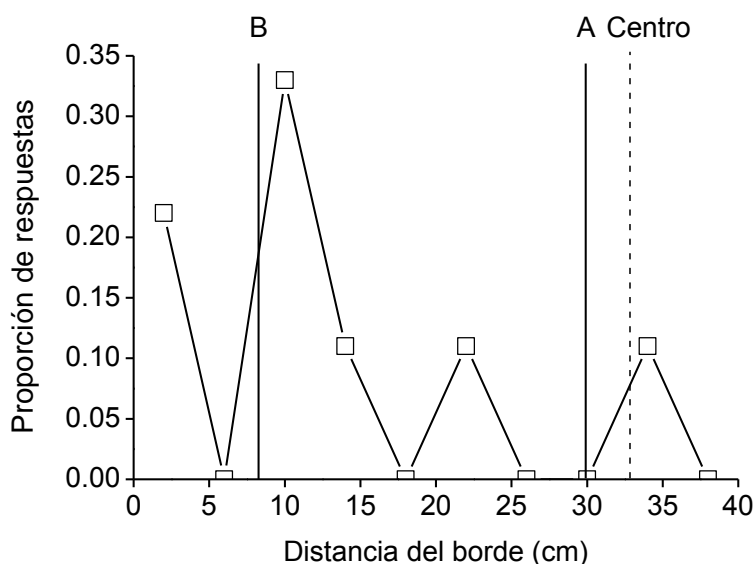


Figura 11. Distribución de la segunda respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 1. Mismas convenciones que en la figura anterior.

La Figura 12 muestra la distribución de las primeras respuestas en la Condición 2, cuando las ubicaciones A y B estuvieron a 8 cm y 30 cm del borde izquierdo de la caja, respectivamente. Las respuestas de los niños se distribuyeron a lo largo de todo el lado izquierdo de la caja, de 0 a 33 cm aproximadamente. En esta condición se puede observar un pico mayor en la parte media de A y B (aproximadamente a 18 cm de la pared izquierda de la caja), un pico menor cerca de B, y posiblemente un tercer pico cerca de A

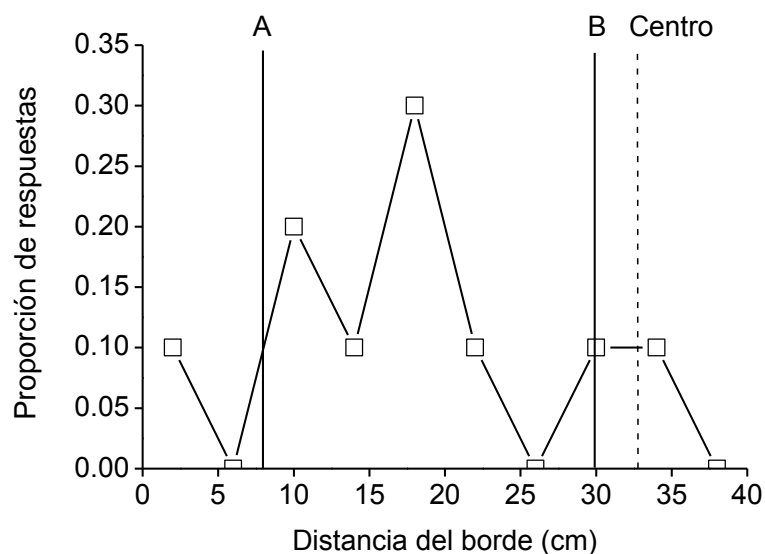


Figura 12. Distribución de la primera respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 2. Los cuadrados indican las proporciones observadas de respuesta en 10 clases de 4 centímetros de ancho. Las líneas verticales sólidas señalan las ubicaciones de A y B en esta condición (8 cm y 30 cm, respectivamente). La línea vertical punteada indica el centro de la caja.

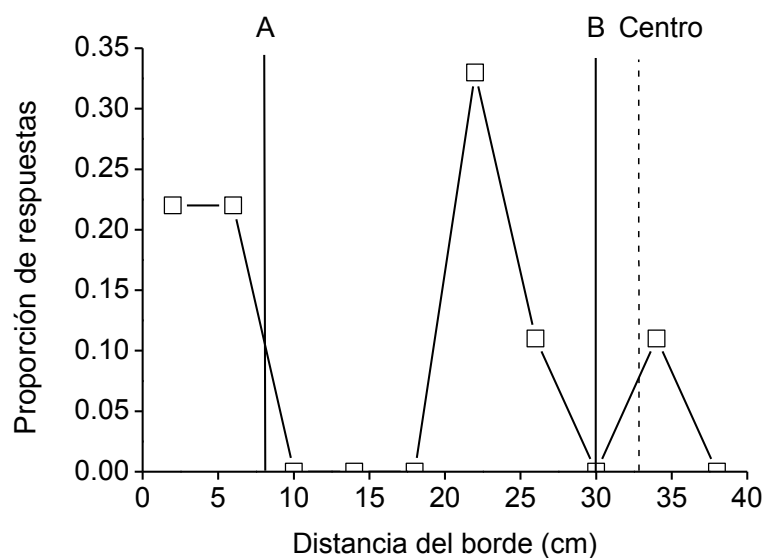


Figura 13. Distribución de la segunda respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 2. Mismas convenciones que en la figura anterior.

(a los 10 cm de la pared izquierda). En este último caso, no queda claro si el pico observado representa una distribución adicional cerca de A o si es meramente parte de la distribución central con la mayor frecuencia de respuesta. Muy pocos niños (dos solamente) respondieron correctamente hacia la ubicación B.

Finalmente, la Figura 13 muestra las proporciones observadas en la Condición 2 para la segunda respuesta, es decir, las respuestas de aquellos niños (9 en total) que no encontraron el juguete enterrado en cinco segundos y que tuvieron otra oportunidad para buscarlo. En este caso se observa un pico mayor localizado entre A y B y respuestas escasas ubicadas o bien a la izquierda de A o bien a la derecha de B.

4. *Discusión*

El objetivo principal del Experimento 1 consistió en replicar el estudio de Spencer y Schutte (2004) y evaluar si las respuestas de los niños expuestos a la tarea A-no-B se distribuían de forma continua o discreta. En este estudio se confirmó que los niños de 2 ½ años de edad pueden cometer el error A-no-B en una caja con semillas, lo cual es consistente con los hallazgos reportados por Spencer y colaboradores (Spencer y Schutte, 2004; Schutte y cols., 2003; Schutte y Spencer, 2002). Estos resultados sugieren que los cambios que realizamos en la forma de la caja (cuadrada en lugar de rectangular) y en la textura de la superficie en donde se enterró el juguete (con semillas en lugar de arena) no eliminó el error A-no-B, confirmando la naturaleza robusta de este fenómeno.

Por otro lado, el mayor número de errores perseverantes en A se presentó cuando esta ubicación estuvo más cerca de la línea media de la caja (es decir, a 30 cm del borde), lo que aparentemente refleja la tendencia de los niños a dirigirse hacia el centro de la caja y es consistente con lo reportado en la literatura (Spencer y cols., 2001).

En la Condición 1, las respuestas en A y B se distribuyeron de forma espacialmente local, es decir, como partes de picos de distribuciones centradas en los alrededores de A ó B y no como parte de una distribución unimodal. Estos resultados apoyan la hipótesis de la respuesta motora distribuida de forma discreta y contradicen la predicción del modelo de campo dinámico neuronal, según el cual el error A-no-B refleja un máximo de activación ubicado entre A y B (Spencer y Schutte, 2004). De acuerdo con la hipótesis del error continuo de Spencer y Schutte, no se debiera haber presentado ningún pico de respuesta en los alrededores de la ubicación A.

Spencer y cols., reportaron que la tendencia a regresar a la ubicación A varía en función del número de ensayos en A, y que el error es mayor cuando A está cerca del centro de la caja, sugiriendo que esta tendencia refleja un efecto combinado del número de ensayos en A y del uso de categorías espaciales (Spencer y Hund, 2002; Schutte y Spencer, 2002). En niños, el error A-no-B genera un efecto continuo de “jalar” una respuesta motora hacia la ubicación A (Spencer y Schutte, 2004).

Aunque la caja con arena permite obtener mediciones más finas de la respuesta espacial, los estudios que han utilizado esta metodología sólo reportan el tamaño del error promedio del grupo de sujetos que participaron en el estudio (p. ej. Spencer y Schutte, 2004). El problema de reportar el error promedio (m) de grupo es que esta

medición no permite hacer una clara distinción entre una distribución unimodal centrada en m y dos distribuciones diferentes cada una centrada alrededor de las ubicaciones A y B, cuyo valor global debería coincidir con el valor m (el error promedio del grupo).

La distinción entre una distribución unimodal centrada en m y dos distribuciones que correspondan con las ubicaciones A y B, es importante para el modelo de campo dinámico neuronal de la cognición espacial (Schöner y Dineva, 2007) que predice un desplazamiento del pico máximo de activación de B hacia A cuando ocurre el error A-no-B; lo cual corresponde a una distribución unimodal de respuestas centrada entre A y B. De hecho, es precisamente por esta razón que Spencer y Schutte (2004) reportan un error continuo en centímetros (cómo estimación de la ubicación del pico máximo de activación).

En este estudio se modificó la metodología desarrollada por Spencer y cols., asumiendo que si la distribución de las respuestas motoras de los niños es bimodal en vez de ser unimodal, entonces el modelo de campo dinámico neuronal del error A-no-B debe ser revisado aun cuando sus predicciones a nivel del *promedio* de la ejecución parezcan correctas. Los resultados aquí reportados sugieren que una explicación basada en la hipótesis de la respuesta motora distribuida de forma discreta podría explicar adecuadamente y de manera alternativa a la teoría del campo dinámico los resultados de la Condición 1.

Los datos de la Condición 2 muestran un pico central entre A y B, que parece más consistente con una hipótesis de error gradual. En este caso el modelo de campo dinámico neuronal predice que los ensayos en A “alejan” la respuesta del niño de la ubicación B, resultando en una respuesta perseverante en el centro de ambas ubicaciones (Simmering

y cols., 2008). Sin embargo, los datos de la Condición 2 se pueden también explicar en términos de categorización espacial e independientemente de cualquier mecanismo de activación dirigida. Es posible que el pico observado entre A y B refleje solamente la tendencia geométrica de los niños a responder a la mitad del lado izquierdo de la caja, considerado como una sub-categoría espacial de la superficie de trabajo (Huttenlocher, 2008).

Otro aspecto de los datos que contradice la hipótesis de un error gradual concierne las segundas oportunidades de respuesta. En este experimento, los niños tuvieron una segunda oportunidad de buscar el juguete cuando no lo encontraron inicialmente. Los datos de la Condición 1 proporcionaron otra evidencia de no continuidad de la representación mental del espacio y de la activación conductual en la tarea: la mayoría de los niños en esta condición regresaron a la ubicación B después de haber fallado en A. Esto demuestra que la activación debida a los ensayos en A *no* se mezcló de manera continua con la activación debida al ensayo en B, contrariamente a lo que supone el modelo de campo dinámico neuronal, sino que conservó una identidad separada en la memoria. Este hallazgo es más consistente con un modelo representacional discreto (p. ej. Kintsch, 1967) que con un modelo conexionista continuo o aproximadamente continuo.

