

Efectos diferenciales de los intervalos de retención en una tarea de discriminación de secuencias temporales: Hacia la identificación de memoria de trabajo en animales.^{1, 2}

Oscar Zamora Arevalo³

Montserrat Vanegas Chavarría

Arturo Bouzas Riaño

Facultad de Psicología.

Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen:

Estudios previos utilizan tareas de discriminación temporal con organismos no humanos como una forma de evaluar memoria operativa. La mayoría de los hallazgos han surgido de preparaciones donde los organismos deben aprender a distinguir entre dos sencillas duraciones, lo que no necesariamente representa de manera completa la complejidad de los estímulos que se presentan en condiciones naturales. El objetivo del presente estudio fue determinar si los organismos lograban discriminar secuencias de duraciones que compartían como elemento común la duración y que podían ser iguales o diferentes en su frecuencia de sonido. Se entrenó a 8 ratas en una tarea de igualación a la muestra simbólica demorada, donde el estímulo muestra consistía en una de dieciséis posibles secuencias de duraciones. Cada secuencia podía ser corta o larga y estaba compuesta de dos modalidades de tono (frecuencia alta y baja). Una vez adquirido el criterio de discriminación, se pasó a las fases de prueba donde intervalos de retención fueron insertados bajo dos condiciones, una entre los componentes que formaban la secuencia y otra al final de la misma. Los resultados permiten concluir que los sujetos discriminan secuencias de duraciones perfectamente. La localización del intervalo de retención afecta diferencialmente la discriminación en ambas condiciones.

Palabras clave: *discriminación temporal, igualación a la muestra simbólica demorada, memoria de trabajo, secuencias de duraciones, ratas.*

Abstract

Previous studies have used temporal discrimination tasks with nonhuman organisms as a way of assessing working memory. The majority of findings have emerged from preparations where organisms must learn to distinguish between two durations, which do not necessarily fully represent the complexity of stimuli that occur in natural conditions. The purpose of this study was to determine if organisms were able to discriminate duration sequences that having the same duration could be equal or different in sound frequency. Eight rats were trained on a delayed symbolic matching to sample task, where the sample stimulus consisted of one of sixteen possible duration sequences. Each sequence could be short or long and was composed by two tone modalities (high and low frequency). Once the discrimination criterion was acquired, the testing phases began. In these phases retention intervals were included under two conditions: in-between the components of the sequence (Retention Interval Between Components); or at the end of the sequence (Retention Interval at the End of Sequences). The results show that subjects

¹ La referencia de este artículo en la Web es: <http://conductual.com/content/efectos-diferenciales-de-los-intervalos-de-retenci%C3%B3n-en-una-tarea-de-discriminaci%C3%B3n-de>

² Este escrito fue financiado por el subsidio del Proyecto UNAM-PAPIITIN307913.

³ Correspondencia a Oscar Zamora Arévalo Ave. Universidad 3004, Col. Copilco Coyoacán, 1er Piso Edificio D, Posgrado, Facultad de Psicología, Universidad Nacional Autónoma de México, C. P. 04510. Email: ozamoraa@gmail.com.

discriminate sequences of durations perfectly. The location of the retention interval affected differently the discrimination in both conditions.

Key words: *temporal discrimination, delayed symbolic matching to sample, working memory, rats.*

En un esfuerzo por identificar las propiedades básicas de la memoria de trabajo separada del aprendizaje y la cultura, varios investigadores a menudo han realizado investigaciones con animales. La facilidad con que las palomas adquieren discriminaciones condicionales o igualaciones a la muestra simbólica demorada (véase Roberts, 1998) las ha hecho una especie favorecida para estudiar la memoria de trabajo, sin embargo la tarea ha sido ampliamente estudiada también en ratas (Bueno & Bueno-Júnior, 2011; Gibbon, Malapani, Dale & Gallistel, 1997; Meck & Church, 1982). Si los estímulos muestra consisten en diferentes duraciones de un estímulo, y a los sujetos se les entrena inicialmente en igualar el color o posición de las teclas o palancas laterales con la duración presentada, la tarea puede ser interpretada como igualación a la muestra simbólica o como una discriminación condicional, esta tarea ha sido ampliamente investigada en varios experimentos con palomas (Fetterman, 1995; Fetterman, Dreyfus & Stubbs, 1996; Grant, Spetch, & Kelly, 1997; Rayburn-Reeves & Zentall, 2009; Singer, Klein, & Zentall, 2006; Zentall, Klein, & Singer, 2004) y ratas (Santi, & Van Rooyen, 2007; Simmons & Santi, 2012; Van Rooyen y Santi, 2008).

Por ejemplo, puede iluminarse la tecla central o encenderse un tono durante dos u ocho segundos, apagarse, e inmediatamente iluminarse las teclas laterales en rojo y verde o encenderse las luces asociadas a las palancas izquierda y derecha. Picotear en la tecla verde o presionar la palanca derecha proporciona reforzador si la duración del estímulo en la tecla central o el tono fue de dos segundos, mientras que picotear la tecla roja o presionar la palanca izquierda proporciona reforzador si la tecla central o el tono tuvo una duración de ocho segundos (Church & Deluti, 1977; Honig & Wasserman, 1981; Zentall, 1998).

En la literatura sobre control, ejecución y estimación temporales se hace una particular distinción metodológica, (Block, 1989; Block & Zakay, 1997; Boltz, 1995; Brown & Stubbs, 1988; Killeen & Fetterman, 1995; Killeen, Fetterman & Bizo 1997; Ho Ho, Velázquez –Martínez, Bradshaw, & Szabadi, 2002; Zakay & Block, 1998). En este caso, los procedimientos o paradigmas experimentales para estudiar la medición temporal en los animales podrían clasificarse en función de que las respuestas proporcionadas por los sujetos: A) reflejen el flujo de la conducta en tiempo real: procedimiento inmediato; B) estén basadas en un intervalo de tiempo ya transcurrido: procedimiento retrospectivo; y C) anticipen un intervalo de tiempo aún por transcurrir: procedimiento prospectivo. Estas tres categorías se corresponderían, respectivamente, con: a) los métodos de producción; b) los métodos de estimación; y c) los procedimientos de demora del reforzamiento y conducta de elección. Se hace énfasis en los procedimientos del inciso b, y en una modificación de los procedimientos del inciso a, conocidos más comúnmente como Bisección Temporal y Procedimiento de Pico con interrupciones respectivamente.

En las tareas de bisección temporal, los sujetos son sometidos a diferentes ensayos en los que los estímulos se presentan con duraciones distintas (por ejemplo, una duración corta de 4 segundos y otra larga de 16 segundos). Posteriormente, los sujetos tienen acceso a dos palancas (izquierda y derecha). En los ensayos en que se presentó el estímulo con duración corta, la presión de uno de los operandos (por ejemplo, el izquierdo) produce el reforzador, mientras que la presión del otro (el derecho) no produce el reforzador. Lo contrario ocurrirá cuando el estímulo haya durado 16 segundos: entonces la presión del operando derecho producirá el reforzador y éste no aparecerá si el animal responde presionando el izquierdo. Podemos inferir sin ningún problema que la tarea de bisección temporal al menos en sus fases

de entrenamiento no es otra cosa que una tarea de discriminación condicional o igualación simbólica a la muestra mencionada anteriormente.

