



Inhibición de respuestas: Su estudio y conceptualización desde distintas perspectivas¹

Rodrigo Sosa²
Escuela de Pedagogía
Universidad Panamericana

Martha Natali Ramírez
Claustro Docente de Psicología
Universidad Westhill

Resumen

El término *inhibición de respuestas* se refiere a la capacidad de un individuo para suprimir o detener acciones que no son adaptativas. Esto puede observarse cuando en una situación determinada se ausenta una respuesta que de otro modo ocurriría siempre y cuando se conserve, en potencia, la facultad para emitirla. Este artículo presenta una revisión de las distintas perspectivas desde las cuales puede abordarse dicho fenómeno. A saber, puede estudiarse (1) las condiciones necesarias y suficientes para que se considere a un episodio conductual como una instancia de inhibición de respuestas, (2) las experiencias del individuo y factores situacionales que pueden propiciar u obstaculizar la capacidad inhibitoria, (3) las estructuras cerebrales que participan en el proceso de inhibición, y (4) el origen filogenético de la inhibición como proceso conductual. Cada una de estas perspectivas aporta información importante para la comprensión cabal de la inhibición de respuestas, lo cual quizás podría contribuir a articular fragmentos de conocimiento en la ciencia del comportamiento y en la ciencia cognitiva. El objetivo de este artículo es integrar tales fragmentos, secundando el llamado que se ha hecho desde el campo de la cognición comparada. Sin una comprensión integral de este fenómeno difícilmente se podrá ingeniar intervenciones en áreas de aplicación en las que la inhibición de respuestas tenga una participación importante.

Palabras clave: *Autocontrol, autorregulación, aprendizaje inhibitorio, cancelación de respuestas, control inhibitorio, corteza prefrontal, habénula lateral, inhibición condicionada, psicología del desarrollo, psicopatología*

¹ La referencia del artículo en la Web es: [https://www.conductual.com/articulos/Inhibicion de respuestas. Su estudio y conceptualización desde distintas perspectivas.pdf](https://www.conductual.com/articulos/Inhibicion%20de%20respuestas.%20Su%20estudio%20y%20conceptualizacion%20desde%20distintas%20perspectivas.pdf)

² Correspondencia: Dr. Rodrigo Sosa. Álvaro del Portillo No. 49, Col. Ciudad Granja, C.P. 45010, Zapopan, Jalisco, México. rsosas@up.edu.mx



Abstract

The term *response inhibition* refers to the ability of an individual to suppress or stop actions that are not adaptive. This can be seen when, in a given situation, a response that would otherwise occur is absent as long as the ability to emit it is potentially preserved. This article presents a review of the different perspectives from which this phenomenon can be approached. Namely, (1) necessary and sufficient conditions to consider a behavioral episode as an instance of response inhibition, (2) experiences of the individual and situational factors that can promote or hinder inhibitory capacity, (3) brain structures that participate in the inhibitory process, and (4) phylogenetic origin of inhibition as a behavioral process, could be studied. Each of these perspectives provides important information for a comprehensive understanding of response inhibition, which perhaps could contribute to articulate fragments of knowledge in behavioral science and cognitive science. The aim of this article is to integrate such fragments, undertaking the call that has been made from the field of comparative cognition. Without a comprehensive understanding of this phenomenon, it will be difficult to engineer interventions in application areas in which response inhibition plays an important role.

Palabras clave: *Self-control, self-regulation, inhibitory learning, response cancelation, inhibitory control, prefrontal cortex, lateral habenula, conditioned inhibition, developmental psychology, psychopathology*

Introducción

A lo largo de su ciclo de vida, los organismos aprenden a utilizar la información de su entorno para garantizar (o, al menos, hacer más probable) su supervivencia y/o reproducción. Por ejemplo, un individuo suele exhibir tendencias conductuales anticipatorias ante estímulos o claves que han sido asociadas consistentemente con una consecuencia favorable o desfavorable. Esto permite explotar los recursos disponibles y evitar las potenciales amenazas. Sin embargo, en ocasiones el entorno también puede albergar claves que contradicen o anulan confiablemente una relación previamente aprendida entre alguna clave y una consecuencia. Por consiguiente, ejecutar la tendencia conductual previamente aprendida sería, en el mejor de los casos, un desperdicio de energía; y, en el peor de los casos, podría desviar al organismo en cuestión de recursos valiosos o, incluso, poner en riesgo su vida. Siendo este el caso, el organismo se beneficiaría si fuera capaz de suprimir o detener las tendencias conductuales desencadenadas prematuramente por claves que antes estuvieron asociadas con una consecuencia particular. El estudio de la inhibición de respuestas busca entender la naturaleza de este fenómeno, implicando esto encontrar las determinantes genéticas, fisiológicas, biográficas, situacionales y evolutivas que posibilitan su ocurrencia.

En los últimos años se ha acumulado una considerable cantidad de trabajo empírico y elaboraciones teóricas sobre la inhibición de respuestas. Es por esto que el presente artículo se intenta presentar una revisión de la literatura clásica y contemporánea sobre inhibición de respuestas que permita, en la medida de lo posible, articular una aproximación integral a este tópico. Para complicar las cosas, frecuentemente existen discrepancias en los hallazgos obtenidos por distintos grupos de investigación o entre las posturas adoptadas por distintos teóricos. Por consiguiente, esta revisión comenzará discutiendo algunas



controversias que se han suscitado históricamente alrededor del concepto más genérico de *inhibición* en la psicología. También, a lo largo del texto, se intentará presentar los hallazgos de estudios empíricos como provisionales; esto debido a que frecuentemente se puede encontrar un artículo que contradiga los resultados de otro. Por tanto, las conclusiones respecto de cualquier resultado que no haya sido consistentemente replicado deberían de hacerse con cautela.

Para presentar las perspectivas a partir de las cuales puede abordarse el tema de la inhibición de respuestas, el presente artículo adoptará la aproximación aristotélica de las *cuatro causas*. De acuerdo con dicha aproximación, existen cuatro diferentes abordajes complementarios necesarios para poder ostentar un conocimiento cabal sobre algún fenómeno natural. Killeen (2001) propuso que este principio es apto para aplicarse a fenómenos psicológicos. Este autor propone que un fenómeno psicológico puede abordarse: (1) a partir de descripciones abstractas o mapas lógicos que estipulan los componentes mínimos del fenómeno (causa formal); (2) a partir de los sustratos biológicos que posibilitan la clase específica de interacción del individuo con su entorno (causa material); (3) a partir de las funciones adaptativas a las que sirve o sirvió el fenómeno psicológico (causa final); y (4) a partir de las experiencias y factores situacionales que desencadenan, impiden o modulan la aparición del fenómeno (causa eficiente).