A primera vista, los datos de la segunda respuesta en la Condición 2 parecen más consistentes con un modelo de error continuo, con un pico centrado entre A y B. Sin embargo, y como en el caso de la primera respuesta, estos datos se pueden explicar en términos de sub-categoría espacial por una tendencia a responder en la mitad del lado izquierdo de la caja. Además, si la segunda respuesta fuera debida a un mecanismo de

atracción unimodal, uno esperaría que el pico de las segundas respuestas mostrara una tendencia a recorrerse hacia la ubicación A, como lo predice el modelo del campo dinámico neuronal (Simmering y cols., 2008). En realidad, en esta condición el pico de las segundas respuestas se dirigió levemente hacia B (Figura 13).

La evidencia neurofisiológica de estudios con humanos y animales sobre la atención visual y la representación espacial podría brindar evidencia adicional respecto a una representación discreta (i.e., bimodal) de las ubicaciones A y B. Al parecer, las estructuras que participan en la codificación espacial de un estímulo, operan con base en mecanismos de facilitación-supresión y la activación de los campos receptivos para una ubicación no se combina con la activación de los campos para la otra ubicación.

Consistente con lo anterior, se ha reportado que los campos receptivos de las neuronas de la corteza visual primaria en gatos operan con base en principios de activación-inhibición (i.e., facilitación-supresión), procesando estímulos bien delimitados espacialmente (Erlhagen, 2003; Jancke, Erlhagen, Dinse, Akhavan, Giese, Steinhage y Schöner, 1999) y que separaciones entre los estímulos de diferentes longitudes pueden ocasionar efectos diferenciales en la actividad de los campos neuronales (Jancke, Erlhagen, Schöner y Dinse, 2004), lo que sugiere un procesamiento discreto de la información visual, consistente con los resultados de este estudio.

En conjunto, los resultados del Experimento 1 contradicen varios aspectos de la hipótesis de un error A-no-B continuo y apoyan parcialmente la hipótesis de la distribución discreta de las respuestas. Sin embargo, la interpretación de los datos se complica debido a dos factores: 1) por un número reducido de sujetos ($N = 20$) y una

distancia relativamente corta entre A y B (22 cm), lo que dificulta la obtención de histogramas con picos separados; y, 2) por una disposición de A y B tal que en una condición A coincide aproximadamente con el centro de la caja. El Experimento 2 se diseñó para eliminar cualquier posible contribución que estos factores hayan tenido en determinar los resultados arriba descritos, su objetivo principal fue permitir una evaluación más detallada del error A-no-B.

EXPERIMENTO 2

1. Planteamiento del problema

Wellman y cols. (1986) mostraron en un metanálisis que en la tarea A-no-B con dos tapaderas, los errores cometidos por los infantes disminuyen si se aumenta la separación entre ambas ubicaciones. Resultados parecidos han sido reportados en la caja con arena. Por ejemplo, Schutte y cols. (2003), basados en la teoría del campo dinámico, plantearon que la memoria espacial es más precisa cuando existe mayor separación entre las dos ubicaciones y que la precisión de la memoria aumenta con la edad de los niños. Schutte y cols. (2003) plantaron también que cuando dos ubicaciones se encuentran relativamente cercanas una de la otra (p. ej. a menos de 20 cm), el campo de activación que se genera por el ensayo B se combina con el campo generado de los ensayos en A y conduce al niño a cometer el error A-no-B. Como resultado, el pico de activación inicialmente centrado en B se dirige gradualmente hacia A, generando un error perseverante de magnitud variable. En algunas circunstancias, una mayor separación entre A y B, o una mayor resolución de la

memoria espacial podría prevenir que se combinen los picos de los campos de activación generados por ambas ubicaciones, pero en este caso el error A-no-B no debería de ocurrir.

El modelo de campo dinámico, dependiendo del valor que tomen sus parámetros, puede explicar una eliminación de las respuestas centradas en A con una mayor separación entre las ubicaciones de A y B. Pero en la medida que el error A-no-B ocurra, el modelo predice que éste estará asociado con una distribución unimodal de errores con un pico ubicado en algún lugar entre A y B (Simmering y cols., 2008). Esta predicción del modelo de campo dinámico neuronal fue evaluada en el Experimento 2 que se diseñó para contrastar esta predicción con las predicciones de un modelo discreto del error A-no-B. Recordemos que el modelo de distribución discreta de la memoria espacial predice que aún cuando exista una disminución en el número total de errores perseverantes (debido a la separación amplia entre las dos ubicaciones) éstos se distribuirán de manera local alrededor de A. El modelo discreto también predice que cuando los niños recuerdan correctamente en dónde el juguete está enterrado, su respuesta de búsqueda se distribuirá en los alrededores de B. Finalmente, si los niños olvidan las ubicaciones A y B, pueden utilizar categorías espaciales (como el contorno de la caja) para dirigir su respuesta motora, respondiendo por ejemplo en la mitad de la caja.

En resumen, un modelo discreto del error A-no-B predice una distribución de errores con dos o posiblemente tres picos de respuestas: un primer pico en A, un segundo pico en B, y el tercer pico en un límite categorial, como el centro de la caja, el cual coincide con la línea media entre A y B, siempre y cuando estos se encuentren ubicados simétricamente de cada lado de la caja. En teoría, estos picos tendrían que ser más

visibles que en el Experimento 1, debido a la separación mayor entre A y B. El Experimento 2 se efectuó para explorar estas posibilidades.

Objetivo general

- Evaluar si la distribución de las respuestas de alcanzar el juguete se vuelve más discreta (bimodal) al ampliar la separación entre la ubicación A y B (50 cm) y al colocar ambas ubicaciones en la caja de forma simétrica respecto al niño.

Objetivo particular

- Replicar el Experimento 1 pero aumentando la separación entre A y B y volviendo simétricas ambas ubicaciones respecto al niño.

Hipótesis general

- Las respuestas motoras de los niños tendrán una distribución trimodal, con un pico localizado alrededor de A, otro alrededor de la ubicación B y un tercer pico entre ambas ubicaciones.

Hipótesis particulares

- La distribución de la primera respuesta tendrá un pico mayor alrededor de la ubicación A que en la ubicación B (mayor número de errores perseverantes).

- La distribución de la segunda respuesta tendrá un pico mayor alrededor de la ubicación B que en la ubicación A (menor número de errores perseverantes).

- El pico de la respuesta central entre A y B registrado en la primera respuesta tenderá a desaparecer en la segunda respuesta.

2. Método

Participantes

Participaron 40 niños (22 niños y 18 niñas) con una media de edad de 30.07 meses (desviación estándar = 2.32). Los niños fueron reclutados de los mismos centros del DIF Jalisco que en el Experimento 1 (CADI 2, 6, 7 y 10). Para la convocatoria y firma de consentimiento de los padres, se siguieron los mismos pasos que en el Experimento 1. Una vez los niños seleccionados, se asignaron aleatoriamente a las dos condiciones del experimento.

Materiales y aparatos

Se utilizó la misma caja con semillas que en el Experimento 1, con excepción de que la separación entre las ubicaciones A y B fue de 50 cm. Como se observa en la Figura 14, las ubicaciones A y B estuvieron a 8 y 58 cm del borde izquierdo de la caja (tomando al niño como punto de referencia). Estas dos ubicaciones fueron contrabalanceadas entre las condiciones experimentales. La caja de pre-entrenamiento fue la misma que en el Experimento 1.

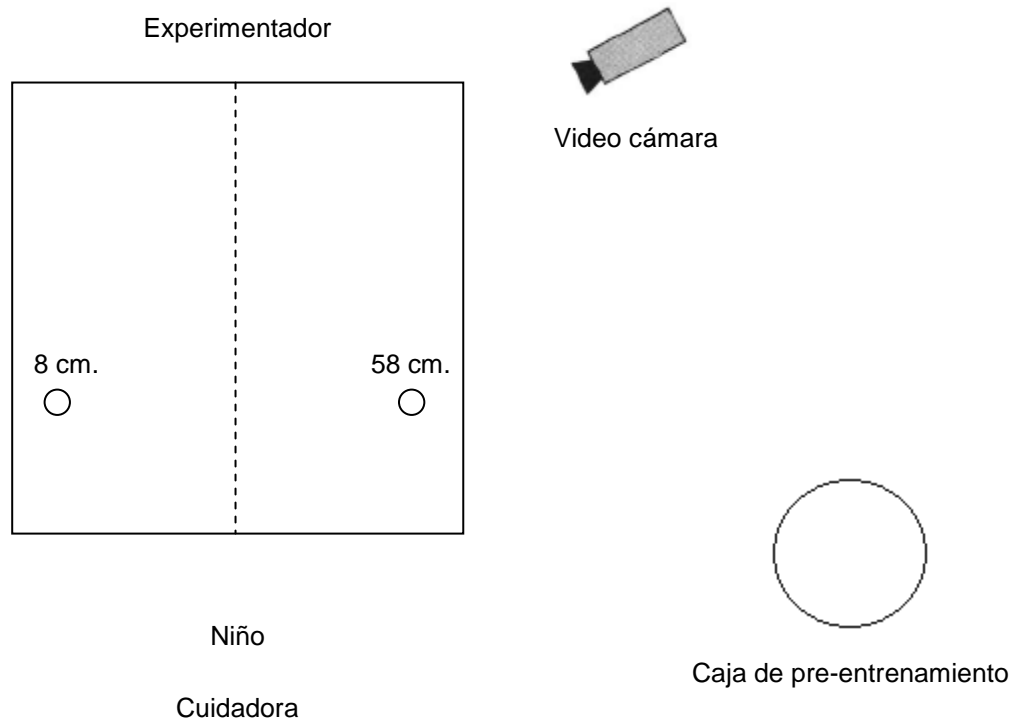


Figura 14. Representación esquemática de la caja de pre-entrenamiento (circular) y de la caja experimental (cuadrada). El niño y la cuidadora se colocaron frente al experimentador. Las ubicaciones A y B estuvieron a 8 y 58 cm del borde izquierdo de la caja con respecto al niño. Mismas convenciones que en la Figura 8.

Procedimiento

El Experimento 2 implementó el mismo procedimiento que el Experimento 1 para la familiarización, el pre-entrenamiento, y los ensayos A-no-B (Figura 9). El diseño experimental (véase Tabla 3) constó de dos condiciones. En la *Condición 1* la ubicación A estaba a 58 cm del borde izquierdo de la caja y la ubicación B a 8 cm de este mismo borde. La *Condición 2* invirtió las ubicaciones A y B, A estuvo a 8 de la pared izquierda y B a 58 cm de la misma pared.

Tabla 3. Diseño experimental del Experimento 2

Condición	Ensayos	Ubicación A	Ubicación B	Demora
1 (n = 20)	6A 1B	58 cm	8 cm	10 segundos
2 (n = 20)	6A 1B	8 cm	58 cm	

Análisis de datos

El registro y el procesamiento de los datos fue el mismo que en el Experimento 1, con una única excepción, de que los histogramas de respuesta que se construyeron con las respuestas de los niños (x) agruparon 22 clases de respuestas de 3 centímetros cada una, cubriendo una distancia de 66 centímetros a partir de la pared izquierda (es decir, la totalidad de la superficie de la caja).

3. Resultados

De manera consistente con lo encontrado en el Experimento 1, el 75% de los niños respondió con la mano derecha y el 25% con la mano izquierda. La Figura 15 muestra la distribución de las primeras respuestas en la Condición 1, cuando las ubicaciones A y B estuvieron a 58 cm y 8 cm del borde izquierdo de la caja, respectivamente. La proporción

de respuestas indica el número de niños cuya respuesta se dirigió hacia un punto x a lo largo de la superficie de la caja, dividido por el número total de niños por condición. Las respuestas de los niños se distribuyeron a lo largo de casi toda la superficie de la caja, entre 2 cm y 57 cm. El histograma presenta dos picos principales de respuesta, uno cerca de A y otro cerca de B. Aproximadamente la mitad de los niños respondieron a la derecha del centro de la caja y en dirección de A, cometiendo el error A-no-B. Los otros niños distribuyeron sus respuestas en dirección de B y hacia el lado opuesto del centro de la caja.