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

Por otro lado el procedimiento de producción más simple consiste en presentar ensayos en los que el reforzador aparece tras la primera respuesta dada después de un tiempo establecido, que es ocupado por una señal constante. Esto naturalmente, es un programa de intervalo fijo (IF) con ensayos discretos. La evolución de la tasa de respuesta a lo largo del intervalo, con la pausa inicial y la posterior aceleración progresiva que caracteriza este tipo de programas, se toma aquí como medida de la discriminación temporal, es decir, como índice de que el tiempo subjetivo se aproxima al criterio temporal entrenado. El procedimiento de intervalo fijo nos permite estudiar la anticipación del animal al reforzador de una manera muy sencilla. Sin embargo, no aporta información acerca de la estimación temporal una vez que el organismo obtiene el reforzador y termina el ensayo. Al procedimiento básico se le pueden añadir ensayos de prueba en los que el estímulo entrenado está presente, pero con una duración notoriamente mayor que en los ensayos descritos antes, y en los que se omite la aparición de comida (programa en extinción en un tiempo fijo más largo que el IF previo). Este procedimiento fue originalmente presentado por Catania (1970) y se conoce como procedimiento de pico a partir de Roberts (1981). Es llamado así porque podemos observar en qué instante (tiempo pico) dentro de los ensayos de prueba el sujeto presenta la mayor tasa de respuesta (tasa pico). Es decir el pico de las tasas de respuesta ocurre cerca de los momentos en que el reforzador estaba disponible durante el entrenamiento, pero la tasa es menor antes y después de ese punto.

De forma general, puede decirse que el procedimiento de pico se centra en la producción de respuestas ante propiedades temporales del ambiente: tras cierta duración del estímulo, el sujeto aprende este intervalo o duración predecible y a medida que se aproxima el momento de la siguiente entrega de reforzador presiona la palanca cada vez con mayor frecuencia produciendo la respuesta a tasas diferentes (Gibbon & Church, 1990; Roberts, 1981). El procedimiento de pico ha ido adquiriendo una creciente popularidad porque también suministra información sobre la estimación que hace el sujeto del momento en que aparecerá el reforzador; ello se logra observando el tiempo pico. La identificación del instante de máxima tasa de respuesta ha sido extremadamente útil para conocer las características conductuales del proceso de estimación temporal, así como para conocer las estructuras anatómicas y la farmacología subyacente (Buhusi & Meck, 2007; Mauk & Buonomano, 2004; Meck, 1996; Meck, 2005; Odum & Ward, 2007). Sin embargo, un problema de gran relevancia es la reacción de los organismos ante interrupciones breves en el estímulo evaluado. Para obtener información sobre este tema, el procedimiento pico fue modificado mediante la incorporación de ensayos con interrupciones. Esta variante consiste en introducir un intervalo de retención durante el intervalo fijo el cual puede o no alterar el momento de la tasa máxima de respuesta (Aum, Brown & Hemmes, 2007; Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994). En los ensayos pico con interrupciones se introduce una interrupción en el estímulo a estimar durante un breve periodo de tiempo después del cual, el estímulo es presentado nuevamente. Esta manipulación puede producir tres posibilidades de respuesta: a) que el animal detenga la estimación durante la interrupción y una vez terminada ésta complete lo que falta del intervalo; b) que el animal reinicie de nueva cuenta la estimación desde el inicio una vez terminada la interrupción; o c) que simplemente el animal ignore la interrupción y siga su estimación. En el primer escenario el animal retiene en la memoria el tiempo que ha transcurrido antes de la interrupción y una vez terminada ésta se continúa con la estimación hasta completar el tiempo criterio, por lo tanto el desplazamiento del pico sería igual al intervalo a estimar más el tiempo que haya

durado la interrupción; esto se conoce como la estrategia de pausa. En el segundo caso el animal desecha de la memoria el tiempo previo a la interrupción y una vez que ésta acaba, reinicia el intervalo a estimar desde el comienzo, por lo tanto el desplazamiento del pico sería equivalente al tiempo previo a la interrupción, la duración de la interrupción y el intervalo a estimar completo. Esto se conoce como la estrategia de reinicio. La tercera posibilidad es que el animal ignore la interrupción y la estimación temporal continúe; en este caso el tiempo pico no se verá desfasado de manera alguna (Buhusi & Meck, 2006; Roberts, 1981).

Para conocer cuál de las tres estrategias es la que ha utilizado el animal se debe evaluar el tiempo pico en los ensayos pico con interrupciones y compararlo con el de los ensayos pico sin interrupciones (Buhusi & Meck, 2000; Roberts, 1981).

Desde su creación, este procedimiento ha sido ampliamente empleado, originando una rica base de datos acerca de las variables relacionadas con el problema recientemente descrito (Buhusi, Paskalis & Cerutti; 2006; Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994; Gallistel & Gibbon, 2000; Swearingen & Buhusi, 2010). Cabe señalar que se han encontrado diversas variables que modifican la tendencia hacia el empleo de una u otra estrategia, algunas de estas variables son la especie; en general, las ratas tienden a detener durante la interrupción (Roberts, 1981), mientras que las palomas tienden a re-inicializar (Roberts, et al., 1989). La cepa a la cual pertenecen los animales también influye, por ejemplo la ratas albinas tienden a detener durante una interrupción, mientras que las ratas pigmentadas exhiben una tendencia opuesta, re-inicializan (Buhusi, Perera y Meck, 2005); otra variable encontrada es la modalidad sensorial del estímulo a ser estimado, las ratas albinas tienden a detener con estímulos visuales y re-inicializar con estímulos auditivos. Incluso la intensidad del brillo del estímulo puede modificar la tendencia ya que las ratas pigmentadas tienden a detener con intensidades bajas en contraparte a una clara tendencia de re-inicialización cuando la intensidad de la señal es alta.

Los antecedentes presentados revelan que los animales pueden discriminar duraciones de eventos simples, y revelan también los efectos de utilizar un intervalo de retención en dicha discriminación (ya sea con procedimientos de pico con interrupción o con igualación simbólica a la muestra demorada). Es claro que los diversos tipos de procedimientos utilizados para estudiar la discriminación temporal difieren uno del otro en cuanto a las contingencias de reforzamiento que han implementado. No obstante, las conductas de estimación y control temporal mantenidas por estos procedimientos tienen características en común que trascienden esas diferencias. Sin embargo, es difícil encontrar estudios que hayan presentado eventos relativamente simples de manera secuencial y utilizando intervalos de retención en un mismo procedimiento.

Contar con este tipo de procedimientos permitiría por un lado, evaluar la distribución del flujo de la acción, es decir cómo el organismo planifica, se prepara o se anticipa a eventos elementales del entorno, por el otro lado, contribuiría a especificar todos los parámetros temporales de cualquier acción. De lo anterior se plantea la pregunta: ¿Cuántas opciones locales en periodos breves pueden hacer surgir la coordinación y ejecución global de una acción? Como el entorno regularmente no es del todo predecible la duración de algunas señales es una fuente valiosa de información y puede ser importante en determinadas situaciones (deportes, música, lenguaje, propiedades físicas del movimiento), la práctica de estimar o producir determinados momentos en secuencia cobra relevancia.

Finalmente los resultados de estos experimentos de estimación temporal escasamente evalúan procesos de memoria (Santi & Hope, 2001; Santi, Lellwitz, & Gagne, 2006; Singer, Klein, & Zentall, 2006; Rayburn-Reeves & Zentall, 2009), y son presentados más como evidencia de un modelo de discriminación temporal que supone la presencia de un reloj interno (Buhusi & Meck, 2000; Roberts, 1981; Swearingen &

Buhusi, 2010). El presente estudio intenta en primer lugar integrar en una sola tarea tanto el procedimiento de discriminación temporal como el procedimiento de pico con interrupciones; y en segundo lugar, determinar si las ratas pueden discriminar la suma de las duraciones de dos estímulos presentados secuencialmente y finalmente evaluar si al introducir un intervalo de retención al final de la secuencia de duraciones o entre los estímulos que componen la secuencia afecta diferencialmente los índices de discriminación. Si los dos periodos de retención afectan procesos de memoria, no esperaríamos encontrar una diferencia en sus efectos. Por el contrario, si encontramos efectos diferenciales, de acuerdo con los resultados obtenidos en el procedimiento de pico con interrupción, se estaría afectando un supuesto reloj. (Buhusi & Meck, 2006; Buhusi, Sasaki & Meck, 2002).