Para abordar la causa formal de la inhibición de respuestas, se presentan propuestas teóricas adoptadas para conceptualizar la naturaleza de la inhibición de respuestas; por supuesto, por parte de autores que la han reconocido como un fenómeno empírico válido y/o un constructo teórico útil. Posteriormente, se abundará sobre el abordaje que se ha hecho de la inhibición de respuestas desde dos tradiciones de investigación discernibles; a saber, desde los estudios sobre aprendizaje asociativo en animales no humanos y desde la llamada psicología cognitiva. Por supuesto, estas tradiciones no son mutuamente excluyentes, pero en ocasiones parecería que no hay mucho contacto entre ellas. A nuestro entender, los trabajos desde la perspectiva asociacionista parecen estar más interesados en dilucidar los mecanismos mediante los cuales se producen cambios conductuales momento a momento; esto muchas veces logra explicar exitosamente fenómenos que implican cambios en la conducta producto del efecto acumulado de experiencias repetitivas en una secuencia particular. Por otro lado, la psicología cognitiva clásica típicamente se ha interesado ya sea por la trayectoria de cambio o fenómenos específicos que se dan en una edad específica o en especies específicas, esto frecuentemente sin invocar mecanismos subyacentes en forma de experiencias de interacción específicas sino de estructuras mentales. En las últimas décadas, se ha popularizado el campo conocido como *cognición comparada*, el cual según sus adherentes logra tanto matizar como incrementar los puntos de encuentro entre los abordajes asociativo y cognitivo (Zentall, 2012; Zentall, 2013). Uno de los propósitos del presente artículo es justamente sumarse a este espíritu unificador alentado por la cognición comparada, siempre desde un punto de vista crítico.

Más adelante en el artículo, una vez revisados los paradigmas y aproximaciones teóricas más representativas, se aborda la causa material de la inhibición de respuestas. En esta sección se revisará estudios que han intentado rastrear los sistemas de estructuras cerebrales que participan en el proceso de inhibición de respuestas. Para abordar la causa final de la inhibición de respuestas, se esboza un análisis ecológico sobre las funciones adaptativas que podría cumplir este proceso en entornos naturales. En dicha sección también se esboza la trayectoria filogenética de estructuras cerebrales que sostienen una conocida relación con la inhibición de respuestas revisando estudios sobre neuroanatomía comparada. Respecto a la causa eficiente, el presente artículo revisa los resultados de trabajos sobre los factores del desarrollo o situacionales que promueven un mayor o un menor grado de inhibición de respuestas en un individuo.



Las últimas secciones del artículo están abocadas a revisar estudios con una mayor inclinación a la psicología aplicada en diferentes campos. Se presentan estudios que evalúan correlatos de medidas de inhibición con indicadores de comportamiento social, comportamiento saludable, desempeño académico y condiciones psiquiátricas y neurológicas. En dichas secciones es posible contemplar la enorme relevancia social del proceso de inhibición de respuestas pero, a la vez, se contempla la dificultad de evaluar adecuadamente su impacto tomando en cuenta los múltiples factores que intervienen en este tipo de estudios. Esto supone un gran reto para los investigadores interesados en seguir conduciendo este tipo de estudios y también para aquellas personas que quieran emprender programas de intervención basados en la evidencia disponible en el campo. Finalmente, se presentan algunas reflexiones sobre el tema abordado con la intención de integrar, en la medida de lo posible, el contenido del artículo. Asimismo, se presentan algunas ideas que podrían guiar investigaciones futuras.

Controversia en cuanto al Concepto de *Inhibición* en Psicología

Históricamente, el tema de la inhibición ha generado controversia en el ámbito de la psicología. Autores de corrientes teóricas tan dispares como el conductismo radical y la psicología cognitiva han elaborado agudas críticas en contra del uso del término *inhibición* como constructo explicativo.

En primer lugar, esparcidos a lo largo del influyente libro *La Conducta de los Organismos* de Skinner (1938), se encuentran varios cuestionamientos con respecto al uso del concepto de *inhibición*. En ese entonces, el término había sido diseminado por Pávlov (1927) y era usado por sus descendientes intelectuales. Skinner atacó la validez lógica, la correspondencia empírica y la parsimonia del concepto; e incluso criticó el origen neurofisiológico del uso del término. En casi todas sus críticas, Skinner incurrió en falacias argumentativas o conjeturó sin contar con evidencia suficiente en un intento por persuadir a su audiencia de abandonar el uso del término *inhibición* (ver Sosa & Ramírez, 2019, para una revisión).

De las críticas emitidas por Skinner, quizás podríamos retomar aquella que cuestiona el tema de la parsimonia. Este autor propone que la inhibición no es, por derecho, un fenómeno ontológicamente delimitado de otros fenómenos psicológicos, ya que su despliegue empírico simplemente implica una disminución en la tasa de respuestas (i.e., frecuencia de respuestas por unidad de tiempo) respecto de una línea base. Para Skinner, una disminución (inhibición) y un aumento (excitación) en la tasa de respuestas no podrían considerarse como dos fenómenos con diferente naturaleza (i.e., ontológicamente distintos), sino como pertenecientes a un espectro con una única dirección que puede cambiar en dos sentidos. Probablemente, dicha aclaración sea apropiada al momento de considerar la naturaleza de los fenómenos empíricos bajo la etiqueta de *inhibición*; sin embargo, la utilidad del concepto probablemente supere la posible confusión ontológica que pueda suscitar su uso (Hearst, 1972; Sosa & Ramírez, 2019). Para saber si las críticas de Skinner tuvieron efecto, basta con comparar la cantidad de menciones del concepto *inhibición* en revistas donde tradicionalmente publican los analistas experimentales de la conducta en comparación con otros foros sobre temas similares pero con menor afluencia de analistas conductuales. Probablemente, fuera del ámbito del análisis conductual, el efecto de las críticas de Skinner haya sido pequeño. Esto no quiere decir que las críticas skinnerianas hayan sido triviales, ya que una parte importante de la llamada *psicología del aprendizaje* fue influida (si no es que dominada) por el conductismo por un tiempo considerable.

Otros conductistas posteriores a Skinner lo relevaron con argumentos en contra del uso del concepto de inhibición en el terreno de la teoría del condicionamiento. Por ejemplo, Donahoe y Palmer



(1988) aseveraron que el término *inhibición* fue adoptado de la literatura fisiológica de forma acrítica. Según estos autores, en un marco de referencia fisiológico, la inhibición es susceptible de medición directa, mientras que en una conceptualización psicológica la inhibición no se puede observar directamente. Dicha disertación teórica describe una serie de trabajos empíricos sobre condicionamiento inhibitorio donde se expuso la necesidad de emplear artefactos metodológicos para poder evidenciar la inhibición.

Sin embargo, los embates de estos autores tampoco se sostienen. En primer lugar, existen estudios que han reportado la observación directa de fenómenos inhibitorios desde un marco de referencia psicológico (e.g., Batson & Best, 1981; Tobler, Dickinson, & Schultz, 2003; Wasserman, Franklin, & Hearst, 1974). Más aún, algunas de estas evidencias estuvieron disponibles desde antes de que Donahoe y Palmer publicaran su crítica, lo cual muestra una presentación sesgada de evidencias a favor de su argumento (Sosa & dos Santos, 2019a). En segundo lugar, hay casos de fenómenos que no son directamente observables sobre los cuales existe un consenso científico, por lo que dicha condición no anula su validez o su utilidad (ver Sosa & Ramírez, 2019). Un ejemplo es el caso de los agujeros negros en astronomía, que son inferidos de manera indirecta. Cierta tiempo después de publicada esta crítica, uno de los autores, Palmer (2013), reconsideró el uso del concepto de *inhibición* en casos especiales. Recomendó como herramienta conceptual los conceptos de *inhibición recíproca* y de *inhibición lateral*, tomados de la reflexología y de la neurofisiología, respectivamente. A lo largo de su escrito, sin embargo, Palmer (2013) continuó omitiendo las evidencias directas de condicionamiento inhibitorio.