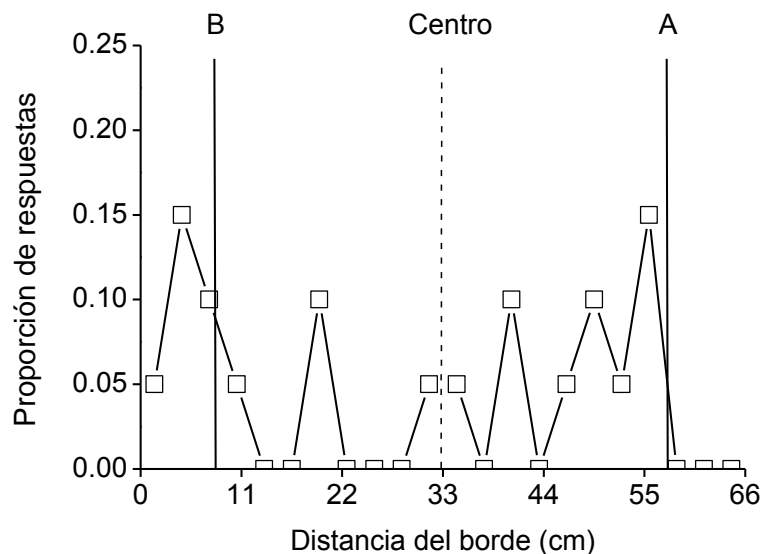


Figura 15. Distribución de la primera respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 1. Los cuadrados indican las proporciones observadas de respuesta en 22 clases de 3 centímetros de ancho. Las líneas verticales sólidas señalan las ubicaciones de A y B en esta condición (58 cm y 8 cm, respectivamente). La línea vertical punteada indica el centro de la caja.

La Figura 16 muestra las proporciones observadas en la Condición 1 para la segunda respuesta, es decir, las respuestas de aquellos niños (16 en total) que no encontraron el juguete enterrado en cinco segundos y que tuvieron otra oportunidad para buscarlo. Se observan dos picos principales de respuesta, uno cerca de B y otro entre A y el centro de la caja. En términos de proporción, el pico de respuesta localizado en B es mayor que el pico observado en esta ubicación para la primera respuesta (Figura 15).

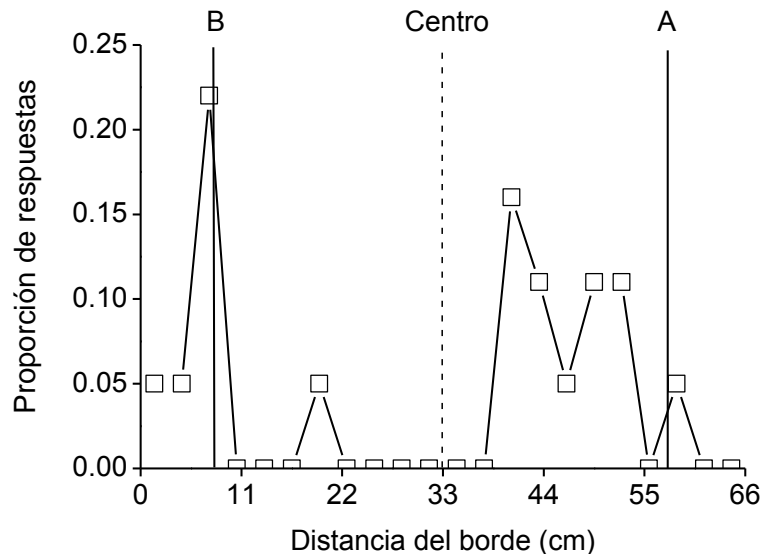


Figura 16. Distribución de la segunda respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 1. Mismas convenciones que en la figura anterior.

La Figura 17 muestra la distribución de las primeras respuestas en la Condición 2, cuando las ubicaciones A y B estuvieron a 8 cm y 58 cm del borde izquierdo de la caja, respectivamente. Las respuestas de los niños se distribuyeron a lo largo de la caja entre 8 y 64 cm. El histograma presenta tres picos principales de respuesta, uno cerca de A, uno

cerca de B, y otro cerca del centro de la caja pero desplazado ligeramente en dirección de A. El pico cerca de B es el de mayor altura, indicando que relativamente pocos niños exploraron los alrededores de A en esta condición.

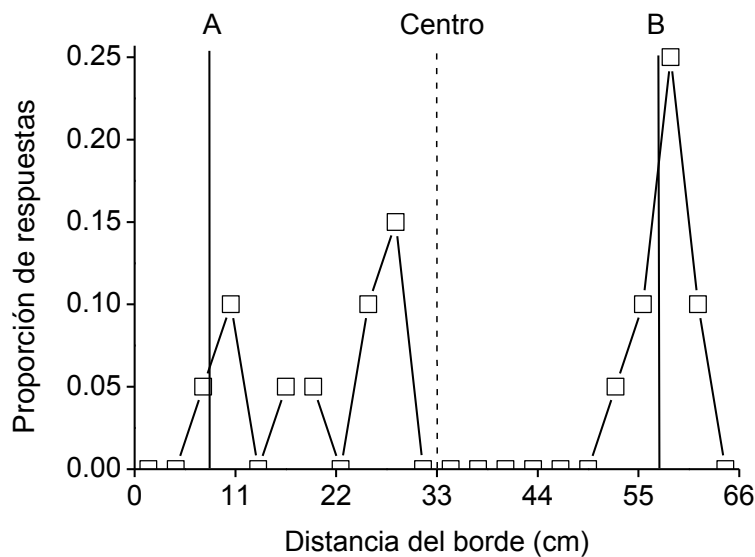


Figura 17. Distribución de la primera respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 2. Los cuadrados indican las proporciones observadas de respuesta en 22 clases de 3 centímetros de ancho. Las líneas verticales sólidas señalan las ubicaciones de A y B en esta condición (8 cm y 58 cm, respectivamente). La línea vertical punteada indica el centro de la caja.

La Figura 18 muestra las proporciones observadas en la Condición 2 para la segunda respuesta, es decir, las respuestas de aquellos niños (14 en total) que no encontraron el juguete enterrado en cinco segundos y que tuvieron otra oportunidad para buscarlo. El pico de altura mediana entre A y el centro de la caja, visible en la figura anterior, desapareció; la Figura 18 muestra solamente dos picos principales de respuesta, uno cerca de B y otro cerca de A, desplazado en dirección del borde izquierdo de la caja.

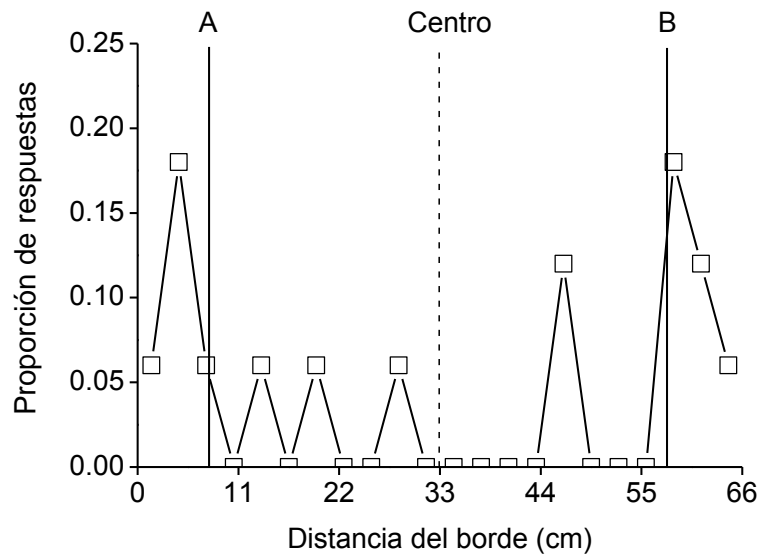


Figura 18. Distribución de la segunda respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en la Condición 2. Mismas convenciones que en la figura anterior.

En su conjunto, los resultados apoyan la hipótesis de una distribución bimodal o trimodal de respuestas y por lo tanto un modelo representacional discreto. Un análisis más detallado del error A-no-B se realizó tomando en cuenta las primeras respuestas de los niños (40 en total) en ambas condiciones experimentales. Para este propósito, cada dato x (en centímetros) medido en la Condición 1 fue convertido en $66 - x$, lo que equivale a invertir el eje horizontal de la Figura 15 para que coincida con el de la Figura 17. Los datos transformados de la Condición 1 y los datos brutos de la Condición 2 fueron agrupados en 22 clases de 3 centímetros de ancho. La distribución resultante de respuestas ($N = 40$) está indicada en la Figura 19 por cuadros conectados por una línea

continua. Tres picos principales de respuesta son visibles, uno cerca de A, uno cerca de B, y otro entre A y el centro de la caja.

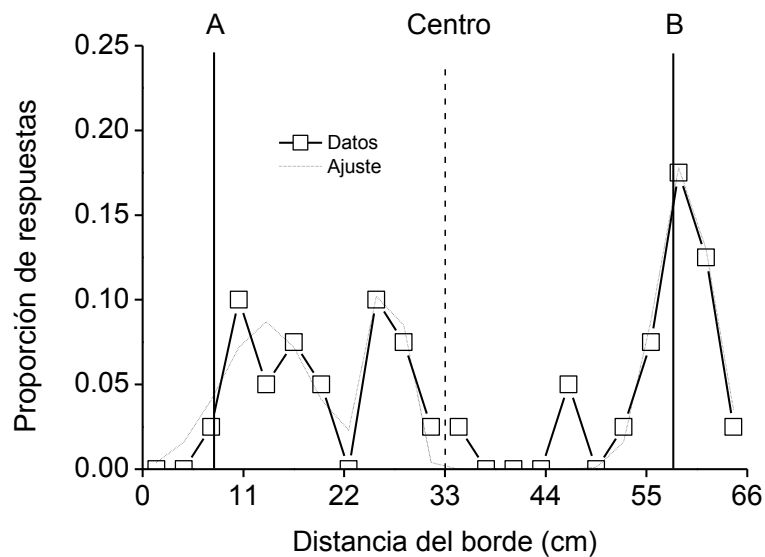


Figura 19. Distribución de la primera respuesta de los niños durante la prueba A-no-B en ambas condiciones. Los datos de la Condición 1 fueron invertidos antes de juntarlos con los de la Condición 2. Los cuadrados indican las proporciones calculadas de respuesta en 22 clases de 3 centímetros de ancho. La curva punteada indica el mejor ajuste de un modelo probabilístico de respuesta con tres densidades gaussianas (véase el texto para más detalles). Las líneas verticales señalan las ubicaciones de A y B y el centro de la caja.