Método

Sujetos

Se emplearon 8 ratas macho de la cepa Wistar, las cuales fueron mantenidas al 85% de su peso corporal ad libitum y tenían acceso libre al bebedero. Fueron colocadas en compartimientos individuales, en el bioterio de la Facultad de Psicología con una temperatura de 21°C +/- 1 y un ciclo de luz/oscuridad de 12:12 horas. La mayor parte del alimento se proporcionó en las sesiones experimentales y sólo se dio alimento extra (alrededor de 12gr. por día) para mantenerlos al peso corporal mencionado. Todo el experimento se llevó a cabo bajo la Norma Oficial Mexicana (NOM-062) para el cuidado y uso de los animales de laboratorio, y de los estándares de la Coordinación de Ciencias Cognitivas y del Comportamiento de la Facultad de Psicología de la UNAM, para el uso y manejo de animales de laboratorio.

Aparatos

Se utilizaron de ocho cajas de condicionamiento operante idénticas cuyas dimensiones eran 26 cm X 30.5 cm X 22 cm. Las cajas en la pared frontal tenían dos palancas fijas, posicionadas a una altura de 13.5 cm y una separación de 8.5 cm. Por encima de éstas estaban colocadas luces con intensidades de 100 miliamperios a la izquierda y 20 miliamperios a la derecha, al fondo de la caja experimental otra que fungió como luz general, la cual estaba colocada a una altura de 23 cm con una intensidad de 100 miliamperios. Las cajas estaban equipadas con dos tipos de tonos con frecuencias de 4 KHz y 400 Hz, los cuales tenían duraciones de 2, 4 y 8 segundos, todos los tonos tenían un volumen de 70 decibeles. Cada caja poseía un extractor de aire el cual servía de ruido blanco y la habitación experimental contó con dos bocinas que también emitían ruido blanco, para evitar el traslape de tonos en las cajas experimentales. El control y registro de las respuestas se llevó a cabo con una computadora personal 486-PC conectada a una interfase MED-PC (Med Associates, St. Albans, VT).

Procedimiento

Pre-entrenamiento: Se sometió a los organismos a sesiones de moldeamiento, de 30 minutos o 30 reforzadores. A cada aproximación a las palancas o presión se les proporcionó un pellet. Posterior a tres sesiones consecutivas con obtención del reforzador al 80% se introducía a los animales a sesiones de entrenamiento. A medida que los sujetos adquirían la conducta de presionar la palanca, eran colocados en un procedimiento de discriminación condicional, compuesta por dos fases de entrenamiento y dos de prueba.

Para la fase de *Entrenamiento-Adquisición* al finalizar la secuencia, el espacio experimental era iluminado por todas las luces y se le daba a elegir entre las dos palancas, la secuencias cortas eran asociadas al operando derecho, mientras que la secuencia larga era asociada al operando contrario, sin embargo se realizó el contrabalanceo correspondiente, si se trataba de una secuencia corta podían elegirse dos

duraciones para iniciar la secuencia, 2 o 4 s si se elegía 2 s podía presentarse en el tono *a* (alto) o *b* (bajo), posteriormente se elegía la duración que completara la secuencia, es decir, 4 s que de igual forma podía presentarse con el tono *a* o *b*, para una secuencia larga podían elegirse dos duraciones para iniciar la secuencia, 8 o 4 s si se elegía 8 s podía presentarse en el tono *a* (alto) o *b* (bajo), posteriormente se elegía la duración que completara la secuencia, es decir, 4 s que de igual forma podía presentarse con el tono *a* o *b*. Las presentaciones de las secuencias eran semialeatorias, 50% para las secuencias cortas y 50% para las secuencias largas, y la selección del tipo de secuencia fue al azar. Las sesiones finalizaban al cabo de 90 ensayos, donde las respuestas correctas eran reforzadas con una pella de comida (Bioserv de 45 mg fórmula A/I purina) e iniciaban el intervalo entre ensayos variable (IEE) de 15 s en promedio (5, 10, 15, 20 o 25 s) y las respuestas incorrectas producían de inmediato el IEE, cual se caracterizaba por tener la luz general encendida. Los criterios de cambio de condición fueron de índices de discriminación (porcentaje de respuestas correctas), superiores a 80% por tres días consecutivos o 75% por cinco días consecutivos. Las sesiones experimentales fueron corridas seis días a la semana aproximadamente a la misma hora.

Todas las fases de *entrenamiento-adquisición* están representadas en el panel superior de la Figura 1; las flechas indican el orden de presentación de los componentes de cada ensayo, los círculos representan los tipos de estímulos y los rectángulos representan componentes de cada ensayo (intervalos de retención, presentación de los estímulos muestra, estímulo de comparación, demoras e intervalos entre ensayos).

En la segunda fase, *Entrenamiento Probabilístico*, se mantuvieron las condiciones anteriormente descritas, pero se disminuyó la probabilidad de reforzamiento al 75%. Esta fase tiene como objetivo entrenar al organismo en mantener la conducta de discriminación sin que se obtenga reforzamiento.

Prueba

En las dos *fases de retención* se mantuvieron las condiciones de la fase de entrenamiento probabilístico con la particularidad de que en cada sesión de esta fase, en el 40% de los ensayos, las luces laterales se iluminaban inmediatamente después de que se apagaba el tono (intervalos de retención iguales a cero segundos). En el otro 60% de los ensayos, se introdujo un intervalo de retención de 2, 5 o 15 s (20% para cada duración). Los intervalos de retención fueron presentados de dos formas: como una condición de *intervalo de retención entre componentes* (IREC) o como una condición de *intervalo de retención al final de la secuencia* (IRFS). Cabe señalar que el orden de presentación de estas condiciones se contrabalanceó entre los sujetos. Durante los intervalos de retención (IR) todas las luces del espacio experimental estuvieron apagadas, para no confundirlo con el intervalo entre ensayos (IEE) donde igualmente todas las luces del espacio experimental fueron apagadas a excepción de la luz general. Estas fases de retención duraron 10 sesiones de 120 ensayos cada una y a su terminación se re-entrenó a los animales en las fases de entrenamiento y entrenamiento probabilístico.

La Figura 1 muestra el diagrama de flujo en cada una de estas condiciones; el panel intermedio es la representación esquemática de la condición IRFS y el panel inferior es la representación esquemática de la condición IREC. Las flechas indican el orden de presentación de los componentes de cada ensayo, las bocinas representan tipos de tono (alto/agudo – bajo/grave) y los rectángulos representan los componentes de cada ensayo (intervalos de retención, presentación de los estímulos muestra, estímulo de comparación, e intervalos entre ensayos). En la Tabla 1 se muestran las distintas fases, número de ensayos por condición, valores utilizados para los intervalos de retención así como las probabilidades de reforzamiento en las distintas condiciones del experimento, los números en normales y negritas indican si el tono fue agudo o grave respectivamente.