En el ámbito de la psicología cognitiva, el concepto de *inhibición* ha sido considerablemente más aceptado; es inusual que surjan críticas de autores cognitivistas contra el uso de dicho concepto. Una excepción es el texto escrito por MacLeod, Dodd, Sheard, Wilson y Bibi (2003), en el que se impugna el uso del término *inhibición* cuando se invoca como recurso explicativo para dar cuenta de fenómenos asociados a ciertos procesos cognitivos. Al igual que los autores que criticaron el concepto de *inhibición* desde la perspectiva conductual, MacLeod et al. (2003) advierten que la extrapolación del término desde la neurofisiología hasta la psicología es atrevido y negligente, dado que se trata de niveles de análisis distintos. Sin embargo, a diferencia de Skinner (1938) y de Donahoe y Palmer (1988), MacLeod et al. (2003) eximen de todo cargo a los estudios de inhibición motora, mejor conocida como *inhibición de respuestas*. De acuerdo con estos últimos autores, existe evidencia suficientemente sólida de que un individuo puede cancelar exitosamente un movimiento en ciertas circunstancias. Por tanto, Macleod et al. (2003) dedican su crítica exclusivamente al concepto que ellos llaman *inhibición cognitiva*. Una vez aclarado esto, los autores cuestionan el uso del término *inhibición* cada vez que se observa un resultado en el que alguna tendencia decrece por debajo de su línea base en tareas que se considera que evalúan alguna función cognitiva.

Esta postura es similar a la declamación de Skinner (1938) en su momento; sin embargo, a diferencia de este autor, MacLeod et al. (2003) no necesariamente se esfuerzan por alcanzar una visión más parsimoniosa, sino que proponen un listado de procesos cognitivos candidatos para explicar de forma más plausible los fenómenos cognitivos bajo escrutinio. Algunos de los paradigmas analizados fueron: alternancia de tareas, efecto de Stroop, inhibición de recurrencia, olvido dirigido, marcaje visual y predisposición negativa³. Por otro lado, entre las explicaciones alternativas ofrecidas por MacLeod et al.

³ Esta es nuestra traducción del término en inglés “negative priming”.



(2003) para dar cuenta de los fenómenos presuntamente inhibitorios se encuentran: el conflicto entre respuestas, recuperación de información almacenada en memoria y procesos de repetición selectiva.

A pesar de que muchas de las críticas al uso del término *inhibición* formuladas por MacLeod et al. (2003) son bastante convincentes, estas parten en cierto modo de una dicotomía que algunos autores han considerado como perjudicial; a saber, la dicotomía entre lo conductual y cognitivo, que bien podría derivarse de una más antigua dicotomía entre lo corporal y lo mental. MacLeod et al. (2003) consideran que el significado de *inhibición* en el ámbito de lo “mental” (o cognitivo) es difuso y, por tanto, problemático. Posteriormente, estos autores acusan de circularidad al uso del término *inhibición* para referirse a fenómenos cognitivos en los que se observa una disminución respecto a la línea base de alguna variable asociada a un proceso cognitivo.

La primera crítica pareciera referirse a una limitante metodológica que surge debido a que se encuentra comprometida la accesibilidad al fenómeno que se desea examinar. Por otro lado, podría pensarse que el que los procesos mentales sean difusos se debe más bien a una falta de claridad conceptual acerca de lo que se estudia. Sin embargo, las dificultades metodológicas o la insuficiencia conceptual por sí mismas o en conjunto no anulan la plausibilidad de que la definición de inhibición pueda ser aplicada, como lo es en otros ámbitos. Respecto a la acusación de circularidad, si esta fuese válida para la inhibición en el ámbito cognitivo no queda claro por qué esta no es aplicable para el caso de la llamada inhibición motora o conductual. Es evidente que los autores consideran que los fenómenos cognitivos y conductuales son de distinta naturaleza, pero su argumento carece de una caracterización precisa de cada clase de fenómeno; de manera similar, esta postura carece de una explicación sobre cómo es que los fenómenos motores o conductuales sí son susceptibles de ser inhibidos, a diferencia de los fenómenos cognitivos.

Un Intento por Delimitar de la Naturaleza de la Inhibición de Respuestas

Hacia una definición de trabajo suficientemente clara. Un problema al momento de emprender un estudio sobre la inhibición de respuestas como un fenómeno empírico es la dificultad para delimitarlo. Por ejemplo, Berger (2011) define *inhibición* como “la función ejecutiva que refleja la habilidad de *inhibir* deliberadamente respuestas dominantes, automáticas o prepotentes (p. 31; énfasis añadido)”. Esta definición puede considerarse de poca utilidad, dado que contiene al mismo término que se pretende definir (Piñon, 1979). Adicionalmente, dicha definición parece ser estrecha, ya que estipula que el proceso de inhibición es deliberado. Por consiguiente, quedan fuera algunas formas de inhibición que otros autores han propuesto que no son deliberadas (e.g., Verbruggen, Best, Bowditch, Stevens, & McLaren, 2014a).

Quizás, una manera de evaluar en qué casos el uso del concepto de *inhibición* es útil o válido sería intentar definirlo con la mayor claridad posible; una definición atractiva por su relativa simplicidad es: *proceso en el cual una respuesta es detenida o suprimida por efecto de un agente, en tanto que la capacidad para ejecutar dicha respuesta es conservada y esta puede manifestarse tan pronto y se retire el agente moderador* (adaptado de Brunton, 1883). Dicha definición sería válida si se encontrase tan solo un ejemplo en el que se pueda aplicar, lo cual no parece difícil. A este tipo de definición, descriptiva y autocontenida, se puede añadir un complemento usual, que estipula que la respuesta a ser inhibida es de naturaleza “inapropiada”, desadaptativa o perjudicial. Esta adición aumenta considerablemente la complejidad de la definición, ya que implica dictaminar qué respuestas califican como inapropiadas, desadaptativas o perjudiciales, para lo cual es necesario hacer una evaluación del contexto en el que ocurren. Parece razonable considerar inapropiadas y desadaptativas a



aquellas respuestas que alejen al organismo de la homeostasis o de la maximización de los recursos energéticos disponibles en su entorno (e.g., Sosa & dos Santos, 2019a), que pongan en riesgo su vida o que interfieran con la realización de alguna meta (Berger, 2011).

Propuestas de subcategorías en la inhibición. Existen sistemas teóricos que han sido empleados para caracterizar diferentes subtipos de inhibición de respuestas. Por otro lado, existen sistemas teóricos que han considerado a la inhibición de respuestas como un componente de algún constructo más amplio o como un constructo relativamente amplio que pueda subsumir a constructos más específicos. En algunos casos, la inhibición se considera como un componente fundamental, pero en otros es considerada como uno de varios componentes no fundamentales ni definitorios para el constructo en cuestión. En los siguientes párrafos se describe algunos de estos sistemas teóricos; por supuesto, probablemente muchos sistemas no serán incluidos por cuestiones de espacio, pero se intentará abarcar aquellos que sean más representativos.