La distribución de respuestas de la Figura 19 puede ser vista como la mezcla de tres densidades gaussianas f_A , f_B y f_C asociadas respectivamente con la ubicación A, con la ubicación B, y con el centro de la caja (C). Cada densidad gaussiana f_i (con $i = A, B$ o C) se caracteriza por su media μ_i y su desviación típica σ_i :

$$f_i(x) := (1/\sigma_i) (2 \pi)^{-1/2} \exp[(-1/2) ((x - \mu_i)/\sigma_i)^2] \quad (1)$$

y las respuestas x provienen de una mezcla probabilística:

$$p_A f_A(x) + p_B f_B(x) + p_C f_C(x) \quad (2)$$

con $p_A + p_B + p_C = 1$. Se supone que los sujetos responden al centro de la caja con una probabilidad c y a las ubicaciones A y B con una probabilidad $1 - c$. En este último caso, los sujetos eligen A ó B con las probabilidades condicionales a y $1 - a$, respectivamente. Por lo tanto, $p_A = (1 - c)a$, $p_B = (1 - c)(1 - a)$ y $p_C = c$.

Cada punto en la Figura 19 representa la proporción observada de respuestas x entre el borde inferior k y el borde superior $k + 3$ de una clase de 3 centímetros de ancho. Para cada clase $[k, k + 3]$, el modelo probabilístico predice la proporción de respuesta siguiente:

$$P(k \leq x \leq k + 3) = (1 - c)aS(f_A) + (1 - c)(1 - a)S(f_B) + cS(f_C), \quad (3)$$

en donde el operador $S(\cdot)$ representa la integral entre k y $k + 3$ de la densidad gaussiana correspondiente. Este modelo fue aplicado a los datos de la Figura 19, empleando el algoritmo no-lineal de ajuste del programa Origin 6.0 y representando cada integral $S(\cdot)$ por la diferencia entre dos distribuciones gaussianas acumuladas de $-\infty$ a k y de $-\infty$ a $k + 3$.

El mejor ajuste aparece en la Figura 19 cómo una curva punteada de tres picos. El modelo probabilístico da cuenta de 85% de la varianza total en los datos. El parámetro c de mejor ajuste valió 0.19, lo que significa que aproximadamente 20% de los niños respondieron en función del centro de la caja (C). Los niños que respondieron en términos de A ó B, por su parte, eligieron A un poco menos frecuentemente que B, con un parámetro a de mejor ajuste igual a 0.44. Las medias gaussianas óptimas fueron $\mu_A = 13.49$, $\mu_B = 59.08$ y $\mu_C = 26.84$. Cómo se puede apreciar en la Figura 19, el pico correspondiente a μ_B (= 59.08 cm) no difirió notablemente de la ubicación física de B (= 58 cm). Sin embargo, el pico en μ_A (= 13.49 cm) quedó a la derecha de A (= 8 cm) y el pico en μ_C (= 26.84 cm) quedó a la izquierda del centro de la caja (= 33 cm). Las desviaciones típicas de mejor ajuste fueron $\sigma_A = 4.84$, $\sigma_B = 2.85$ y $\sigma_C = 1.55$. Cabe destacar que $\sigma_A > \sigma_B$; es decir, el pico observado en los alrededores de A mostró una mayor dispersión que el pico centrado en B.

Con el modelo ajustado, las respuestas de los niños se pueden clasificar en función de su origen más probable: A, B o C. Según el teorema de Bayes, la probabilidad posterior de que una respuesta x venga de la densidad f_i ($i = A, B$ o C) es proporcional a $p_i f_i(x)$. Por lo tanto, se examinaron los términos $p_A f_A(x)$, $p_B f_B(x)$, y $p_C f_C(x)$ para cada respuesta x , y se asignó esta respuesta a la densidad gaussiana de mayor probabilidad posterior.

Este análisis permitió clasificar a 13 respuestas como basadas en A, a 19 respuestas como basadas en B, y a 8 respuestas como basadas en C. El promedio de las respuestas basadas en A fue de 14.92 cm y difirió significativamente de los 8 cm de la ubicación A ($t = 3.79$, $df = 12$, $p = .0025$, prueba bilateral). El promedio de las respuestas basadas en C fue

de 27.06 cm y difirió significativamente de los 33 cm del centro de la caja ($t = 6.63$, $df = 7$, $p = .0003$, prueba bilateral). No se encontró ninguna diferencia significativa entre el promedio de las respuestas basadas en B (57.36 cm) y los 58 cm de la ubicación B. Estos hallazgos confirman lo aparente en la Figura 19: el pico de la zona B está centrado en B, mientras que los picos de las zonas A y C desviaron de sus ubicaciones objetivas para acercarse uno al otro.

4. Discusión

El objetivo principal del Experimento 2 fue de evaluar las predicciones de un modelo continuo del error A-no-B, el modelo de campo dinámico neuronal, con un número mayor de sujetos ($N = 40$) y una separación entre ubicaciones A y B más amplia (50 cm) que en el Experimento 1. En teoría, ampliar la separación entre A y B de 22 a 50 cm debería permitir una evaluación más precisa de las predicciones del modelo y en particular contrastarlas con la hipótesis de un error espacial discreto.

El Experimento 2 cumplió con su objetivo y evaluó exitosamente las predicciones de un modelo continuo de error. Cuando A y B estuvieron dispuestos simétricamente a 8 y 58 cm del borde izquierdo de la caja, la ejecución de los niños fue consistente con la hipótesis de la distribución discreta de la respuesta. En general se observaron tres picos, el pico mayor en la ubicación B, un pico menor cerca de la ubicación A, y un pico intermedio cerca del centro de la caja (C).

Los niños que cometieron el error perseverante se dirigieron hacia A de manera local; sus respuestas formaron parte de una densidad gaussiana con una media cerca de la

ubicación A. Aquellos niños que recordaron correctamente la ubicación del juguete escondido se dirigieron hacia B de manera local también, formando un pico de respuestas centrado en B. Las respuestas de los otros niños formaron parte de una distribución gaussiana mostrando un valor promedio cerca del centro de la caja. La naturaleza multimodal de las distribuciones de respuesta observadas contradice la idea de una generación continua del error A-no-B a partir de una señal neuronal común a ambas ubicaciones.

Ajustar un modelo multimodal del error A-no-B a la distribución observada para la primera respuesta (Figura 19) puso en evidencia otras características de los procesos cognitivos que subyacen la respuesta motora. El pico gaussiano generado por la última ubicación en donde el juguete fue escondido (B) quedó centrado en B y presentó una desviación típica σ_B inferior a la de la densidad observada en los alrededores de A. Por su parte, la densidad f_A generada por la ubicación A presentó una mayor desviación típica ($\sigma_A > \sigma_B$) y su pico se desplazó en dirección del centro C de la caja. De manera semejante, el pico de la densidad generada por el centro de la caja (C) se desplazó en dirección de la ubicación A.

Estos aspectos de los datos apuntan a un mecanismo de promediación o superposición continua entre las representaciones neuronales de A y del centro de la superficie de trabajo. Sin embargo, este mecanismo *no* es el que genera el error A-no-B como lo señala el modelo del campo dinámico neuronal (Simmering y cols., 2008). Dicho modelo atribuye el error A-no-B (siempre y cuando se presenta) a un desplazamiento de la

activación debida a B en dirección de A. Por el contrario, en el Experimento 2 el pico generado por B quedó centrado en esta misma ubicación (B).

Estos aspectos de los datos más bien son consistentes con el modelo de ajuste categorial de Huttenlocher y cols. (1991). El juguete siendo enterrado en A antes de ser enterrado en B, deja en la memoria del niño la huella de la ubicación A que permanece más tiempo en la memoria del niño que la huella dejada por la ubicación B. El hecho de que la desviación típica σ_A sea mayor que la observada en los alrededores de B ($\sigma_A > \sigma_B$) apoya esta hipótesis e indica una pérdida relativa de precisión respecto a la ubicación A. En estas condiciones de pérdida de información, el modelo de ajuste categorial (Huttenlocher y cols., 1991) predice una promediación entre el valor almacenado acerca de A y el valor categorial que coincide con el centro de la caja. Esto fue precisamente lo que se observó en el Experimento 2, con dos picos μ_A y μ_C desviados de las ubicaciones físicas correspondientes A y C para acercarse uno del otro.

Los estudios neurofisiológicos sobre la atención espacial apoyan la idea de la distribución discreta ante una mayor separación entre las ubicaciones A y B. Los campos receptivos de las neuronas de las áreas visuales son sensibles a separaciones reducidas entre estímulos (Kastner y cols., 2001), lo que sugiere que los campos pueden codificar ubicaciones espaciales con bastante precisión (Jancke y cols., 2004; Erlhagen, 2003; Jancke y cols., 1999). Esto es incompatible con la idea que las distribuciones de activación se combinan cuando las ubicaciones A y B se encuentran cercana una de la otra y cuya superposición desaparece al aumentar la separación entre esas ubicaciones (Simmering y cols., 2008).

La neurofisiología de los campos receptivos sugiere más bien que se facilita la activación de la ubicación del objeto al esconderse en A y que esta activación no se combina con aquella generada por la ubicación B debido a los mecanismos de supresión. En el caso de que las ubicaciones estén cerca una de la otra, entonces, los niños cometerán más errores, no por la aparente superposición de las distribuciones de activación, sino por una posible falta de precisión motora al tratar de encontrar el juguete enterrado.

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados de este estudio muestran dos hallazgos importantes:

A) Tal y como ocurriese en el estudio de Spencer y Schutte (2004), aquí se usó un procedimiento puramente observacional para inducir el error A-no-B. Durante los ensayos de observación (seis en A y uno en B), el niño, sujetado amablemente por la cuidadora, no podía ni siquiera extender la mano para agarrar el juguete escondido. Los datos mostraron que a pesar de esta restricción en sus movimientos, los niños pudieron cometer el error A-no-B. Este hallazgo confirma la hipótesis de Spencer y Schutte (2004), según la cual durante el entrenamiento la emisión de una respuesta motora abierta hacia A no es necesaria para que se produzca el error (por lo menos en una situación con arena en lugar de tapaderas). Aparentemente, un entrenamiento visual es suficiente para que éste ocurra.

Sin embargo, una amplia evidencia conductual señala que los procesos cognitivos están íntimamente acoplados con la ejecución motora en la tarea A-no-B y que este

acoplamiento puede tener un papel funcional en generar el error perseverante (Smith y Thelen, 2003; Thelen y cols., 2001; Thelen y Smith, 1994). Generalmente, la evidencia en neuropsicología y ciencias cognitivas apunta a una relación estrecha entre los procesos cognitivos y motores en primates (cognición corporal o *embodied cognition*: Wilson, 2001). Por lo tanto, no se puede descartar la hipótesis de que un entrenamiento A-no-B visual ponga en marcha mecanismos motores aún en la ausencia de respuestas conductuales abiertas. Desde esta perspectiva, la hipótesis de la inhibición de la respuesta prepotente propuesta por Diamond (1990d) se podría aplicar a los presentes experimentos a pesar del tipo de entrenamiento empleado.

De hecho, algunos de los hallazgos aquí reportados son consistentes con la propuesta de Diamond (1990d). En el Experimento 1, por ejemplo, cuando A estuvo más cerca de la línea media, algunos niños respondieron de forma perseverante (hacia A) en su primera oportunidad de elección, pero correctamente (es decir, hacia B) en la segunda. Posiblemente, estos niños “sabían” en qué lugar el juguete estaba escondido (B), pero no pudieron inhibir su tendencia motora prepotente hacia A. Diversos estudios han reportado un efecto similar y mostrado que los niños pueden responder de forma perseverante aún cuando estén viendo la ubicación correcta ó cuando el juguete en B esté a la vista del niño (Diamond, 1990d; Baillargeon y Graber, 1988).