Tabla 1. Ensayos, IR, secuencias de duraciones y probabilidades de reforzamiento para ambas condiciones de prueba

Fases	Ensayos	Eventos Asociados
Entrenamiento	100	a) 2-4 b) 4-2 c) 4'-2' d) 2'-4'
		e) 2-4' f) 2'-4 g) 4'-2 h) 4-2'
		i) 8-4 j) 4-8 k) 8'-4' l) 4'-8'
		m) 8-4' n) 4'-8 o) 8-4 p) 4-8
		Intervalos de Retención: 0"
		Intervalos Entre Ensayos: 5", 10", 15", 20", 25"
Entrenamiento-Probabilidad	100	Lo mismo que en entrenamiento solo que con la probabilidad de reforzamiento al 75%
		Intervalos de Retención: 0"
		Intervalos Entre Ensayos: 5", 10", 15", 20", 25"
Prueba con demoras (Condición Entre Componentes y Condición Antes de la Decisión, Contrabalanceados)	120	a) 2-4 b) 4-2 c) 4'-2' d) 2'-4'
		e) 2-4' f) 2'-4 g) 4'-2 h) 4-2'
		i) 8-4 j) 4-8 k) 8'-4' l) 4'-8'
		m) 8-4' n) 4'-8 o) 8-4 p) 4-8
		Intervalos de Retención: 0", 2", 5", 15"
		Intervalos Entre Ensayos: 5", 10", 15", 20", 25"

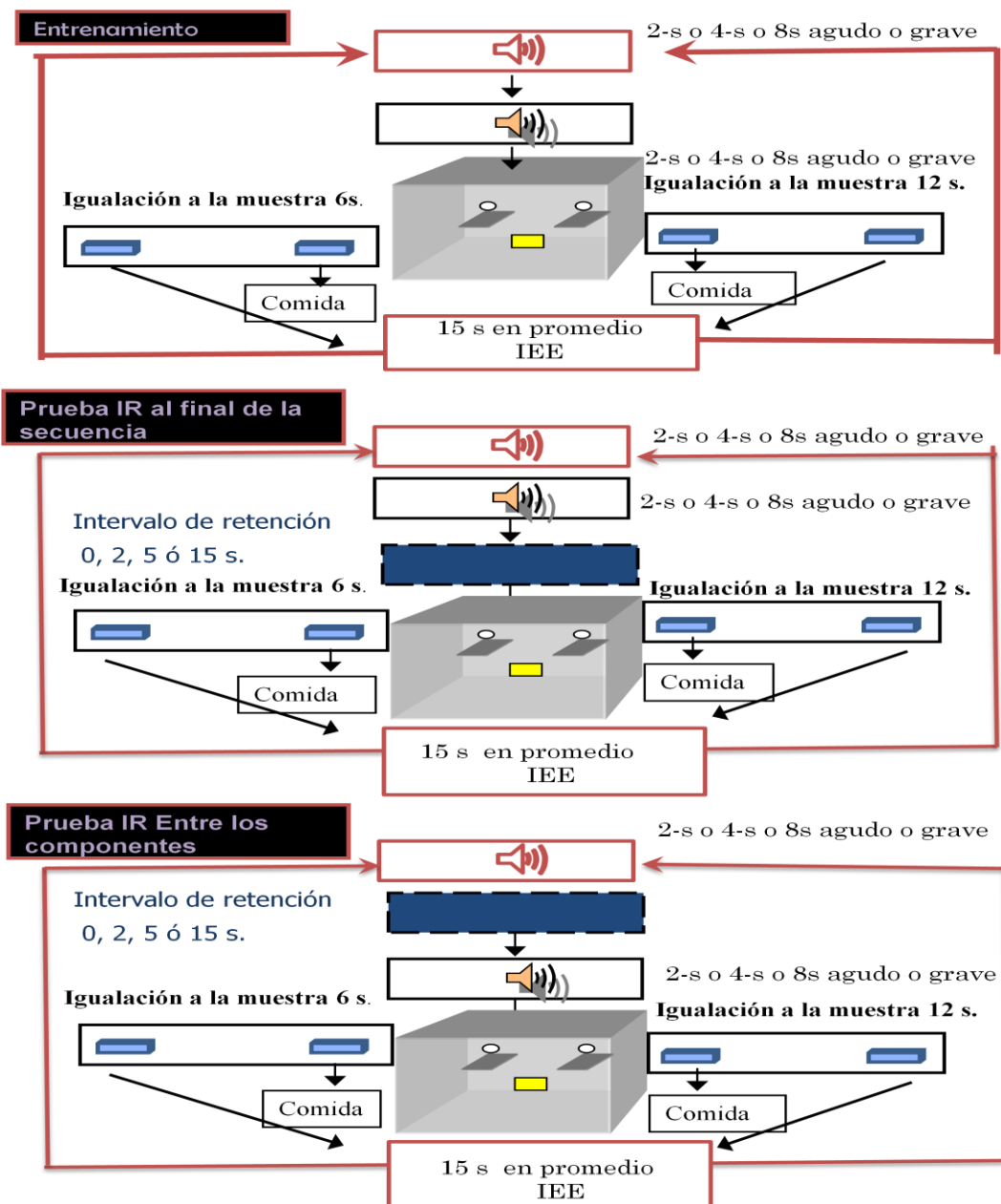


Figura 1. Diagrama de flujo en cada una de las condiciones experimentales

Resultados

Adquisición

La variable dependiente fue la proporción de ensayos con respuestas correctas (i.e., el índice de discriminación), ésta se computó para los diferentes intervalos de retención, tipos de ensayos, las condiciones de entrenamiento-adquisición y pruebas de retención. Los datos individuales se graficaron en la Figura 2 en función de los días de entrenamiento. Los círculos en *azul claro* representan los ensayos de secuencias cortas, los círculos en *azul oscuro* representan secuencias largas. Para todas las secuencias en las dos fases de entrenamiento, se muestra un valor promedio del criterio de discriminación establecido. A excepción de los sujetos 7 y 18 a todos los sujetos alcanzaron el criterio de discriminación en menos de treinta sesiones.