En un texto que podría considerarse como clásico, Barkley (1997) desarrolló un modelo de clasificación que propone tres procesos inhibitorios distinguibles, pero interrelacionados: (1) la inhibición de una respuesta previo a que se inicie su ejecución, (2) la detención de una respuesta que ya ha iniciado, y (3) la prevención de la interferencia por parte de estímulos potenciales distractores durante un período de espera. Más recientemente, este modelo ha sido simplificado para incluir solamente las primeras dos clasificaciones de procesos inhibitorios (Schachar et al., 2007). Nigg (2000) también describe un modelo de tres procesos de inhibición: (1) *Control de interferencia*, el cual refiere a la capacidad para suprimir un proceso aferente provocado por un estímulo relacionado con una respuesta que compite con una respuesta de mayor jerarquía para la consecución de una meta, suprimir la atención a los distractores que podrían retardar la respuesta primaria (i.e., de mayor jerarquía) o suprimir la reactividad a estímulos interoceptivos que pueden interferir con las operaciones de la memoria de trabajo en un momento dado. (2) *Inhibición motora intencional*, que implica el control deliberado de una respuesta motora primaria a pesar de las señales cambiantes del contexto. (3) *Inhibición en el contexto de la orientación atencional*, es decir los componentes facilitadores para la inhibición de respuestas automáticas de orientación hacia estímulos que desvíen la atención de un objetivo.

La simplificación del modelo clasificatorio de Barkley (1997) propuesta por Schachar et al. (2007) parecería útil, ya que posee un atributo deseable en un modelo de clasificación: las categorías son exhaustivas y mutuamente excluyentes (Butchvarov, 1995). El momento en que inicia el efecto inhibitorio solo puede ser antes o después de que se ejecute la respuesta a inhibir. De hecho, el recorte de la tercera categoría fue apropiado, ya que la prevención de interferencia por parte de estímulos distractores parecería no ser excluyente con la inhibición que ocurre previo a la iniciación de una respuesta. Si se realiza una evaluación del modelo clasificatorio de Nigg (2000) mediante los mismos criterios, se puede notar que este autor descuida al menos el atributo de exclusividad mutua. En primer lugar, parece plausible que un individuo pueda controlar la interferencia de estímulos intrusivos cambiantes en el contexto al tiempo que controla intencionalmente una respuesta motora, lo cual pone en duda la exclusividad de las dos primeras categorías. En segundo lugar, la tercera categoría habla de la inhibición en el contexto de la orientación atencional como si esta no pudiera ser una respuesta motora (ver Dinsmoor, 1985); por ejemplo, mantener orientación del campo visual hacia un punto móvil implica la coordinación de varias respuestas motoras, lo cual implicaría que las segunda y tercera categoría tampoco son excluyentes.



Otro modelo clasificatorio que, al igual que los anteriores, propone tres subcategorías para dar cuenta de la inhibición es aquel que propone tres diferentes eventos a inhibir, que son *acciones*, *emociones* o *pensamientos* (e.g., Dillon & Pizzagalli, 2007). Superficialmente, el modelo parece intuitivo, ya que en el lenguaje cotidiano existe una diferenciación más o menos clara entre los tres procesos a inhibir que se propone. Sin embargo, al examinar de forma más minuciosa el modelo se puede advertir, por ejemplo, que las emociones o pensamientos suelen conllevar (o implicar) a la ejecución de actos motores. Por otro lado, en muchos casos un acto motor aparentemente espontáneo es precedido por una emoción o pensamiento particular (Verbruggen, McLaren, & Chambers, 2014b). Además de la dificultad de concebir situaciones en las que se cuente con la participación ‘pura’ de alguno de estos eventos a inhibir, se encuentra el hecho de que en varios estudios empíricos se ha encontrado una superposición en la capacidad inhibitoria para los diferentes dominios propuestos (e.g., Whitmer & Banich, 2007). Finalmente, si se lleva el escrutinio de este modelo hasta las últimas consecuencias, podría decirse que una respuesta emocional y un pensamiento, en sí mismos y sin siquiera tener que provocar una respuesta motora, son instancias de acciones, por lo que la categoría ‘inhibición de acciones’ también engloba la supresión o cancelación de emociones y pensamientos.

Los sistemas clasificatorios descritos hasta ahora tienen una característica en común, y es que proponen tres categorías que subdividen a los tipos de inhibición. Por lo examinado en los párrafos anteriores, pareciera que existe una dificultad asociada a formular más de dos categorías exhaustivas y excluyentes. A pesar de ello, por lo que sabemos, existen muy pocas críticas hacia estos modelos. Quizás esta dificultad hace que predominen modelos clasificatorios basados en dicotomías. En estos modelos, una de las categorías simplemente puede ser la negación de la otra o las categorías pueden usarse para designar extremos en un continuo. Por supuesto, utilizar clasificaciones dicotómicas no garantiza que un modelo sea consistente. Por ejemplo, en un artículo posterior y considerablemente influyente, Nigg (2001) hizo una distinción entre lo que él llamó *inhibición ejecutiva* e *inhibición motivada*, donde la primera categoría se refiere a “la supresión de una respuesta o cognición para alcanzar una meta demorada representada internamente (p. 578)” mientras que la segunda se refiere al “cese en el responder o en la conducta [sic] impulsado por ansiedad, incertidumbre o miedo (p. 578)”. El lector podrá anticipar las objeciones que podrían plantearse siguiendo la línea argumentativa elaborada anteriormente. El mismo Nigg (2001) reconoce que las categorías que forman parte de su propuesta no necesariamente son excluyentes. No resulta demasiado difícil contemplar que puede existir cierto grado de implicación motivacional al intentar alcanzar una meta lejana; de manera similar, un individuo que se encuentra involucrado en una situación aversiva puede plantearse como meta evadir dicha situación.

Otro modelo de clasificación dicotómico propuesto por Brass y Haggard (2008) plantean que el factor desencadenante de un proceso inhibitorio puede ser *externo* o *interno*. Según estos autores, el primer tipo de determinante proviene de la interacción del individuo con su entorno, mientras que el segundo depende de la “intención” del mismo individuo. Según Verbruggen et al. (2014a), este modelo clasificatorio plantea una falsa dicotomía; sugieren que parte de la confusión tiene que ver con diferencias procedimentales que se han asociado a los presuntos determinantes. Específicamente, se ha hablado de control inhibitorio externo cuando existe un estímulo que señala la pertinencia de no responder, mientras que se habla de control inhibitorio interno cuando el individuo debe abstenerse de responder en ausencia de estímulos exteroceptivos explícitos. En este último caso, en el que no existe un estímulo externo demasiado obvio, se puede estar tentado a adjudicar agencia a alguna entidad interna responsable de suprimir o detener la respuesta sin explicar qué es lo que ocasiona que dicha entidad ejerza su efecto inhibitorio. Verbruggen et



al. (2014a) sostienen que un acto (excitatorio o inhibitorio) nunca sucede en el vacío, sino que múltiples fuentes de información lo determinan en un momento dado. Es posible que ni los participantes ni los investigadores sean conscientes de cuáles son esas fuentes de información; sin embargo, esta limitante es de tipo metodológico y no debería de ser una excusa para improvisar procesos de estatus ontológico dudoso.