Sin embargo, una limitación del modelo de Diamond es que no da cuenta de manera detallada de los procesos de actualización de memoria que tuvieron que ocurrir (en el presente estudio por lo menos) entre la primera y la segunda respuesta del niño. Los modelos computacionales actuales del error A-no-B (Marcovitch y Zelazo, 2006;

Munakata, 1998; Simmering y cols., 2008) tienen la misma deficiencia. Los esfuerzos ulteriores de modelización de la tarea A-no-B podrían aprovechar el uso de la caja con arena y oportunidades múltiples de elección para teorizar de manera más precisa acerca de los procesos de actualización cognitiva en tiempo real.

B) Por otra parte, los resultados de los Experimentos 1 y 2 en conjunto, muestran que la respuesta de niños de 2 años en la tarea A-no-B en caja con semillas tiene una repartición espacial principalmente discreta. Las respuestas de los niños se distribuyeron de forma local en los alrededores de las ubicaciones A y B, o alrededor de una frontera categorial como el centro de la superficie de trabajo. Los resultados del presente estudio sugieren que los niños de 2 años utilizan categorías espaciales para orientar su respuesta, esto se vio reflejado por la tendencia de los niños a responder hacia el centro del hemiplano izquierdo de la caja (Figura 12) o hacia el centro de la caja entera (Figura 19).

La naturaleza multimodal de los presentes datos sugiere que el desplazamiento promedio reportado por Spencer y Schutte (2004) refleja una mezcla probabilística entre una proporción de niños respondiendo cerca de A y una proporción complementaria de niños respondiendo cerca de B o de una frontera categorial. Sin embargo, queda la posibilidad de que algunos parámetros no controlados o diferencias menores del procedimiento expliquen las diferencias entre el estudio de Spencer y Schutte y este estudio, aunque esta hipótesis parece poco plausible.

El Experimento 1, por ejemplo, representa una replicación sistemática del estudio original de Spencer y Schutte (con distancias parecidas entre A y B) y proporciona evidencia de mecanismos discretos con una distribución bimodal de respuesta. El hecho

de que Spencer y Schutte reporten sólo un error promedio y no datos distribucionales, no permitió comprobar directamente las hipótesis del Experimento 1. En estas hipótesis se predijo que la distribución bimodal de la primera respuesta tendría un pico mayor alrededor de la ubicación A que en la ubicación B, es decir, que se observaría un mayor número de errores perseverantes; y que la distribución bimodal de la segunda respuesta tendría un pico mayor alrededor de B que alrededor de A, es decir, habría un menor número de errores perseverantes.

Un mecanismo discreto de producción del error A-no-B tiene implicaciones metodológicas. En los estudios mencionados por Simmering y cols. (2008) que apoyan las predicciones del modelo de campo dinámico neuronal, la significación estadística de las diferencias entre condiciones fue evaluada con estadísticas paramétricas (por ejemplo, pruebas *t* de Student). Sin embargo, el uso de tales pruebas presupone distribuciones de respuesta aproximadamente gaussianas, o por lo menos unimodales. Los datos individuales que siguen distribuciones multimodales violan los presupuestos estadísticos de tales pruebas y sugieren más cautela en su uso.

En la tarea tradicional A-no-B con dos tapaderas, la naturaleza discreta de la respuesta parece obvia. Esta tarea proporciona estímulos contextuales que le permiten al niño orientar su respuesta hacia una tapadera u otra, y por lo tanto cometer o no el error perseverante (es decir, dirigirse hacia A ó B).

Diamond y cols. (1994), en un estudio con tapaderas múltiples, fueron los primeros en sugerir que los niños podían responder de manera continua a las tapaderas ubicadas entre A y B, aparentemente como resultado de la atracción que los ensayos en A ejercían

sobre la ejecución. Spencer y cols. (2001) siguieron en esta línea al desarrollar una versión de la tarea A-no-B empleando una caja con arena.

Los resultados de este estudio contradicen la hipótesis del error A-no-B continuo, y sugieren que la metodología desarrollada por Spencer y cols. (2001) permite una evaluación fina de la conducta espacial y de los mecanismos cognitivos subyacentes, siempre y cuando se presentan los datos distribucionales, además de que se reporte el error promedio.

Otra contribución de la presente investigación al estudio científico del error A-no-B fue que permitió medir y evaluar la segunda respuesta de los niños, es decir, una respuesta emitida después de un primer fallo en encontrar el juguete. La literatura reporta pocos estudios con tapaderas en donde se les dio a los infantes una segunda oportunidad—y esto, solamente después de que el juguete haya sido escondido nuevamente en la ubicación B (Wellman y cols., 1986). Este procedimiento, al contrario del utilizado en la presente investigación, representa una replicación del efecto A-no-B inicial más que un intento para evaluar la segunda respuesta después de un cambio en tiempo real en el contenido de las representaciones del sujeto (*“online cognición”*).

Sólo en un estudio que utilizó arena (Marcovitch y Zelazo, 2006) se permitió que los niños buscaran libremente el juguete después de su primera respuesta. Sin embargo, en este caso no se registró la ubicación de dicha respuesta, sino el tiempo total que los niños pasaron buscando el juguete. En el presente estudio, el análisis de la segunda respuesta proporcionó más evidencia a favor de distribuciones multimodales y por lo tanto de un mecanismo discreto del error A-no-B.

Ambos hallazgos hacen necesaria una explicación, en términos de funcionamiento cognitivo y cerebral de los procesos implicados en la ejecución de la tarea A-no-B en infantes. En un intento por comprender cómo funcionaría un modelo teórico adecuado para este fin, se describe a continuación cuál podría ser su correlato empírico que sirva de posible explicación a los resultados de este estudio.

1. La representación del ambiente

El uso de una caja con arena o semillas plantea una cuestión teórica ausente de la tarea A-no-B tradicional con tapaderas. La superficie de la caja con semillas es homogénea, continua, y sin estímulos discriminativos que indiquen de manera precisa la localización del juguete escondido. Entonces ¿cuáles son los estímulos que los niños utilizan para orientar sus repuestas? ¿Proviene estos estímulos del contorno de la caja, de claves discretas fuera de la caja, o de la propia orientación corporal del niño (estímulos propioceptivos)?

Los estudios sobre la orientación motora en niños sugieren que ellos utilizan estímulos alocéntricos (i.e., centrados en el contexto y no en el cuerpo del niño) para identificar la ubicación de un objeto en el espacio (Newcombe y Huttenlocher, 2000) y que esta capacidad se presenta a una edad temprana (Hermer y Spelke, 1994). Huttenlocher (2008), por ejemplo, argumenta que los niños de 2 años localizan los objetos en una caja rectangular con arena basándose en los estímulos geométricos del ambiente y no en estímulos que provienen de la orientación de su propio cuerpo. Además, resultados de

Huttenlocher y cols. (1994) indican que la capacidad de los niños para codificar la ubicación de un objeto en el espacio no depende de una sola fuente, sino de la integración de diferentes fuentes y tipos de información que les permitan localizar el objeto con mayor precisión.

Según la propuesta de Huttenlocher (2008), si un juguete es escondido debajo de superficies con contornos delimitados (cómo tapaderas) que las hacen distintas de otras superficies, los niños codificarán una información de grano fino. Si la superficie en donde se esconde el juguete no tiene señales específicas (cómo fue el caso de la caja con semillas), entonces los niños utilizarán la información disponible que provenga del contorno de la caja o de varias claves contextuales. Los presentes hallazgos sugieren una codificación métrica suficiente precisa para ubicar un objeto en dos ubicaciones distintas separadas de 22 (Experimento 1) o 50 cm (Experimento 2). Además, los resultados del Experimento 2 muestran una integración entre la información local y la frontera de categoría espacial (el centro de la caja) en el caso de la ubicación A. Los desplazamientos de pico observados entre A y el centro de la caja fueron consistentes con las predicciones del modelo de ajuste categorial de Huttenlocher y cols. (1991).

Queda abierta la posibilidad de que los niños no solamente hayan utilizado la información métrica del contorno de la caja, sino también claves contextuales fuera de la caja para orientarse. Estas posibles claves son la posición del experimentador, el brazo de madera sosteniendo la cámara digital, y el acomodo de los objetos en el aula en donde el experimento se llevaba a cabo. De manera general, el ambiente contiene diferentes contornos y texturas que permiten a los sujetos diferenciar un objeto de otro, una

superficie de otra, o una persona de otra. Estos contornos y texturas se encuentran anidados dentro de otros formando un arreglo ambiental (Gibson, 1958, 1979). Se dice que el desarrollo motor y cognitivo consiste en adquirir las destrezas suficientes para seleccionar y ajustar varias repuestas motoras en función de los arreglos ambientales (Adolph y Eppler, 1998; Gibson, 1988). En el caso del gateo en infantes, por ejemplo, el acoplamiento entre los movimientos del cuerpo y los parámetros del ambiente (pendientes de diferentes inclinaciones) se vuelve más fino conforme aumenta la experiencia exploratoria del niño (Adolph, Eppler y Gibson, 1993; Gibson, 1988). En el caso de una tarea de memoria espacial como la tarea A-no-B, los arreglos coordinados con la respuesta motora pueden incluir superficies del ambiente o partes de estas superficies, como el hemiplano izquierdo o derecho de la caja de arena.

Por supuesto, un planteamiento del desarrollo en términos de coordinaciones motoras (Gibson, 1988), no es exclusivamente el propuesto por Huttenlocher (2008). Al contrario, la regla de integración del modelo de Huttenlocher y cols. (2000) podría servir de base para combinar coordinaciones motoras de diferentes grados de ajuste a los arreglos ambientales.

2. El control inhibitorio dependiente de las señales discriminativas

Los hallazgos de este estudio mostraron que el número de niños que cometieron el error perseverante fue menor que aquellos niños quienes encontraron el juguete correctamente (Figura 19). Con base en un enfoque neurofisiológico, estos datos podrían

sugerir que los 2 años de edad pudiera ser un periodo crítico en el desarrollo de la memoria de trabajo espacial. A esta edad, la densidad sináptica (i.e., unidad de medida de la plasticidad cerebral –la posibilidad de fortalecer las conexiones sinápticas) de la corteza prefrontal todavía no alcanza su pico máximo, sino que ocurrirá hasta alrededor de los 3.2 años de edad, para luego disminuir y estabilizarse en la adolescencia (Huttenlocher y Dabholkar, 1997; en Thomas y Johnson, 2008). Por lo tanto, después de los 3 años, los niños no deberían cometer el error perseverante, idea que es consistente con la evidencia recolectada en las pruebas piloto de esta investigación con niños de 3 y 3½ años en la caja con semillas, quienes no cometieron el error perseverante aún luego de demoras de hasta un minuto (datos no reportados).

Esta idea es consistente con la hipótesis de memoria + inhibición de Diamond y cols. (1994), quienes enfatizan la importancia de la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral (i.e., un aumento en las proyecciones dopaminérgicas) en el recuerdo de la ubicación B y la inhibición de la respuesta prepotente hacia A. Los resultados de esta investigación sugieren que la corteza prefrontal dorsolateral a los 2 años presenta un grado de maduración tal que les permite a los niños recordar una ubicación e inhibir la respuesta prepotente hacia la ubicación previa, siempre y cuando existan señales discriminativas en el ambiente. Cuando estas señales se eliminan (p. ej. en la caja con semillas), entonces la corteza prefrontal dorsolateral funcionará de manera inestable: en algunos casos facilitará la inhibición de la respuesta (niños que van hacia B) pero no en otros casos (niños que regresan hacia A), dependiendo del nivel de maduración propio de cada niño.