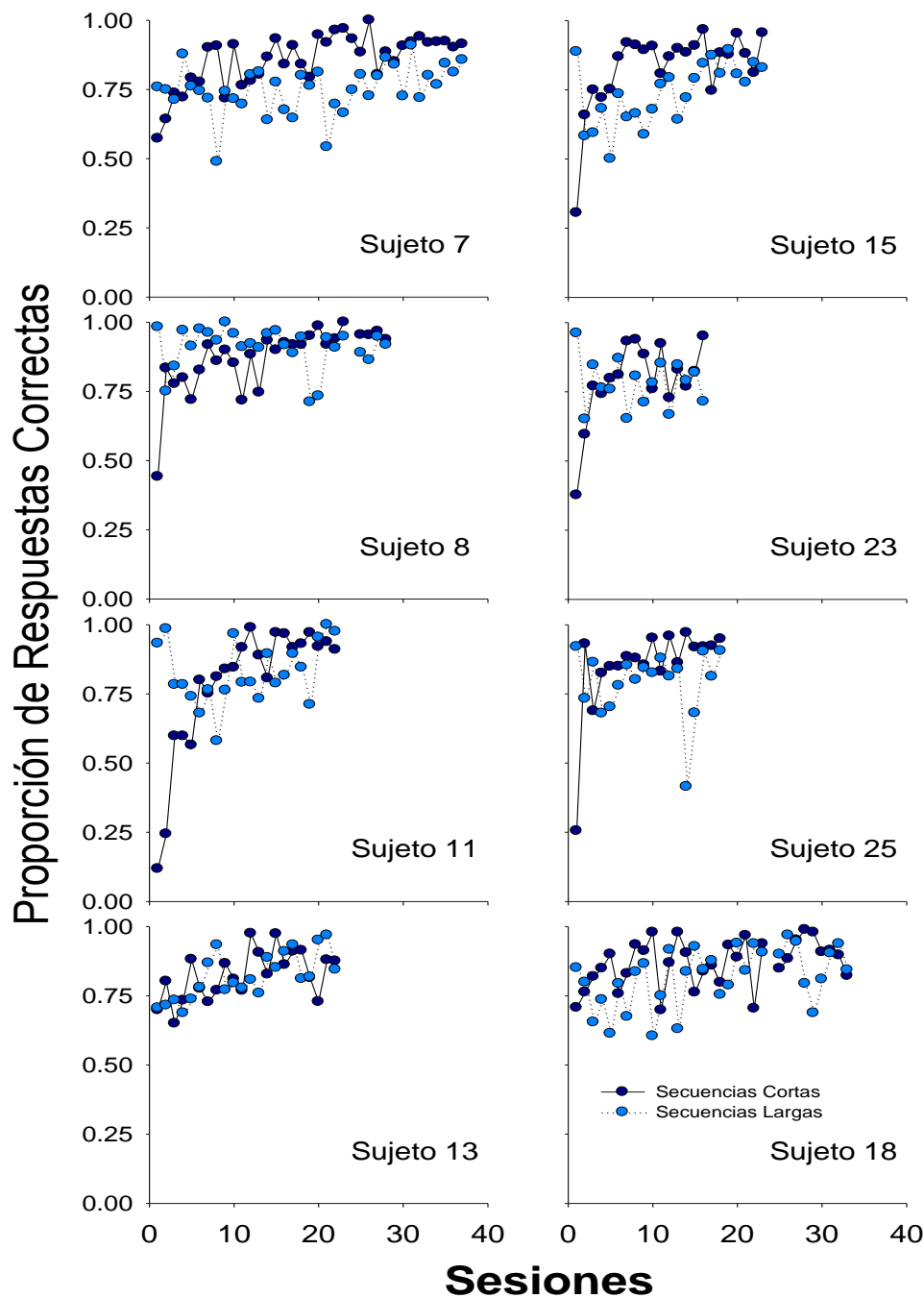


Figura 2. Promedios individuales de los índices de discriminación en las fases del entrenamiento-adquisición

Los valores promedio del índice de discriminación se presentan en la Figura 3 en función de los intervalos de retención. En la figura se muestran los datos con un criterio de agrupamiento de inicio y final de las secuencias. El panel superior muestra los índices de discriminación como una función de los intervalos de retención en la condición IRFS cuando los intervalos de retención se presentaban al final de la secuencia de duraciones. El panel inferior presenta la misma relación pero en la condición IREC cuando los intervalos de retención se presentaban entre los componentes de la secuencia. Los símbolos rojos representan las secuencias cortas, los símbolos cerrados corresponden a las secuencias cortas que finalizaban con duraciones de 4" y los símbolos abiertos a las secuencias cortas que iniciaban con duraciones de 4". Los símbolos azules representan las secuencias largas, los símbolos cerrados

corresponden a las secuencias largas que finalizaban con duraciones de 4" y los símbolos abiertos a las secuencias largas que iniciaban con duraciones de 4". Los símbolos aislados en los paneles de la Figura 3 representan el valor promedio durante los últimos cinco días de la fase de entrenamiento.

En el panel inferior para la condición IREC se puede observar que el valor promedio del índice de discriminación para secuencias cortas disminuyó ligeramente para la secuencia de tipo 4"-2" (símbolos rojos abiertos) en relación con las secuencias de tipo 2"-4" (símbolos rojos cerrados), sin embargo ambos tipos de secuencias cortas se mantuvieron constantes a lo largo de la duración de los intervalos de retención sin llegar a niveles de indiferencia o por debajo del 0.5. Una inspección visual general para los índices de discriminación para las secuencias largas revela que en este tipo de secuencias dichos índices disminuyeron más que en las secuencias cortas, sin embargo para las secuencias del tipo 4"-8" (símbolos azules abiertos) la disminución en el valor promedio del índice de discriminación fue ligeramente más pronunciado que las secuencias tipo 8"-4" (símbolos azules cerrados) incluso con valores promedio cercanos a un intervalo de retención con valor de 0, pero en promedio siempre se mantuvieron por arriba de 0.5.

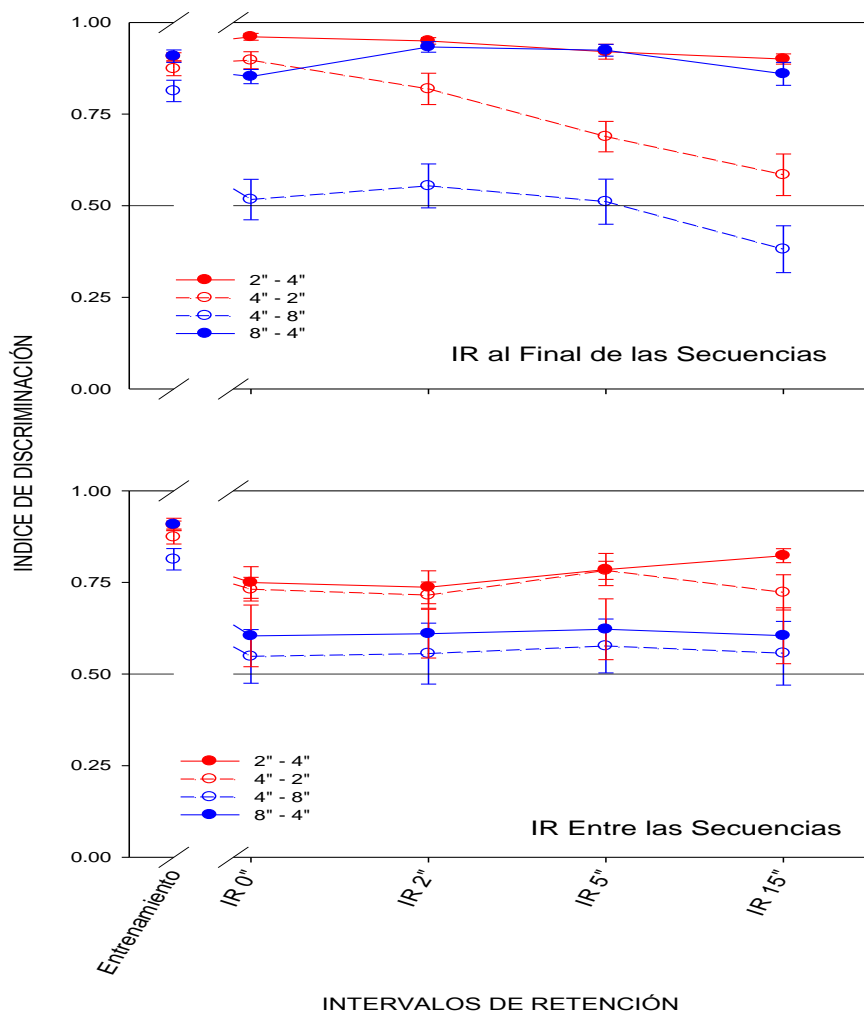


Figura 3. Promedios en las fases de prueba de los índices de discriminación utilizando el criterio de análisis de inicio y final de la secuencia Cuando el intervalo de retención aparecía al final de las secuencias o antes de la decisión (IRFS) panel superior y cuando se presentaba entre los componentes de las secuencias (IREC), panel inferior.

En el panel superior, se muestran los índices de discriminación como una función de los intervalos de retención en la condición IRFS, donde las secuencias del tipo 4"-2" (símbolos rojos abiertos), se presenta una disminución en los índices de discriminación, sin llegar a estar por debajo del azar. Las secuencias del tipo 2"-4" (símbolos rojos abiertos), se mantienen con índices de discriminación muy parecidos a los de las fases de entrenamiento e incluso por arriba del criterio. En el mismo panel para las secuencias largas se puede observar que las secuencias del tipo 4"-8" (símbolos azules abiertos), disminuyen en su ejecución, al igual que en la condición IREC, aún con valores promedio cercanos a un intervalo de retención con valor de 0, sin embargo sin importar el valor del intervalo de retención los índices en su gran mayoría caen muy cercanos o por debajo del azar (0.5), no ocurre lo mismo con las secuencias largas del tipo 8"-4" (símbolos azules cerrados) donde los índices de discriminación se mantienen con índices de discriminación constantes y por arriba del criterio de ejecución a lo largo de los intervalos de retención.