Tradicionalmente, tanto en diversas corrientes de la psicología como en ámbitos fuera de la psicología se han utilizado términos que sugieren un determinante interno que participa en la inhibición de respuestas; algunos ejemplos son la *fuerza de voluntad* (lenguaje cotidiano), *fortaleza yoica* (psicoanálisis), *autocontrol* (psicología conductual), *autorregulación* (psicología cognitiva) o *control ejecutivo* (neurociencia cognitiva). Si bien no en todos los casos estos términos son invocados como recursos explicativos, algunos de ellos parecen denotar en su misma composición la participación de un agente interno responsable del control inhibitorio (e.g., *fortaleza yoica*, *autocontrol*, *autorregulación*), lo cual podría terminar confundiendo a la audiencia que no está familiarizado con la literatura. Verbruggen et al. (2014b; ver también Viúdez, 2019) advierten que este tipo de posturas puede conllevar a una homunculización del control del comportamiento que resulta inconveniente. De acuerdo con estos autores, al dar cuenta de un episodio de inhibición de respuesta apelando, por ejemplo, a las intenciones del individuo se cae en la trampa de pretender explicar el proceso, cuando en realidad solamente se lo está redefiniendo. Más aún, la circularidad de esta pseudoexplicación podría representar un obstáculo al momento de intentar utilizarla como fundamento en el ámbito aplicado. Por lo tanto, Verbruggen et al. (2014b) recomiendan esforzarse por elaborar descripciones detalladas sobre las relaciones funcionales entre los eventos involucrados en un episodio de inhibición de respuesta.

Verbruggen y Logan (2008) sugieren que los procesos inhibitorios pueden clasificarse como *proactivos* o *automáticos*. Al investigar la inhibición de respuestas en humanos, se puede proveer a los participantes con instrucciones explícitas sobre cómo resolver una tarea o se puede dejar que los individuos aprendan por sí mismos las reglas. En el primer caso, los individuos son conscientes (i.e., son capaces de verbalizar) desde el primer ensayo de las relaciones entre estímulos, respuestas y consecuencias en la tarea; por ejemplo, “para obtener puntos, debo responder cuando aparezca un cuadrado y no debo responder cuando aparezca un rombo”. Si no se otorgan instrucciones, los participantes probablemente tendrán que cometer errores para poder abstraer las reglas para resolver la tarea. En el momento en que los individuos abstraen las reglas se dice que son ‘conscientes’ de ellas y entonces pueden usarlas como comandos o para poder monitorear y retroalimentar su desempeño. En contraste, cuando se estudia la inhibición de respuestas con animales no humanos (también es aplicable en el caso de infantes y personas sin uso del lenguaje), no es posible proporcionar instrucciones, dado que los sujetos no poseen un lenguaje. Por consiguiente, los sujetos dependen del ‘ensayo y error’ para poder dominar la tarea y tampoco pueden abstraer fácilmente reglas para guiar su ejecución debido a que esto requiere, nuevamente, una mediación lingüística.

Ahora, parecería apropiado preguntar: ¿Cuando una persona llega a dominar una tarea de inhibición de respuestas, participa algún proceso equivalente al que tiene lugar en el resto de los animales? La respuesta que ofrecen Verbruggen y Logan (2008) es que probablemente sí: un proceso ‘automático’ dissociable del proceso consciente o ‘proactivo’ participa en la inhibición de respuestas en humanos. Sin embargo, el hecho de que ambas fuentes putativas de control inhibitorio sean lógicamente dissociables no quiere decir que no puedan participar simultáneamente en un mismo episodio de inhibición de respuesta (Verbruggen et al. 2014a). Este es un ejemplo de un modelo clasificatorio dicotómico en el que las categorías supuestamente representan extremos de un continuo. De acuerdo con Verbruggen et al. (2014a), mientras más practique



una persona el control inhibitorio en una situación dada, mayor será la participación del proceso automático, como ellos le llaman, 'la inhibición refleja'.

Verbruggen et al. (2014a) proponen que la inhibición refleja es desarrollada por medio de condicionamiento pavloviano. El condicionamiento pavloviano es un fenómeno de aprendizaje asociativo en el que un estímulo adquiere la capacidad para controlar una tendencia conductual nueva después de haber sostenido una relación estadística (i.e., contingencia) particular con algún otro estímulo (Mallea, Bustamante, Míguez, & Laborda, 2019). Los autores reconocen que las tareas usadas con mayor frecuencia para estudiar la inhibición de respuestas son de naturaleza operante o instrumental. El condicionamiento operante también es un fenómeno de aprendizaje asociativo en el sentido de que los protocolos implican establecer una relación de contingencia particular entre respuestas y consecuencias (Dragoi & Staddon, 1999). Usualmente, las tareas para estudiar la inhibición de respuestas implican una situación en la que el individuo debe responder ante cierto estímulo y no responder cuando se presenta un estímulo diferente para obtener una ganancia; evidentemente la respuesta es el principal determinante del resultado global en la tarea, lo cual permite clasificar a la tarea como 'operante'. Si bien existen protocolos para estudiar la inhibición de respuestas mediante paradigmas pavlovianos, es decir, sin la necesidad de una contingencia operante explícita (ver Sosa et al. 2019), se ha propuesto que existe una implicación de contingencias pavlovianas en situaciones operantes de inhibición de respuestas y viceversa (Sosa & dos Santos, 2019a).

Un ejemplo de elaboración teórica para dar cuenta de la implicación de procesos pavlovianos en situaciones operantes es la ofrecida por Verbruggen et al. (2014a). Para estos autores, el apareamiento entre la señal que indica que no hay que responder y la experiencia de abstenerse de responder califican como una contingencia de tipo pavloviana que puede participar en el desarrollo de inhibición automática o refleja. Se asume que este proceso tiene como consecuencia la inhibición *específica* de la respuesta inhibida. Por otro lado, de acuerdo con estos autores, este tipo de tareas también implica un apareamiento pavloviano entre la experiencia de responder ante la señal que indica que no hay que responder y la experiencia de no obtener la ganancia. En tales casos, en los que no se obtiene la ganancia cuando existía información que sugería la posibilidad de recibirla, se experimentaría una reacción emocional de frustración que suprimirá *de forma general* futuras respuestas ante dicha señal y no específicamente la respuesta ejecutada erróneamente. Esto da pie al planteamiento de otro modelo clasificatorio dicotómico de procesos inhibitorios que propone categorías que forman parte de un continuo donde un proceso de inhibición puede afectar a una respuesta en específico o al responder del individuo en general. Existe cierta evidencia (e.g., Giesen & Rothermund, 2014; Verbruggen & Logan, 2008) de que cuando una persona practica la inhibición de una respuesta específica posteriormente el proceso en cuestión ejerce su efecto sobre respuestas distintas a aquella que se involucró en el entrenamiento. Queda pendiente para futuras investigaciones aclarar cuáles parámetros en el entrenamiento producen especificidad o generalidad en el proceso inhibitorio.