La idea de que a los 2 años de edad la corteza prefrontal dorsolateral modula la memoria de trabajo espacial *dependiente de las señales discriminativas*, no se había planteado previamente en la literatura. Sin embargo, esta idea es consistente con la aproximación dinámica del desarrollo cognitivo durante la infancia (Smith y Thelen, 2003; Thelen y Smith, 1994), la cual sugiere que aunque la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral esta relacionada con una mejora en la ejecución en tareas de memoria de trabajo, la maduración de esta región depende de la interacción dinámica y no-lineal entre el organismo y las propiedades del ambiente (Thelen y cols. 2001; Thelen y Smith, 1994). Futuros estudios podrían evaluar la hipótesis de la maduración de la corteza prefrontal dorsolateral dependiente de las señales discriminativas del ambiente.

Por otro lado, las respuestas perseverantes hacia A también podrían ocurrir por una pobre comunicación entre la corteza prefrontal y el estriado, dado que se ha reportado ampliamente la relación entre la maduración del circuito fronto-estriado y el aumento en el control inhibitorio de las repuestas motoras (Konrad y cols., 2006; Booth y cols., 2005; Durston y cols., 2002) y de los movimientos anti-sacádicos (Hanisch y cols., 2006). Los datos de este estudio sugieren que a través de conexiones de retroalimentación cortico-corticales, ambas regiones posibilitan que los niños de 2 años cambien flexiblemente (*en línea*) su atención, es decir, inhiban la atención visual hacia una ubicación (A) y la dirijan hacia la otra (B). Similar a lo descrito líneas arriba, el cambio flexible de la atención a esta edad, podría ser dependiente de las señales discriminativas presentes. El sistema de atención espacial se volverá inestable en ausencia de estas señales y los datos de la segunda respuesta en la caja con semillas son consistentes con

esta idea (p. ej. Figura 16): algunos niños (no todos) cambiaron su atención luego de la primera respuesta perseverante hacia la ubicación A y dirigieron su segunda respuesta hacia la ubicación B. Las diferencias individuales sobre el cambio flexible de la atención indicarían niveles diferentes de maduración del circuito fronto-estriado entre los niños.

El estriado también podría tener un papel importante en la presentación del error A-no-B, ya que este contribuye activamente en la formación de los hábitos motores (Jog y cols., 1999; Graybiel, 1995). Si la respuesta prepotente implica un hábito (memoria implícita) de responder hacia la ubicación A (Munakata, 1998), entonces, es conveniente describir los mecanismos por medio de los cuales el estriado contribuye para que la ubicación A se almacene en la memoria implícita. Desafortunadamente, el modelo de Munakata no describe estos mecanismos. Los estudios realizados por Graybiel y colaboradores (Jog y cols., 1999; Eblen y Graybiel, 1995; Graybiel, 1995) sobre la función del estriado en la formación de hábitos pueden dar una pista de cómo el estriado regula las respuestas en la tarea A-no-B. Por ejemplo, en un estudio Fujii y Graybiel (2005) reportaron que, en la ejecución de un movimiento sacádico altamente automatizado en monos, la región prefrontal mostraba picos de activación milisegundos previos a los registrados en el estriado, lo que sugería un papel regulador del estriado sobre la corteza prefrontal y que la co-activación de ambas regiones variaba en función del tiempo.

Posiblemente, la superficie homogénea de las semillas genera inestabilidad en el control inhibitorio del sistema motor, haciendo que algunos niños localicen correctamente B, que otros niños perseveren en A y que otros más, en su segunda oportunidad de respuesta dejen de ir hacia A para dirigirse hacia B. Esto podría sugerir que a los 2 años de

edad, el circuito fronto-estriado todavía es inmaduro y por lo tanto, no se ha desarrollado completamente el acoplamiento entre la corteza prefrontal y el estriado. Es decir, que a esta edad todavía no existe una sintonización de la co-activación temporal entre ambas regiones, volviendo al sistema motor más susceptible a interferencias, principalmente en contextos como la caja con semillas, que carecen de señales discriminativas.

En la situación A-no-B, aún cuando los niños “saben” que el juguete está escondido en B, la poca sintonización entre ambas regiones del circuito haría que el control inhibitorio se pierda momentáneamente (se dirige erróneamente hacia A) pero luego de un tiempo (y solo en algunos casos) la sintonización del circuito podría re-establecerse (los niños corrigen y se dirigen hacia B en la segunda respuesta). En otras palabras, el recuerdo de la ubicación B podría depender no solo de los mecanismos de atención visual y de memoria de trabajo espacial, sino también de la maduración en la sintonización temporal (co-activación) del circuito fronto-estriado. Futuras investigaciones podrían evaluar la hipótesis de la falta de sintonización del circuito fronto-estriado durante la niñez, en tareas de memoria de trabajo espacial (p. ej. la tarea A-no-B) o de inhibición conductual (p. ej. la tarea Go-no-Go).

3. La representación espacial a edad temprana

No hay estudios con imagen de resonancia magnética funcional durante la infancia sobre la actividad del circuito fronto-parietal, posiblemente por la dificultad que representan los procedimientos de esta técnica para mantener inmóviles a los infantes

(Nelson y cols., 2000). Los estudios con niños escolares, adolescentes y adultos indican, sin embargo, que el circuito fronto-parietal madura gradualmente a lo largo de la niñez y no alcanza la maduración sino hasta el final de la niñez (alrededor de los 11 años), posiblemente por la maduración tardía del lóbulo parietal (Olesen y cols., 2004; Westerberg y cols., 2004; Klingberg y cols., 2002).

La distribución trimodal de la respuesta reportada en este estudio sugiere que, aún cuando la corteza parietal madura hasta la última parte de la niñez, a los 2 años de edad la red fronto-parietal ya muestra un nivel de maduración que les permite a los niños codificar ambas ubicaciones de forma discreta. Posiblemente, la codificación discreta ocurre por la comunicación que la corteza parietal establece con las regiones de procesamiento medio de la información, como las áreas visuales V2, V4, y el área de integración visual TEO (la corteza parietal modula estas regiones a través de una comunicación arriba-abajo; véase Figura 7). Los campos receptivos de las neuronas V2, V4 y TEO posiblemente funcionan desde etapas tempranas del desarrollo con base en los mecanismos de tipo facilitación-supresión (p. ej. el modelo *empujar-jalar*; véase Figura 6), lo cual es consistente con dos aspectos: 1) la corteza visual alcanza su pico máximo de densidad sináptica alrededor de 1 año y 2 meses de edad (Huttenlocher y Dabholkar, 1997; en Thomas y Johnson, 2008); y, 2) las estructuras cerebrales que modulan la memoria de reconocimiento visual, como el hipocampo y la amígdala, maduran en los infantes a edades muy tempranas del desarrollo (2-3 meses) (véase Tabla 1). Entonces, aunque la maduración del lóbulo parietal ocurre hasta el final de la niñez, la conexión que la corteza parietal establece con las áreas visuales, cuyas funciones aparecen muy

tempranas en el desarrollo, podrían facilitar que los niños de apenas 2 años de edad representen en su memoria las ubicaciones A y B como localizaciones discretas.

El pico central de la respuesta localizado entre A y B (Figura 19) es consistente con el uso de categorías espaciales. La formación de las categorías, su consolidación y recuperación podría atribuirse a la comunicación entre el hipocampo y la neocorteza (véase capítulo 7). Existe amplia evidencia que el hipocampo tiene un papel prioritario en el almacenamiento, la consolidación y la recuperación de la información (Gumá, 2001). Además, el hipocampo y la amígdala modulan el reconocimiento visual de los estímulos (Bachevalier y cols., 1993) y la maduración de estas estructuras en los primeros meses de vida sugiere que los niños de dos años ya han tenido una gran exposición a diferentes superficies con diversos contornos. Posiblemente, cuando se pierde la información de grano fino, la comunicación entre el hipocampo y la corteza permite la recuperación de las categorías espaciales y a través de una integración Bayesiana del espacio, estas categorías conduzcan la respuesta de los infantes hacia el centro de la caja.

4. De la información sensorial a la representación motora

La distribución discreta de las respuestas reportada en esta investigación, podría sugerir que los sistemas de atención espacial, de memoria y motores, procesan la información con base en representaciones discretas de los estímulos. Aún cuando los humanos y otros organismos habitan en un ambiente con una gran cantidad de estímulos visuales, unos anidados dentro de otros, que en conjunto forman un arreglo ambiental

(Gibson, 1979, 1958), aparentemente el cerebro funciona representando este cúmulo de estímulos de forma discreta. Sin embargo, los mecanismos que el cerebro utiliza para integrar la información (“binding”) y transformarla en información motora, es todavía tema de debate.

Existe amplia evidencia que indica que la corteza prefrontal transforma la información sensorial en información motora (Fuster y cols., 2000; Fuster, 1990) y específicamente que la corteza prefrontal dorsolateral transforma la información visoespacial en un plan motor (Takeda y Funahashi, 2004; Constantinidis y cols., 2001; Funahashi y cols., 1993; Funahashi y cols., 1989), y luego las neuronas motoras primarias representan la ejecución motora de ese plan (Pellizer y Georgopoulos, 1993; Georgopoulos y cols., 1989; Georgopoulos y cols., 1988) (véase capítulo 2, y Figura 3). Durante la ejecución en la caja con semillas, la información visual de las ubicaciones A y B, que debe ser recordada en el periodo de la demora (10 s), es procesada a nivel de la corteza prefrontal dorsolateral. En esta región, la información sensorial de ambas ubicaciones se transforma en un plan de respuesta motora, para ser luego procesado en la corteza motora primaria, la cual se encarga de definir la dirección del movimiento de alcanzar el juguete.

La distribución discreta de las respuestas reportadas en este estudio sugiere que posiblemente la información visoespacial de ambas ubicaciones pudo haber sido representada de forma discreta en las regiones visual y parietal. Esta información que posteriormente es procesada por la corteza prefrontal dorsolateral y convertida en información motora necesaria para elaborar un plan motor, pudo también haber sido

representada en estas regiones de forma discreta. Aún cuando los hallazgos de esta investigación apoyan esta idea, futuros estudios neurofisiológicos podrían evaluar la posibilidad de la representación discreta de los estímulos en la corteza prefrontal dorsolateral en una tarea cuyos estímulos a recordar se localicen sobre una superficie homogénea.

CONCLUSIÓN

Los resultados de la presente investigación indican que niños de 2 años de edad pueden cometer el error A-no-B aún cuando ellos sólo observaron al experimentador enterrar un juguete en una caja con semillas. Este hallazgo es consistente con la idea de un acoplamiento estrecho entre los sistemas visuales y motores.

Los datos mostraron distribuciones multimodales de respuesta con picos centrados en A, en B, o cerca de una frontera categorial. Este aspecto de los datos contradice la hipótesis de un error A-no-B gradual (como en el modelo de campo dinámico neuronal) y en su lugar apoya la hipótesis de un error discreto. Dicho error pudo ser modelado por una mezcla probabilística de densidades gaussianas. Un análisis de la ubicación de los picos de respuesta mostró que los niños usaron información de tipo categorial en su búsqueda, aparte de poder recordar ubicaciones discretas como A ó B.

Con base en una aproximación neurofisiológica, se sugirió que el circuito fronto-parietal y el fronto-estriado participan en la ejecución de la tarea A-no-B. El primero relacionado con la representación espacial de las ubicaciones A y B, y el segundo con el control inhibitorio de la respuesta prepotente. Los resultados de este estudio sugieren

que el nivel de maduración de estos circuitos a los dos años de edad hace que ante situaciones que carecen de estímulos discriminativos como la caja con semillas, el sistema de memoria y el sistema motor se vuelvan inestables y susceptibles a interferencias durante el periodo de la demora.