En el panel superior en la condición IRFS se aprecia una ligera asimetría en los índices de discriminación quedándose arriba las ejecuciones en las secuencias cortas y disminuyendo ligeramente en las secuencias largas del tipo 4"-8", dicho efecto ha sido ampliamente reportado en la literatura y es conocido como "efecto de elección al corto".

Un análisis de varianza múltiple de medidas repetidas (MANOVA,) con 4 factores (Condición IREC-IRFS, IR, secuencias y tipo de ensayo) mostró diferencias significativas para los factores de condición [$F(1,14)=9.43$, $p < .05$], tipo de secuencia [$F(1, 14)=20.21$, $p < .05$], duración de los intervalos de retención [$F(3, 42)=40.68$, $p < .05$], tipos de ensayos [$F(7, 98)=5.69$, $p < .05$] y para las interacciones tipo de secuencia y condición [$F(1, 14)=6.95$, $p < .05$] tipo de ensayos y condición [$F(7,98)=4.82$, $p < .05$], intervalos de retención y secuencias [$F(3, 42)=4.47$, $p < .05$], intervalos de retención y tipo de ensayo [$F(21,294)=30.67$, $p < .05$], intervalos de retención, tipo de ensayo y condición [$F(21,294)=16.85$, $p < .05$], intervalos de retención, secuencias y tipo de ensayo [$F(21,294)=1.65$, $p < .05$]. Todas las demás interacciones no fueron significativas. Los análisis con distintas planeaciones comparadas para determinar si el tipo de tono (grave o agudo) utilizado en la secuencias (cortas o largas) a través de las condiciones (IREC vs IRFS) era determinante para la discriminación, no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

Un análisis con planeaciones comparadas más específico agrupando los tipos ensayo de acuerdo con qué duración inician o finalizan la secuencia (2" ó 4" secuencias cortas y 4" ó 8" secuencias largas) mostró diferencias significativas [$F(1, 7)=285.90$, $p < .05$]. Con base en este resultado los datos fueron re-analizados, se estableció un criterio de agrupamiento representado en la figura 3 de inicio y final de las secuencias y se clasificaron cuatro factores (Condición IREC-IRFS, IR, Secuencias e Inicio-Fin de la Secuencia). El nuevo análisis de varianza múltiple de medidas repetidas mostró diferencias significativas para los factores de tipo de secuencia [$F(1, 15)=8.40$, $p < .05$], duración de los intervalos de retención [$F(3, 45)=3.40$, $p < .05$], Inicio-Fin de la Secuencia [$F(1, 15)=18.15$, $p < .05$] y para las interacciones condición y duración de los intervalos de retención [$F(3, 5)=5.55$, $p < .05$], condición e Inicio y Fin de la Secuencia [$F(1, 15)=16.87$, $p < .05$], Secuencias e Inicio y Fin de la Secuencia [$F(1, 15)=7.85$, $p < .05$], duración de los intervalos de retención, Secuencias e Inicio y Fin de la Secuencia tipo de ensayo [$F(3, 45)=3.07$, $p < .05$].

Discusión

Un objetivo del presente estudio fue evaluar si las ratas podían responder diferencialmente ante secuencias conformadas por dos estímulos (tonos graves y tonos agudos, y sus distintas combinaciones) de diferente duración. Los resultados confirman los hallazgos positivos obtenidos con palomas (Dreyfus, Fetterman, Stubbs & Montello, 1992; Fetterman, 1995; Zamora & Bouzas, 2007). Los datos presentados

en la Figura 2, en las condiciones de *Entrenamiento* y *Entrenamiento Probabilístico* muestran que la ejecución de las ratas alcanzó los índices de discriminación en las secuencias de duraciones cortas y largas, por arriba del 75%.

Un segundo objetivo fue establecer si la inclusión e aumento de un intervalo de retención, al final o entre los elementos de la secuencia afectaba diferencialmente los índices de discriminación, hallazgo reportado con frecuencia cuando se utilizan duraciones de estímulos simples. Este objetivo fue evaluado en las condiciones de prueba, IREC (intervalo de retención entre los componentes de la secuencias) y IRFS (intervalo de retención al final de la secuencia).

Las cuatro secuencias se dividieron en dos grupos. En el primero, las secuencias comparten el último componente con igual duración (2"-4" y 8"-4", símbolos cerrados). En el segundo, las secuencias comparten el primer componente con igual duración (4"-2" y 4"-8", símbolos abiertos). La discriminación del primer tipo de secuencia sólo es posible si las ratas retienen la duración del primer componente. Bajo estas condiciones, se espera que el intervalo de retención al final de la secuencia no tenga un efecto sobre el índice de discriminación. Este resultado sugiere que la discriminación temporal se basó en la duración del primer componente. Es posible argumentar que las ratas integraron los componentes finales comunes de 4" al intervalo de retención. En este caso, los intervalos de retención efectivos irían de 4" a 20". Un argumento en contra de esta sugerencia, es que no se encontró ninguna evidencia en la disminución de los altos índices de discriminación conforme los intervalos de retención incrementaron. Por otra parte, se esperaría que los índices de discriminación disminuyeran cuando el intervalo de retención se presenta en medio de la secuencia. Precisamente este efecto se encontró, en particular cuando la secuencia iniciaba con 8" de duración. Sin embargo, al igual que en el caso del intervalo de retención al final, no se encontró evidencia de que la duración del intervalo afectara la discriminación.

El segundo grupo de secuencias compartía una duración común en el primer componente. En estas secuencias, la retención del segundo componente fue suficiente para permitir la discriminación de la duración de las secuencias. Bajo estas condiciones, la duración del intervalo de retención a la mitad de la secuencia no debe tener un efecto; mientras que cuando el intervalo ocurre al final debe tenerlo (Buhusi & Meck, 2000; Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994; Roberts, 1981). Cuando la duración del componente final fue de dos segundos, los resultados obtenidos fueron consistentes con los supuestos previos. Cuando el IR aparecía a la mitad de la secuencia se presentó una disminución en el índice de discriminación con valores alrededor del 75%, independientemente de su duración. Por el contrario, cuando el IR se presentaba al final, se encontró la ejecución característica de los experimentos sobre retención de estímulos temporales simples (Grant, Spetch, & Kelly, 1997; Simmons & Santi, 2012; Spetch & Wilkie, 1982; Van Rooyen y Santi, 2008; Zentall, Klein, & Singer, 2004). Cuando la duración del segundo componente fue de 8", los índices de discriminación estuvieron alrededor del 50% independientemente del lugar del IR.

La literatura sobre discriminación temporal de estímulos simples reporta como un hallazgo consistente que después de la presentación del estímulo muestra de duración corta (en este ejemplo, 2 s), las curvas de retención (índices de discriminación) disminuyen sólo ligeramente a lo largo del intervalo de retención (IR). Sin embargo, después de la muestra larga (8 s), las curvas de retención caen por debajo del 50 por ciento del nivel de azar (0.5) y el olvido ocurre mucho más rápidamente. Este resultado es conocido como "efecto de elección al corto" (Dorrance, Kaiser & Zentall; 2000; Grant & Spetch, 1994; Spetch & Wilkie, 1982). En el presente experimento, el estímulo de duración larga 8", apareció tanto como primero, como segundo componente de las secuencias largas; en ambos casos era la señal de que la secuencia era en efecto larga. Se encontró un efecto al corto, cuando el estímulo largo de 8" aparecía al

final de la secuencia, independientemente de la posición del IR. Sin embargo, cuando el estímulo de 8" era el primer componente de la secuencia, el efecto del IR sobre el índice de discriminación se observó sólo cuando aparecía entre la secuencia y no al final de ella. Estos resultados son también consistentes con la conclusión de que las duraciones del primer estímulo de la secuencia ganaron mayor control sobre el comportamiento de las ratas.