En la mayoría de los paradigmas de condicionamiento pavloviano están implicados dos tipos de estímulos: uno con carga afectiva relativamente neutral, o estímulo condicional (EC), y otro con una carga afectiva relativamente alta, o estímulo incondicional (EI). Típicamente, los estímulos con una carga afectiva alta (i.e., EIs) provocan respuestas reflejas más o menos estereotipadas (Timberlake, 1994). El resultado de aparear un EC con un EI suele ser que el individuo emite respuestas ante el EC similares a aquellas que evoca el EI (pero ver Fanselow, 1991), presuntamente, en anticipación a este evento por ser biológicamente significativo (Domjan, 2005). Se suele considerar que la carga afectiva de un estímulo puede pertenecer a una de dos categorías opuestas: apetitiva o aversiva (Bolles, 1975). En el lenguaje cotidiano, las experiencias



apetitivas son referidas como ‘agradables’ mientras que las aversivas son rotuladas como ‘desagradables’. Sin embargo, estas etiquetas no son muy útiles en los ámbitos teórico y metodológico de la ciencia. Por este motivo, se suele recurrir a definiciones operacionales para estipular a lo que se refiere con *apetitivo* o *aversivo*. Se considera como *apetitivo* a un evento que si se usa como consecuencia de una respuesta provoca el aumento de dicha respuesta, mientras que un evento *aversivo* disminuye la probabilidad de una respuesta cuando se hace contingente a esta.

En el contexto del condicionamiento pavloviano, los procedimientos utilizados para inducir la inhibición de respuestas, así como el resultado observado empíricamente y el proceso subyacente que se infiere como determinante de que esto ocurra, se conoce bajo el nombre de *inhibición condicionada* (Savastano, Cole, Barnet, & Miller, 1999). Para producir empíricamente este fenómeno, normalmente se expone al individuo a una situación en la que un EC que señala la *ausencia* de un EI. El resultado suele ser que dicho EC inhibitorio adquiere la capacidad para suprimir respuestas evocadas por un EC excitatorio (que fue entrenado señalando la ocurrencia del EI); efecto conocido como *sumación*. También, un EC inhibitorio tendrá un condicionamiento excitatorio más lento que si no hubiese sostenido una relación de contingencia negativa con el EI en primer lugar; efecto conocido como *retardo*. Existe cierto consenso de que la manifestación de estos dos efectos en conjunto es necesaria para la demostración de la inhibición condicionada (Rescorla, 1969; pero ver Papini & Bitterman, 1993; Sosa & dos Santos, 2019a; Williams, Overmier, & Lolordo, 1992). Interesantemente, existe evidencia de que los ECs que señalizaron la ausencia de estímulos apetitivos adquieren propiedades aversivas (e.g., Wasserman et al., 1974); asimismo, los ECs que señalizaron la ausencia de estímulos aversivos adquieren una función apetitiva (Batson & Best, 1981). Dado que el resultado es distinto según la valencia afectiva del EI en el entrenamiento, podría derivarse una clasificación dicotómica más de procesos inhibitorios: respecto a si fueron entrenados en una situación apetitiva o aversiva.

La inhibición como subcomponente de otros fenómenos. La inhibición de respuestas se ha considerado como un subcomponente de procesos psicológicos tales como la conducta de elección, la atención, las funciones ejecutivas y el autocontrol.

Se ha hipotetizado que la capacidad de suprimir, interrumpir o retrasar respuestas desadaptativas permite al individuo ejecutar de forma cabal acciones adaptativas que, de otro modo, serían interferidas (e.g., Nigg, 2000; Palmer, 2013). Esto implica que tanto la selección apropiada de acciones, como la contención de acciones que son inapropiadas en un contexto dado son aspectos críticos para un desenvolvimiento armonioso (Berger, 2011; Palmer, 2013). En consecuencia, algunos autores han propuesto que la inhibición juega un papel importante en la conducta de elección (Bari & Robbins, 2013; Sosa & dos Santos, 2019a; 2019b).

Por otro lado, en el modelo neuropsicológico del desarrollo de la *atención* propuesto por Posner y sus colaboradores (Fernandez-Duque & Posner, 2001; Posner & Petersen, 1990; Posner & Raichle, 1994), se divide el proceso atencional en tres componentes: (1) el sistema de orientación, (2) el sistema de alerta y (3) el control ejecutivo o atención ejecutiva. En este último, el grupo de Posner estipula la necesidad de un mecanismo de ‘control atencional’, en el que se incluye a la inhibición, pero también a la detección de errores y la planificación como procesos indispensables, para poder mantener y controlar la atención.



Los procesos inhibitorios también han sido considerados como uno de los múltiples componentes que integran el constructo de *'funciones ejecutivas'*. Tradicionalmente, se ha usado el concepto de *funciones ejecutivas* para designar a la función cognitiva encargada de coordinar y monitorear a otros procesos cognitivos durante la ejecución de una tarea compleja (e.g., Miyake, Friedman, Emerson, Witzki, & Howerter, 2000). Si bien, el término de *funciones ejecutivas* es ampliamente utilizado en la literatura de la neurociencia cognitiva, existen autores que recomiendan cautela en su uso, ya que en distintos casos se ha usado para referir diferentes constelaciones de procesos y frecuentemente no queda razonablemente claro cuál es la naturaleza de lo que se refiere (e.g., Baggetta & Alexander, 2016; Jurado & Rosselli, 2007). De hecho, Killeen y Glenberg (2010) plantean que el uso del término 'funciones ejecutivas' enfrenta a sus proponentes con un serio problema ontológico. Dichos proponentes asumen formalmente que el supuesto sistema ejecutivo es quien decide y ejecuta acciones y, por otro lado, los sistemas sensoriales y motores funcionan como simples dispositivos de entrada y salida. Esto conlleva a cuestionar, cómo es que este sistema ejecutivo (homúnculo; ver subsección anterior) logra detectar la representación sensorial del entorno y generar los comandos para ejecutar acciones en respuesta. Ello, a su vez, requeriría postular nuevamente una distinción entre los dispositivos sensoriomotores y un sistema ejecutivo más pequeño dentro del sistema ejecutivo original, y así hasta el infinito (ver también Nizami, 2018; Verbruggen et al. 2014b).

La capacidad inhibitoria se ha asociado (negativamente) con el constructo de *impulsividad*⁴. Puede entenderse a la impulsividad como un atributo que fluctúa en diferentes momentos para un individuo (estado) o como un atributo relativamente estable en un individuo que lo distingue de otros (rasgo) (ver Steyer, Ferring, & Scmitt, 1992). Existen autores que consideran al déficit inhibitorio como un componente central de la impulsividad (e.g., Bari & Robins, 2013; Poulos, Parker, & Le, 1995), mientras que otros lo consideran como solo un factor constitutivo que se complementa con otros (e.g., Richards, Gancarz, & Howl, 2011) como, por ejemplo, la falta de tolerancia a la frustración y la búsqueda de novedad.

Importantemente, se ha elaborado la idea de que la *impulsividad* no es otra cosa que un concepto para designar al fenómeno opuesto de aquel que refieren las *funciones ejecutivas* (Bickel, Jarmolowicz, Mueller, Gatchalian, & McClure, 2012), lo cual hace sentido, al menos, dado que para ambos constructos se considera que la inhibición juega un papel importante. Este caso parece evidenciar que existe un problema de comunicación científica, en el que grupos o tribus de académicos relativamente aislados (ver Lukka, 2010) deciden idiosincráticamente una manera de nombrar a un fenómeno empírico, y después esta nomenclatura se propaga solamente entre investigadores afines. De tal manera, un mismo fenómeno empírico puede terminar siendo estudiado minuciosamente bajo nombres distintos y cada grupo o tribu no presta atención o desdeña los estudios empíricos y trabajos conceptuales sobre el tema cuando este no lleva el nombre con el que se encuentra familiarizado. Esto, por supuesto, es un obstáculo para el progreso científico, ya que puede provocar que el avance en el conocimiento sobre un tópico se haga extremadamente ineficiente.