REFERENCIAS

- Adolph K.E. y Eppler M.A. (1998). Development of visually guided locomotion. *Ecological Psychology*, 10, 303-321.
- Adolph K.E., Eppler M.A y Gibson E.J. (1993). Crawling versus walking infants' perception of affordances for locomotion over sloping surfaces. *Child Development*, 64, 1158-1174.
- Astafiev S.V., Stanley C.M., Shulman G.L, y Corbetta M. (2004). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, 7, 542-548.
- Bachevalier J. (1990). Ontogenetic development of habit and memory formation in primates. En Diamond A. (Ed.) *The development and neural bases of higher cognitive functions*. New York: New York Academy of Sciences.
- Bachevalier J., Brickson M. y Hagger, C. (1993). Limbic-dependent recognition memory in monkeys develops early in infancy. *Neuro Report*, 4, 77-80.
- Baillargeon R. y Graber M. (1988). Evidence of location memory in 8-month-old infants in a nonsearch AB task. *Developmental Psychology*, 24, 502-511.
- Baddeley, A. D. (1986). *Working memory*. Oxford: Oxford University Press.
- Bertenthal B.I. y Longo M.R. (2007). Is there evidence of a mirror system from birth? En Lepage J.-F., y Théoret H. (2007). The mirror neuron system: grasping others' actions from birth? *Developmental Science*, DOI: 10.1111/j.1467-7687.2007.00631.x
- Blazquez P.M., Fujii N., Kojima J. y Graybiel A.M. (2002). A network representation of response probability in the striatum. *Neuron*, 33, 973-982.
- Booth J.R., Burman D.D., Meyer J.R., Lei Z., Trommer B.L., Davenport N.D., Li W., Parrish T.B., Gitelman D.R. y Mesulam M.M. (2005). Larger deficits in brain networks for response inhibition than for visual selective attention in ADHD. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 46, 94-111.
- Cheng K., Shettleworth S.J., Huttenlocher J. y Rieser J.J. (2007). Bayesian integration of spatial information. *Psychological Bulletin*, 133, 625-637.
- Cherkasova M.V, y Hechtman L. (2009). Neuroimaging in attention-deficit hyperactivity disorder: beyond the frontostriatal circuitry. *The Canadian Journal of Psychiatry*, 54, 651-664.

- Colby C.L., Duhamel J.-R. y Goldberg M.E. (1996). Visual, presaccadic and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *Journal of Neurophysiology*, 76, 2841-52.
- Colby C.L. y Goldberg M.E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 319-349.
- Constantinidis C., Franowicz M.N. y Goldman-Rakic P. (2001). The sensory nature of mnemonic representation in the primate prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 4, 311-316.
- Constantinidis C., Williams G.V. y Goldman-Rakic P. (2002). A role for inhibition in shaping the temporal flow of information in prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 5, 175-180.
- Corbetta M., Miezin F.M., Dobmeyer S., Shulman G. L. y Petersen S. E. (1991). Attentional modulation of neural processing of shape, color and velocity in humans. *Science*, 248, 1556–1559.
- Corbetta M. y Shulman G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews. Neuroscience*, 3, 201- 215.
- Courtney S.M., Ungerleider L.G., Keil K. y Haxby J.V. (1997). Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory. *Nature*, 386, 608-611.
- Crone E.A., Wendelken C., Donohue S., van Leijenhorst L. y Bunge S.A. (2006). Neurocognitive development of the ability to manipulate information in working memory. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 103, 9315-9320.
- Di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V. y Rizzolatti G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176-180.
- Diamond A. (2009). All or none hypothesis: a global-default mode that characterizes the brain and mind. *Developmental Psychology*, 45, 130–138.
- Diamond A. (2000). Inability of five-month-old infants to retrieve a continuous object: a failure of conceptual understanding or of control of action? *Child Development*, 71, 1477-1494.
- Diamond A. (1996). Evidence for the importance of dopamine for prefrontal cortex functions early in life. En Diamond A. y Baddeley A. (Eds.) *Executive and Cognitive Functions of the Prefrontal Cortex. Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351, 1483-1494.
- Diamond A. (1990b). The development and neural bases of memory functions as indexed by the AB and delay response tasks in human infants and infants monkeys. En Diamond A. (Ed.) *The development and neural bases of higher cognitive functions*. New York: New York Academy of Sciences.
- Diamond A. (1990c). Rate of maturation of the hippocampus and the developmental progression of children's performance on the delay non-matching to sample and visual paired comparison task. En Diamond A. (Ed.) *The development and neural bases of higher cognitive functions*. New York: New York Academy of Sciences.

- Diamond A. (1990d). Developmental time course in human infants and infant monkeys, and the neural bases of, inhibition control in reaching. En Diamond A. (Ed.) *The development and neural bases of higher cognitive functions*. New York: New York Academy of Sciences.
- Diamond A. (1985). Development of the ability to use recall to guide action, as indicated by infants' performance on AB. *Child Development*, *56*, 868-883.
- Diamond A., Cruttenden L. y Neiderman D. (1994). AB with multiple wells: 1. Why are multiple wells sometimes easier than two wells? 2. Memory or memory + inhibition? *Developmental Psychology*, *30*, 192-205.
- Diamond A. y Goldman-Rakic P. (1989). Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task. Evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex. *Experimental Brain Research*, *74*, 24-40.
- Diamond A. y Goldman-Rakic P. (1986). Comparative development in human infant and infant rhesus monkeys of cognitive functions that depend on prefrontal cortex. *Society for Neuroscience Abstracts*, *12*, 742.
- Diamond A., Zola-Morgan S. y Squire L.R. (1989). Successful performance by monkeys with lesions of the hippocampal formation on AB and object retrieval, two tasks that mark developmental changes in human infants. *Behavioral Neuroscience*, *103*, 3, 526-537.
- Durston S., Thomas K.M, Yang Y., Ulu A.M., Zimmerman R.D. y Casey B.J. (2002). A neural basis for the development of inhibitory control. *Developmental Science*, *5*, 9-16.
- Eblen F. y Graybiel A.M. (1995). Highly restricted origin of prefrontal cortical inputs to striosomes in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, *15*, 5999-6013.
- Erlhagen W. (2003). Internal models for visual perception. *Biological Cybernetics*, *88*, 409-417.
- Erlhagen W., Bastian A., Jancke D., Riehle A. y Schöner, G. (1999). The distribution of neuronal population activation (DPA) as a tool to study interaction and integration in cortical representations. *Journal of Neuroscience Methods*, *94*, 53-66.
- Erlhagen W. y Schöner G. (2002). Dynamic field theory of movement preparation. *Psychological Review*, *109*, 545-572.
- Ferrari P.F., Gallese V., Rizzolatti G. y Fogassi L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience*, *17*, 1703-1714.
- Fogassi L. y Ferrari P.F. (2007). Mirror neurons and the evolution of embodied language. *Current Directions in Psychological Science*, *16*, 136-141.
- Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F. y Rizzolatti G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, *308*, 662-667.
- Fujii N. y Graybiel A.M. (2005). Time-varying covariance of neural activities recorded in striatum and frontal cortex as monkeys perform sequential-saccade tasks. *Proceedings for the National Academy of Sciences*, *102*, 9032-9037.
- Funahashi S., Bruce P.S. y Goldman-Rakic P.S. (1989). Mnemonic coding of visual space in primate prefrontal neurons revealed by oculomotor paradigms. *Journal of Neurophysiology*, *63*, 814-831.

- Funahashi S., Chafee M.V. y Goldman-Rakic P.S. (1993). Prefrontal neuronal activity in rhesus monkeys performing a delayed anti-saccade task. *Nature*, 365, 753-756.
- Fuster J.M. (1999). *Memory in the cerebral cortex: an empirical approach to neural networks in the human and nonhuman primate*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Fuster J.M. (1990). Prefrontal cortex and bridging of temporal gaps in the perception-action cycle. En Diamond A. (Ed.) *The development and neural bases of higher cognitive functions*. New York: New York Academy of Sciences.
- Fuster J.M., Bauer R.H. y Jervey J.P. (1985). Functional interactions between inferotemporal and prefrontal cortex in a cognitive task. *Brain Research*, 330, 299-307.
- Fuster J.M., Bodner M. y Kroger J.K. (2000). Cross-modal and cross-temporal associations in neurons of frontal cortex. *Nature*, 405, 347-351.
- Gibson E.J. (1988). Exploratory development of acting, and the knowledge behavior in the perceiving, acquiring of knowledge. *Annual Review of Psychology*, 39, 1-41.
- Gibson J.J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. NJ: Hillsdale.
- Gibson J.J. (1958). Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology*, 49, 182-194.
- Georgopoulos A.P. (2000). Mental Rotation. *American Journal of Psychiatry*, 5, 157.
- Georgopoulos A.P., Kettner R.E. y Schwartz A.B. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neural population. *Journal of Neuroscience*, 8, 2928-2937.
- Georgopoulos A.P., Lurito J.T., Petrides M., Schwartz A.B. y Massey, J.T. (1989). Mental rotation of the neuronal population vector. *Science*, 243, 234-243.
- Graybiel A.M. (1995). Building action repertoires: memory and learning functions of the basal ganglia. *Current Opinion in Neurobiology*, 5, 733-741.
- Gumá D.E. (2001). La memoria humana. En Alcaraz V. y Gumá D.E. (Eds.) *Texto de Neurociencias Cognitivas*. Manual Moderno: México
- Hanisch C., Radach R., Holtkamp K., Herpertz-Dahlmann B. y Konrad K. (2006). Oculomotor inhibition in children with and without attention-deficit hyperactivity disorder (ADHD). *Journal of Neural Transmission*, 113, 671-684.
- Henriques D.Y.P. (2002). *Visuomotor transformations for eye-hand coordination*. Unpublished dissertation. York University, Canada.
- Hermer L. y Spelke E. (1994). A geometric process for spatial reorientation in young children. *Nature*, 370, 57-59.
- Huttenlocher J. (2008). Coding location: the view from toddler studies. *American Psychologist*, 8, 641-648.
- Huttenlocher J., Newcombe N.S. y Sandberg E.H. (1994). The coding of spatial location in young children. *Cognitive Psychology*, 27, 115-147.
- Huttenlocher J., Hedges L.V. y Duncan, S. (1991). Categories and particulars: prototype effects in estimating spatial location. *Psychological Review*, 98, 352-376.
- Huttenlocher J., Hedges L.V. y Vevea J.L. (2000). Why do categories affect stimulus judgment? *Journal of Experimental Psychology: General*, 129, 220-241.