Es importante señalar que el intervalo de retención en ambas condiciones de prueba IR EC y IRFS genera una reducción en los índices de discriminación, incluso en los valores del intervalo de retención 0 s. Parece ser que el simple hecho de presentar ensayos entremezclados, como se hizo en las condiciones de prueba, deteriora la discriminación temporal. Estos resultados están relacionados con la hipótesis de confusión la cual señala que el simple hecho de cambiar de la condición de entrenamiento (en nuestro caso sin ningún tipo de intervalo de retención) a las condiciones de prueba, donde introducimos una condición novedosa y distinta a entrenamiento (es decir la utilización de los intervalos de retención) que provocara una disminución en la ejecución del organismo (Singer, Klein, & Zentall, 2006; Zentall, 2006).

En resumen, los presentes resultados sugieren que en la discriminación de secuencias temporales, los estímulos informativos (únicos a una secuencia) controlan la discriminación. Este resultado es consistente con lo reportado en estudios donde estímulos compuestos se presentan en forma simultánea (Wagner, Logan, Haberlandt & Price, 1968). Más sugerente es el resultado que el IR al término de las secuencias con igual duración del componente final no afectó la discriminación de las duraciones iniciales (2"-4" y 8"-4"). Sin embargo, con las mismas secuencias, el IR en medio sí tuvo un efecto negativo sobre la discriminación. En ambas condiciones, el tiempo del final de los estímulos iniciales a la decisión fue la misma (4" + RI final). Por ello no lo podemos atribuir a un efecto de decaimiento de la huella de la memoria. Una alternativa es considerar los modelos de estimación temporal que asumen la presencia de un reloj interno (Church, 1984; Church, 2003; Gibbon, Church & Meck, 1984). Empleando estos modelos, una posible interpretación de los resultados es que el intervalo de retención en la condición IRFS afecta a la memoria de trabajo de una decisión -corto o largo - ya adoptada. Mientras que, cuando el intervalo de retención se introduce entre los componentes de la secuencia IREC su efecto parece actuar en el mecanismo de estimación, y el IR tiene el efecto de reiniciar parcialmente el reloj cuando aparece la segunda parte de la secuencia. De igual forma el hallazgo es bastante consistente con mucha evidencia reportada en relación con la duración de la interrupción, pues se ha reportado que cuando la interrupción es breve el reloj se detiene, pero cuando es larga el reloj se reinicia (Buhusi, Paskalis & Cerutti, 2006; Cabeza de Vaca, Brown & Hemmes, 1994; Swearingen & Buhusi, 2010). Una forma alternativa de entender los resultados, más cercana a las teorías de memoria de trabajo, es suponer que al final del primer componente, las ratas ya "categorizaron" la secuencia como larga o corta y el segundo componente es una oportunidad de repasarla. Por el contrario, cuando el IR ocurre en medio de la secuencia, se borra la "categorización" como corto o largo del primer componente, y la clave para discriminar son dos estímulos de igual duración. Cuando la clave para discriminar las secuencias son los estímulos del componente final, los resultados son consistentes con los obtenidos con estímulos simples. El estímulo largo no ganó control sobre la discriminación, independientemente de la duración y posición del IR, mientras que el control ejercido por los estímulos cortos fue sensible a la duración del IR al final de la secuencia pero no entre la secuencia. Estos datos, en conjunto con la reducción en el índice de discriminación aun cuando el IR era de 0 s, sugieren que la tarea resultó "confusa" en sus instrucciones. A las ratas les resultó difícil determinar si el segundo estímulo de la secuencia después de un IR entre secuencia, era un segundo o un primer estímulo de una secuencia.

Entre las modificaciones y futuras direcciones de la presente investigación se pueden ubicar la programación mínima de ensayos con más duraciones o elementos, ya que permitirían la comparación con

las secuencias aún más complejas, y permitirían interpretar de mejor manera el supuesto de que los sujetos sólo están discriminando entre un elemento o duración de la secuencia, más que la duración total de la secuencia. Igualmente, programar un número mayor de ensayos con intervalo de retención (IR) que aumentaría la oportunidad de que los sujetos aprendieran este tipo de ensayos y las críticas en cuanto a que el organismo no posee suficiente experiencia en los ensayos con IR, podrían eliminarse.

En cuanto a las fases con intervalos de retención además del registro y análisis desarrollados en esta investigación, se podrían evaluar las respuestas generadas durante los intervalos de retención, ya que estas indicarían si los animales siguen estimando durante el IR. Esto permitiría analizar si estas respuestas anticipatorias se correlacionan con la duración total de las secuencias, permitiendo un análisis similar al efectuado en el procedimiento pico, lo que indicaría si existe una codificación prospectiva relacionada al proceso de memoria y al de la decisión (Staddon & Higa, 1999).

Los análisis sugeridos integrarían mayores y mejores conclusiones acerca de esta investigación, así como la relación entre del proceso de estimación temporal y memoria de trabajo permitirían una evaluación de las explicaciones que se ofrecen y cuáles de éstas responden mejor a los hallazgos.

Referencias

- Aum, S., Brown, B. L., & Hemmes, N. S. (2007). The Effect of Intruded Events on Peak Time: The Role of Reinforcement History during the Intruded Event. *Behavioural Processes*, 74, 187–197.
- Block, R.A., & Zakay, D. (1997). Prospective and retrospective duration judgments: a meta-analytic review. *Psychonomic Bulletin and Review*, 4, 184-197.
- Boltz, M.G. (1995). Effects of event structure on retrospective duration judgments. *Perception and Psychophysics*, 57, 1080-1096.
- Brown, S.W., & Stubbs, D.A. (1988). The psychophysics of retrospective and prospective timing. *Perception*, 17,297-310.
- Bueno, J.S. & Bueno-Júnior, L.S. (2011). Serial conditional discrimination and temporal bisection in rats selectively lesioned in the dentate gyrus. *Behavioral Processes*, 86 (3),345-58.
- Buhusi, C. V. & Meck, W. H. (2000). Timing for the absence of a stimulus: the gap paradigm reversed. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 26 (3), 305-322.
- Buhusi, C.V., & Meck,W.H. (2006). Interval timing with gaps and distracters: evaluation of the ambiguity, switch and time-sharing hypotheses. *Journal Experimental Psychology Animal.Behavioral Processes*, 32, 329–338.
- Buhusi, C.V., & Meck, W.H. (2007). Effect of clozapine on interval timing and working memory for time in the peak-interval procedure with gaps. *Behavioral Processes*, 74: 159–167.
- Buhusi, C. V., Paskalis, J. P. G. & Cerutti, D. T. (2006). Time-sharing in pigeons: Independent effects of gap duration, position and discriminability from the timed signal. *Behavioural Processes*, 71 (2-3).116-125.
- Buhusi, C. V., Perera, D. & Meck, W. H. (2005). Memory for timing visual and auditory signals in albino and pigmented rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 31 (1), 18-30.