Estudio de la Inhibición de Respuestas desde la Psicología Experimental y del Aprendizaje

Desde tiempos de Pávlov (1927), quien estudió minuciosamente numerosos fenómenos relacionados con el aprendizaje, se ha abordado la inhibición de respuestas mediante sofisticadas técnicas y diseños experimentales. Asimismo, los investigadores en esta área se han aproximado al tema desarrollando

⁴ La impulsividad se suele considerar como uno de los extremos en una dimensión dicotómica continua, donde el otro extremo representa el 'autocontrol'.



distintas explicaciones teóricas sobre cómo es que una respuesta puede llegar a ser suprimida. En esta sección se describe algunas de las metodologías y propuestas teóricas más representativas en el estudio de la inhibición de respuestas desde la perspectiva de la psicología del aprendizaje.

Métodos para el estudio de la inhibición de respuestas basados en paradigmas de aprendizaje. El fenómeno de inhibición de respuestas se ha estudiado y medido de varias maneras aplicando diferentes paradigmas relacionados con el aprendizaje asociativo. Los más usuales son la *tarea ir/no-ir*⁵ y el *paradigma de la señal de alto* (Bari & Robins, 2013). En la tarea ir/no-ir, se solicita a los sujetos que realicen una elección binaria, en la que deben responder ante un estímulo y abstenerse de responder ante la presencia de un estímulo distinto; normalmente, existe un límite de tiempo para responder, lo cual aumenta la dificultad de esta tarea. En este tipo de tarea, las respuestas y abstenciones correctas suelen ser premiadas con puntos que al final pueden o no intercambiarse por algún regalo. Dado que los puntos dependen del desempeño de los participantes, esta puede considerarse una tarea operante. La capacidad inhibitoria de un individuo que participa en esta tarea se infiere a partir de la proporción de aciertos o errores; se asume que entre más errores de comisión presente un participante, tiene una menor capacidad de *suprimir respuestas que aún no han iniciado*.

En la tarea de señal de alto, los participantes son instruidos para realizar una respuesta tan pronto como puedan a partir de que se presenta una señal de *ir* para obtener puntos y en cierta proporción de los ensayos se les indica que detengan dicha respuesta tras la presentación de una 'señal de alto'. Dicha señal de alto se presenta después de que transcurre cierto intervalo, conocido como *demora de la señal de alto*, a partir del inicio de la señal de ir. Una posible manera de cuantificar la ejecución en esta tarea es obteniendo una función de la proporción de errores de comisión para diferentes valores de la demora de señal de alto. Esta función ha mostrado, por ejemplo, ser útil para abstraer la capacidad inhibitoria de participantes humanos individuales (e.g., Logan & Cowan, 1984; pero ver Verbruggen & Logan, 2009; Verbruggen, Chambers, & Logan, 2013, para explicaciones alternativas).

Otra manera de cuantificar el desempeño en la tarea de señal de alto es mediante la implementación de una versión de esta tarea en la que la demora de la señal de alto varía dinámicamente de acuerdo con la ejecución de los sujetos o participantes; cada ensayo en el que el individuo fracasa en detener su respuesta el valor de la demora se incrementa haciendo la tarea más sencilla y, correspondientemente, cada ensayo que el individuo acierta la demora se acorta para aumentar la dificultad de la tarea. Esto permite obtener valores de la demora de la señal de alto en los que el individuo acierte en un determinado porcentaje de los ensayos; y acumulando valores de esta variable para varios porcentajes se puede obtener una función equivalente a la anteriormente mencionada. Por ejemplo, Richards et al. (2011) obtuvieron valores de la demora de señal de alto para porcentajes de aciertos de 25, 50 y 75 % de los ensayos para un grupo de ratones de una cepa impulsiva y un grupo de ratones de una cepa de comparación. En breve, los datos fueron representados en un plano cartesiano con la demora de la señal de alto en la abscisa y el porcentaje de aciertos en la ordenada; la función obtenida para los ratones impulsivos se ubicó más a la derecha que aquella que resultó del desempeño de los ratones del grupo de comparación, lo cual se interpretó como que estos tuvieron mayor dificultad para *detener respuestas iniciadas* ante la señal de ir.

⁵ Traducción del término en inglés "go/no-go".



Los dos paradigmas que se describieron anteriormente son ejemplos de procedimientos de condicionamiento operante, ya que en ambos la obtención de puntos es contingente a las respuestas del individuo en función de la regla estipulada por el investigador. Un tercer ejemplo de un procedimiento operante para evaluar la capacidad de inhibición de respuestas son los llamados programas de reforzamiento diferencial de tasas bajas (RDB) en los cuales se estipula que el individuo debe responder para obtener una recompensa, pero dicha recompensa se entrega únicamente si el individuo acumula cierto tiempo sin emitir dicha respuesta. Se considera que los individuos que responden consistentemente antes de que se cumpla el criterio temporal presentan un déficit en la capacidad inhibitoria (Richards, Sabol, & Salden, 1993; pero ver Sanabria & Killeen, 2008, para explicaciones alternativas). A diferencia de los procedimientos de ir/no-ir y de señal de alto, en los procedimientos de RDB no se proporciona claves explícitas que señalen la ocasión para abstenerse de responder, por lo que los individuos deben valerse de otras fuentes de información para poder estimar el tiempo y así maximizar sus ganancias (ver Killeen & Fetterman, 1988; Verbruggen et al., 2014a).

En los procedimientos operantes es posible interpretar que parte del control inhibitorio observado se debe a la contingencia estipulada por los investigadores; es decir, por el hecho de que se premian las abstenciones y/o castigan las respuestas inapropiadas. Pero ¿es posible observar inhibición de respuestas sin contingencias operantes explícitas? Una manera de aproximarse a esta pregunta es por medio de procedimientos de condicionamiento pavloviano, en los que el investigador solo presenta estímulos correlacionados (positiva y/o negativamente) con consecuencias y registra las tendencias conductuales que se desarrollan dadas las condiciones. Como se mencionó en un apartado anterior, los procedimientos pavlovianos para inducir confiablemente la inhibición de respuestas normalmente implican establecer una correlación (o contingencia) negativa entre estímulos neutrales y consecuencias; al resultado se le conoce como *inhibición condicionada*. Un problema de las pruebas usualmente usadas para ‘demostrar’ la inhibición condicionada (i.e., sumación y retardo; ver sección anterior) es que estas exhiben el fenómeno mientras este se desvanece (Sosa & dos Santos, 2019a), ya que el supuesto estímulo inhibitorio condicionado se extrae de las circunstancias en las que este adquirió sus propiedades.