- Iacoboni M., Molnar-Szakacs I., Gallese V., Buccino G., Mazziotta G.C. y Rizzolatti G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *Plos Biology*, 3, 529-535.
- Jancke D., Erhagen W., Dinse H.R., Akhavan A.C., Giese M., Steinhage A. y Schöner G. (1999) Parametric population representation of retinal location: neuronal interaction dynamics in cat primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 19, 9016–9028.
- Jancke D., Erhagen W., Schöner G. y Dinse H.R. (2004). Shorter latencies for motion trajectories than for flashes in population responses of cat primary visual cortex. *Journal of Physiology*, 556, 971-982.
- Jellema T. y Perrett D.I. (2003). Cells in monkey STS responsive to articulated body motions and consequent static posture: a case of implied motion? *Neuropsychologia*, 41, 1728–1737.
- Johnson J.S., Spencer J. y Schöner G. (2008). Moving to higher ground: the dynamic field theory and the dynamics of visual cognition. *New Ideas in Psychology*, 26, 227–251.
- Johnson M.H. (1997). *Developmental cognitive neuroscience*. Cambridge, MA: Blackwell.
- Jog M.A., Kubota Y., Connolly C.I., Hillegaart V. y Graybiel A.M. (1999). Building neural representations of habits. *Science*, 286, 1745-1749.
- Kastner S., De Weerd P., Desimone R. y Ungerleider L.G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional fMRI. *Science*, 282, 108-111.
- Kastner S., Pinsk M.A., De Weerd P., Desimone R. y Ungerleider L.G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22, 751–761.
- Kastner S., De Weerd P., Pinsk M.A., Elizondo M.L., Desimone R. y Ungerleider L.G. (2001). Modulation of sensory suppression: implications for receptive fields sizes in the human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 86, 1398-1411.
- Kastner S. y Ungerleider L.G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 315-341.
- Kelso J.A.S., Scholz J.P. y Schöner G. (1988). Dynamics governs switching among patterns of coordination in biological movement. *Physics Letters*, 134, 8-12.
- Kelso J.A.S. y Schöner G. (1998). Self-organization of coordinative movement patterns. *Human Movement Science*, 7, 27-46.
- Kintsch W. (1967). Memory and decision aspects of recognition learning. *Psychological Review*, 74, 496-504.
- Klingberg T. (2006). Development of a superior frontal–intraparietal network for visuospatial working memory. *Neuropsychologia*, 44, 2171–2177.
- Klingberg T., Forssberg H. y Westerberg H. (2002). Increased brain activity in frontal and parietal cortex underlies the development of visuospatial working memory capacity during childhood. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 1- 10.
- Kolb B. y Whishaw I.Q. (2003). *Fundamentals of human neuropsychology*. New York: Freeman.

- Konrad K., Neufang S., Hanisch C., Fink G.R. y Herpetz-Dahlmann B. (2006). Dysfunctional attentional networks in children with ADHD: evidence from an event-related fMRI study. *Biological Psychiatry*, *59*, 643–651.
- Latash M.L., Scholz J.P. y Schöner G. (2007). Toward a new theory of motor synergies. *Motor Control*, *11*, 276-308.
- Levine D.S. (2000). *Introduction to neural and cognitive modeling*. Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Longo M.R. y Bertenthal B.I. (2006). Common coding of observation and execution of action in 9-month-old infants. *Infancy*, *10*, 43–59.
- Marcovitch S. y Zelazo P.D. (2009). A hierarchical competing systems model of the emergence and early development of executive function. *Developmental Science*, *12*, 1–25.
- Marcovitch S. y Zelazo P.D. (2006). Non-monotonic influence of number of A trials on 2-years-olds' perseverative search: a test of the hierarchical competing systems model. *Journal of Cognition and Development*, *7*, 477–501.
- Marcovitch S., Zelazo P.D. y Schuckler M.A. (2002). The effect of the number of A trials on performance on the A-not-B task. *Infancy*, *3*, 519-529.
- Marcovitch S. y Zelazo P.D. (1999). The A-not-B error: results from a logistic meta-analysis. *Child Development*, *70*, 1297–1313.
- Mays L.E. y Sparks D.L. (1980). Dissociation of visual and saccade-related responses in superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*, *43*, 207–32
- Mishkin M., Malamut B. y Bachevalier J. (1984). Memories and habits: two neural systems. En G. Lynch, J. L. McGaugh y N. M. Weinberger (Eds.), *Neurobiology of learning and memory* (pp. 65-77). New York: Guilford Press.
- Moran J. y Desimone R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, *229*, 782-784.
- Morton J.B. y Munakata Y. (2002). Active vs. latent representations: a neural network model of perseveration, dissociation, and decalage. *Developmental Psychobiology*, *40*, 255–265.
- Munakata Y. (1998). Infant perseveration and implications for object permanence theories: a PDP model of the AB task. *Developmental Science*, *1*, 161-211.
- Murata A., Fadiga L., Fogassi V., Gallese V., Raos V. y Rizzolatti G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 2226-2230.
- Nagy Z., Westerberg H. y Klingberg T. (2004). Maturation of white matter is associated with the development of cognitive functions during childhood. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *7*, 1227–1233.
- Nelson C.A. (1995). The ontogeny of human memory: a cognitive neuroscience perspective. *Developmental Psychology*, *31*, 723-738.
- Nelson C.A., Monk C.S., Lin J., Carver L.J., Thomas K.M y Truwit C.L. (2000). Functional neuroanatomy of spatial working memory in children. *Developmental Psychology*, *36*, 109-116.
- Newcombe N. y Huttenlocher J. (2000). *Making space: the development of spatial representation and reasoning*. Cambridge, MA: MIT Press.

- O'Connor D.H., Fukui M.M., Pinsk M.A. y Kastner S. (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience*, 5, 1203-1209.
- Olesen P.J., Westerberg H. y Klingberg T. (2004). Increased prefrontal and parietal activity after training of working memory. *Nature Neuroscience*, 7, 75-79.
- Pellizer G. y Georgopoulos, A.P. (1993). Mental rotation of the intended direction of movement. *Current Directions in Psychological Science*, 2, 12-17.
- Piaget J. (1954). *The construction of reality in the child*. New York: Basic Books.
- Postle B.R. (2006). Distraction-spanning sustained activity during delayed recognition of locations. *Neuroimage*, 30, 950-962.
- Remondes M. y Schuman E.M. (2004). Role for a cortical input to hippocampal area CA1 in the consolidation of a long-term memory. *Nature*, 431, 699-703.
- Reynolds J.H., Chelazzi L. y Desimone R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *Journal of Neuroscience*, 19, 1736-1753.
- Richmond J. y Nelson C.A. (2007). Accounting for change in declarative memory: a cognitive neuroscience perspective. *Developmental Review*, 27, 349-373.
- Rizzolatti G. (2005). The mirror neuron system and its function in humans. *Anat. Embryol.* 210, 419-421.
- Rizzolatti G., Camarda R., Fogassi L., Gentulucci M., Luppino G. y Matelli M. (1988). Functional organization of area 6 in the macaque monkey: II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research*, 71, 491-507.
- Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V. y Fogassi L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3, 131-141.
- Rizzolatti G. y Sinigaglia C. (2006). *Las neuronas espejo. Los mecanismos de la empatía emocional*. Barcelona: Paidós.
- Rossi A.F., Pessoa L., Desimone R. y Ungerleider L.G. (2009). The prefrontal cortex and the executive control of attention. *Experimental Brain Research*, 192, 489-497.
- Schöner G. y Dineva E. (2007). Dynamic of instabilities as mechanisms for emergence. *Developmental Science*, 10, 69-74.
- Schöner G. y Thelen E. (2006). Using dynamic field theory to rethink infant habituation. *Psychological Review*, 113, 273-299.
- Schutte A.R. y Spencer J.P. (2002). Generalizing the dynamic field theory of the A-no-B error beyond infancy: three-year-olds' delay- and experience-dependent location memory biases. *Child Development*, 73, 377-404.
- Schutte A.R., Spencer J.P. y Schöner G. (2003). Testing the dynamic field theory: working memory for locations becomes more spatially precise over development. *Child Development*, 74, 1393-1417.
- Sherry D.F. y Schacter D.L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, 94, 439-454.
- Simmering V.R., Schutte A.R. y Spencer J.P. (2008). Generalizing the dynamic field theory of spatial cognition across real and developmental time scales. *Brain Research*, 1202, 68-86.
- Smith L.B. y Thelen E. (2003). Development as a dynamic system. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 343-348.

- Smith L.B, Thelen E., Titzer R. y McLin D. (1999). Knowing in the context of acting. The task dynamics of the A-no-B error. *Psychological Review*, *106*, 235-260.
- Smyrnis N., Taira, M., Ashe J. y Georgopoulos A.P. (1992). Motor cortical activity in a memorized delay task. *Experimental Brain Research*, *92*, 139-151.
- Spencer J.P. y Hund A.M. (2002). Prototypes and particulars: geometric and experience-dependent spatial categories. *Journal of Experimental Psychology: General*, *131*, 16-37.
- Spencer J.P. y Schutte A. (2004). Unifying representations and responses. Perseverative biases arise from a single behavioral system. *Psychological Science*, *15*, 187-193.
- Spencer J.P., Smith L.B. y Thelen E. (2001). Tests of a dynamic systems account of the A-not-B error: the influence of prior experience on the spatial memory abilities of two-year-olds. *Child Development*, *72*, 1327-1346.
- Takeda K. y Funahashi S. (2004). Population vector analysis of primate prefrontal activity during spatial working memory. *Cerebral Cortex*, *14*, 1328-1339.
- Tessier-Lavigne M. (2000). Visual processing by the retina. En Kandel E.R., Schwartz J.H. y Jessell T.M. (Eds.) *Principles of neural science*. New York: McGraw Hill.
- Thelen E. (1981). Rhythmical behavior in infancy: an ethological perspective. *Developmental Psychology*, *17*, 237-257.
- Thelen E. y Fisher D.M. (1982). Newborn stepping: an explanation for a "disappearing" reflex. *Developmental Psychology*, *18*, 760-775.
- Thelen E., Schöner G., Schneider C. y Smith L.B. (2001). The dynamics of embodiment: a field theory of infant perseverative reaching. *Behavioral and Brain Sciences*, *24*, 1-86.
- Thelen E., Skala K.D. y Kelso J.A.S. (1987). The dynamic nature of early coordination: evidence from bilateral leg movements in young infants. *Developmental Psychology*, *23*, 179-186.
- Thelen E. y Smith, L. B. (1994). *A dynamic-systems approach to the development of cognition and action*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Thomas M.S.C. y Johnson M.H. (2008). New advances in understanding sensitive periods in brain development. *Current Directions in Psychological Science*, *17*, 1-5.
- Umiltà M.A, Kohler E., Gallese V., Fogassi L., Fadiga L., Keysers C. y Rizzolatti G. (2001). "I know what you are doing". A neurophysiological study. *Neuron*, *32*, 91-101.
- Vance A., Silk T.J., Casey M., Rinehart N.J., Bradshaw J.L., Bellgrove M.A. y Cunnington R. (2007). Right parietal dysfunction in children with attention deficit hyperactivity disorder, combined type: a functional MRI study. *Molecular Psychiatry*, *12*, 826-832.
- Wellman H.M., Cross D., Bartsch K. y Harris P.L. (1986). Infant search and object permanence: a meta-analysis of the A-not-B error. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, *51*, 1-67.
- Westerberg H., Hirvikoski T., Forsberg H. y Klingberg T. (2004). Visuo-spatial working memory span: a sensitive measure of cognitive deficits in children with ADHD. *Child Neuropsychology*, *10*, 155-161.

- Wilson M. (2001). Perceiving imitable stimuli: consequences of isomorphism between input and output. *Psychological Bulletin*, 127, 543-553.
- Wurtz R.H. y Kandel E.R. (2000a). Central visual pathways. En Kandel E.R., Schwartz J.H. y Jesell T.M. (Eds.) *Principles of neural science*. New York: McGraw Hill.
- Wurtz R.H. y Kandel E.R. (2000b). Perception of motion, depth, and form. En Kandel E.R., Schwartz J.H. y Jesell T.M. (Eds.) *Principles of neural science*. New York: McGraw Hill.
- Yantis S., Schwarzbach J., Serences J.T., Carlson R.L., Steinmetz M.A., Pekar J.J. y Courtney S.M. (2002). Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nature Neuroscience*, 5, 995-1002.

ANEXOS