- Buhusi, CV, Sasaki A, & Meck WH.(2002). Temporal integration as a function of signal and gap intensity in rats (*Rattus norvegicus*) and pigeons (*Columba livia*). *Journal Comparative Psychology*, 116 (4):381-90.
- Cabeza de Vaca, S., Brown, B. L., & Hemmes, N. S. (1994). Internal clock and memory processes in animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20, 184-198.
- Catania, A. C. (1970). Reinforcement schedules and psychophysical judgments: A study of some temporal properties of behaviour. En W. N. Schoenfeld (Ed.), *The theory of reinforcement schedules* (pp. 1-42). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Church, R. M. (1984). Properties of the internal clock. In J. Gibbon, L. G. Allan (Eds) *Annals of the New York Academy of Sciences: Timing and time perception*. New York: New York Academy of Sciences, pp. 566-582.
- Church, R. M. (2003). A concise guide to scalar timing theory. In W. H. Meck (Ed.) *Functional and neural mechanisms of interval timing* (pp. 3-22). Boca Raton, FL: CRC Press.
- Church, R. M., & Deluty, M.Z. (1977). Bisection of temporal intervals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3 (3), 216-228.
- Dorrance, B. R., Kaiser, D. H., & Zentall, T. R. (2000). Event duration discrimination by pigeons: The choose-short effect may result from retention-test novelty. *Animal Learning & Behavior*, 28, 344-353.
- Dreyfus, L.R., & Fetterman, J.G., Stubbs, D.A., & Montello, S. (1992). On discriminating temporal relations: Is it relational? *Animal Learning & Behavior*, 20, 135-145.
- Fetterman, G.J. (1995). The psychophysics of remembered duration. *Animal Learning & Behavior*, 23, 49-62.
- Fetterman, J.G., Dreyfus, L.R., & Stubbs, D.A. (1996). Judging relative duration: The role of rule and instructional variables. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 22, 350-361.
- Gallistel, C. R. & Gibbon, J. (2000). Time and rate in classical condition. *Psychological Review*, 107, 289-344
- Grant, D. S., & Spetch, M. L. (1994). The role of asymmetrical coding of duration samples in producing the choose-short effect in pigeons. *Learning and Motivation*, 25, 413-430.
- Grant, D. S., Spetch, M. L., & Kelly, R. (1997). Pigeons' coding of event duration in delayed matching-to sample. En C. M. Bradshaw & E. Szabadi (Eds.), *Time and behavior: Psychological and neurobehavioral analyses* (pp. 217-264). Amsterdam: Elsevier.
- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. In J. Gibbon, & L. G. Allan (Eds), *Annals of the New York Academy of Sciences: Timing and time perception* , New York: New York Academy of Sciences, pp. 52-77.
- Gibbon, J. & Church, R. M. (1990). Representation of time. *Cognition*. 37. 23-54.
- Gibbon, J., Malapani, C., Dale, C. L., & Gallistel, C.R. (1997). Toward a Neurobiology of Temporal Cognition: Advances and Challenges. *Current Opinion in Neurobiology*, 7(2), 170-184

- Honig, W. K., & Wasserman, E. A. (1981). Performance of pigeons on delayed simple and conditional discrimination under equivalent training procedures. *Learning and Motivation*, 12, 149-170.
- Ho, M.-Y., Velázquez –Martínez, D., Bradshaw, C.M. & Szabadi, E. (2002). 5-Hidroxytryptamine and interval timing behavior. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 71, 773-785.
- Killeen, P. R., & Fetterman, J. G. (1995). Categorical Scaling of Time: Implications for Clock-Counter Models. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 43-33.
- Killeen, R. P., Fetterman, J.G., & Bizo. L. A. (1997). Time's causes. En C.M. Bradshaw, E. Szabadi (eds.). *Time and Behavior: Psychological and Neurobehavioral Analyses* (pp-1-40). Amsterdam: Elsevier.
- López, F., & Menez, M. (2006). Interrumpiendo el reloj interno: efectos de la discriminabilidad y la localización de la interrupción. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 32 (1), 27-36
- Mauk, M. D. & Buonomano, D. V. (2004). The Neural Basis of Temporal Processing. *Annual Review of Neuroscience*, 27: 304-340
- Meck, W.H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, 3, 227-242
- Meck, W. (2005). Neuropsychology of timing and time perception. *Brain and Cognition*, 58 (1), 1-8
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1982). Abstraction of temporal attributes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 226-243.
- Odum, A. L., & Ward, R. D. (2007). Characterizing the effects of d-amphetamine on temporal discrimination. *Behavioural Processes*, 75 (2), 56-66.
- Roberts, S. (1981). Isolation of an interval clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 242-268.
- Roberts. W.A. (1998). *Principles of animal cognition*. Boston: McGraw Hill.
- Roberts, W. A., Cheng, K. & Cohen, J. S. (1989). Timing light and tone signals in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 23-35.
- Rayburn-Reeves, R., & Zentall, T. R. (2009). Animal memory: The contribution of generalization decrement to delayed conditional discrimination retention functions. *Learning & Behavior*, 37, 299-304.
- Santi, A., & Hope, C. (2001). Errors in pigeons' memory for number of events. *Animal Learning & Behavior*, 29, 208-220.
- Santi, A., Lellwitz, J., & Gagne, S. (2006). Pigeons' memory for sequences of light flashes: Reliance on temporal properties and evidence for delay interval/gap confusion. *Behavioural Processes*, 72, 128-138.
- Santi, A., & Van Rooyen, P. (2007). Memory for sequences of tone bursts in the rat: Reliance on temporal cues and evidence for an instructional ambiguity explanation of the choose-few effect. *Learning and Motivation*, 38, 295-313.

- Simmons, S., & Santi, A. (2012). The effect of asymmetrical training on retention functions for hedonic samples in rats. *Learning and Motivation*, *43*, 66-77.
- Singer, R.A., Klein, E.D., & Zentall, T.R. (2006). Use of a single-code/default strategy by pigeons to acquire duration sample discriminations. *Learning and Behavior*, *34*, 340-347.
- Spetch, M.L., & Wilkie, D.M. (1982). A systematic bias in pigeons' memory for food and light durations. *Behaviour Analysis Letters*, *2*, 267-274.
- Staddon, R. E. J. & Higa, J. J. (1999). Time and Memory: Towards a Pacemaker-Free Theory of Internal Timing. *Journal of the Experimental Analysis Behavior*, *71* (2), 215-251.
- Swearingen J. E., & Buhusi C. V. (2010). The pattern of responding in the peak-interval procedure with gaps: an individual-trials analysis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *36*, 443-455.
- Van Rooyen, P. & Santi, A. (2009). Pigeons' memory for time: Assessment of the role of subjective shortening in the duration comparison procedure. *Learning & Behavior*, *37*, 74-84
- Wagner, A. R., Logan, F. A., Haberlandt, K. & Price, T. (1968). Stimulus selection in animal discrimination learning. *Journal of Experimental Psychology*, *76*, 171-180
- Zakay, D., & Block, R.A. (1998). New perspective on Prospective Time Estimation. En V. De Keyser, G. d'Ydewalle & A. Vandierendonck, (eds.) *Time and the Dynamic Control of Behavior*. pp. 130-141, Germany, Hogrefe & Huber Publishers
- Zamora, O., & Bouzas, A. (2007) Discriminación y Memoria de Secuencias Temporales en Pichones. *Revista Mexicana de Psicología*, *24* (1), 127-137
- Zentall, T. R. (1998). Symbolic representation in pigeons: Emergent stimulus relations in conditional discrimination learning. *Animal Learning & Behavior*, *26*, 363-377.
- Zentall, T.R. (2006). Instructional Ambiguity in the discrimination of and memory for the duration of a stimulus. *International Journal of Psychology and Psychological Therapy*, *6* (2), 167-187.
- Zentall, R.T., Klein, E.D., & Singer, R. A. (2004). Evidence for detection of one duration sample and default responding to other duration samples by pigeons may result from an artifact of Retention-Test Ambiguity. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *30*, 129-134