Se ha propuesto que el fenómeno de inhibición de respuestas (constructo distinto al de *inhibición condicionada*; ver Sosa et al., 2019⁶) puede evaluarse de forma sencilla mediante el procedimiento de *discriminación de rasgo negativo* (también conocido como inhibición condicionada pavloviana). En este procedimiento, el individuo se expone a una situación en la que se presentan dos tipos de ensayos entremezclados: ensayos excitatorios, en los que un EC es asociado con una consecuencia (o EI), y ensayos inhibitorios, en los que el EC es presentado en compuesto con otro estímulo, inhibitorio condicionado (IC), pero en los que la consecuencia no se presenta. En animales no humanos, se observa que, después de varias sesiones de entrenamiento en esta tarea, responden cuando se presenta el EC en solitario pero se abstienen de responder, aunque con algunos fracasos (ver Sosa et al., 2019; Figura 10), si el EC viene acompañado del IC. La discrepancia entre el responder en los ensayos excitatorios e inhibitorios puede usarse para abstraer la capacidad inhibitoria de los individuos. A pesar de que este procedimiento no se utilizan contingencias operantes explícitas, Sosa y dos Santos (2019a) han contemplado algunas posibles contingencias operantes

⁶ Se propone el término “inhibición de respuestas” para referir el grado en el que un individuo logra inhibir sus respuestas de manera consistente. Por otro lado, el término “inhibición condicionada” refiere tanto al mecanismo mediante el cual se aprende a inhibir una respuesta mediante contingencias pavlovianas como a su demostración empírica.



implícitas en la tarea⁷. Por lo tanto, este procedimiento puede considerarse conveniente en el sentido de que reduce la intromisión por parte de contingencias operantes, pero posiblemente no las anula del todo.

Desarrollos teóricos para dar cuenta de la inhibición de respuestas en paradigmas de aprendizaje. Los investigadores que han estudiado la inhibición de respuestas mediante paradigmas de aprendizaje (ver subsección anterior) han desarrollado modelos teóricos para intentar explicar, al menos, dos aspectos de la inhibición de respuestas: cómo puede ejecutarse y cómo llega a aprenderse la capacidad para suprimir respuestas. La categoría de modelos enfocados en la ejecución (o fallo) de la inhibición de respuestas incluye modelos descriptivos y explicativos de los mecanismos que permiten que se inhiba una respuesta en una situación dada. En un nivel de análisis complementario, los modelos enfocados en el aprendizaje de tendencias inhibitorias se enfocan en la descripción y prescripción de las experiencias (o secuencias de experiencias acumuladas) que posibilitan que un individuo presente el potencial de suprimir respuestas. A continuación, se presenta una breve perspectiva de ambas categorías de modelos.

Una de las teorías mejor conocidas para explicar la ejecución de la inhibición de respuestas es el llamado *modelo de carrera de caballos* (Logan & Cowan, 1984). Este modelo plantea que el desempeño en una tarea de inhibición de respuestas puede concebirse como análogo a una ‘carrera de caballos’ en la que compiten dos procesos para llegar a un umbral de ejecución: un proceso excitatorio desencadenado por las ‘señales de ir’ y un proceso inhibitorio desencadenado por las ‘señales de alto’ (ver subsección anterior). Si el proceso excitatorio finaliza la carrera antes que el inhibitorio, entonces la respuesta a inhibir es ejecutada, mientras que si el proceso inhibitorio ‘gana’ la carrera la respuesta es apropiadamente suprimida.

La latencia de la respuesta que resulta del proceso excitatorio en la tarea de señal de alto puede estimarse fácilmente registrando el momento en que inicia la señal de ir y el momento en el que ocurre la respuesta. Sin embargo, la latencia del proceso inhibitorio no se puede medir directamente dado que el ‘no responder’ se encuentra extendido en el tiempo y no es un evento puntual. No obstante, esta latencia puede inferirse con la ayuda de la tarea de señal de alto (ver subsección anterior), basándose en la demora de la señal de alto en la cual los individuos tienen un éxito del 50 % para detener sus respuestas. El modelo de carrera de caballos posee la virtud de que puede dar cuenta del desempeño de diferentes especies (e.g., humanos, monos rhesus, ratas de laboratorio), y usando diferentes respuestas a inhibir (e.g., presión de teclas, movimientos oculares, aproximaciones a un sitio) (Verbruggen & Logan, 2017). Sin embargo, quienes utilizan este modelo en su versión original reconocen que es una herramienta agnóstica para aproximarse a la inhibición de respuestas, ya que se limita a describir los resultados de las pruebas empíricas, pero no especifica los mecanismos que permiten que ocurra el fenómeno (e.g., Verbruggen & Logan, 2017).

Existen extensiones del modelo de carrera de caballos que hacen predicciones que desafían algunas nociones del modelo original. Por ejemplo, el modelo de carrera de caballos propuesto inicialmente por Logan y Cowan (1984) asume que los ‘competidores de la carrera’ avanzan de manera independiente, mientras que la extensión del modelo propuesta por Boucher, Palmeri, Logan y Schall (2007), conocida como *modelo de carrera interactiva*, postula que los procesos excitatorio e inhibitorio pueden afectarse recíprocamente. Un modelo más reciente, propuesto por Logan, Yamaguchi, Schall y Palmeri (2015), asevera que el mecanismo que subyace a la inhibición de respuestas implica el bloqueo de las aferencias que

⁷ Por ejemplo, (1) responder sin obtener una recompensa implícita representa un gasto innecesario de energía, lo cual puede ser detectado de alguna manera por el organismo y tener un efecto aversivo, y (2) respuestas de orientación hacia una fuente de estímulos relacionados con la recompensa pueden incrementar el estado de frustración producido por la omisión de una recompensa.



desencadenan el proceso excitatorio; esta aproximación puede denominarse como el *modelo de bloqueo aferente*, y contrasta con el modelo de carrera interactiva en cuanto a la unidireccionalidad de la relación inhibitoria→excitatoria y en cuanto a la especificación del ‘locus’ de acción del proceso inhibitorio. Algunos hallazgos empíricos favorecen al modelo de carrera interactiva mientras que otros favorecen al modelo de bloqueo aferente. Una revisión minuciosa y síntesis de la literatura empírica queda fuera del alcance de este artículo, pero el lector interesado podría dirigirse a la revisión elaborada recientemente por Verbruggen y Logan (2017) para profundizar sobre el tema.

En lo que respecta a los modelos para dar cuenta de cómo se desarrolla o aprende la inhibición de respuestas destacan aquellos formulados por los teóricos del aprendizaje asociativo. A continuación, se describe brevemente a dos de los principales modelos de aprendizaje asociativo; a saber, el *modelo de corrección de errores* y el *modelo comparativo*. El modelo clásico de Rescorla y Wagner (1972) puede clasificarse como un modelo de corrección de errores, ya que asume que el aprendizaje surge de situaciones en las que existe una discrepancia entre lo que predicen los estímulos presentes en una situación y las consecuencias que experimenta el individuo en dicha situación. Este modelo propone que el proceso inhibitorio ocurre toda vez que un individuo se encuentre en una situación en la que exista información que anticipe una consecuencia, pero dicha consecuencia no ocurra. Como resultado, el individuo abstrae de dicha situación aquellos elementos que predigan confiablemente la ausencia de la consecuencia y en el futuro estos controlarán una tendencia conductual opuesta a la anticipación de la consecuencia.

Otros modelos, como el modelo comparativo (e.g., Miller & Matzel, 1988; Stout & Miller, 2007) reconocen la importancia de la estimulación excitatoria concurrente (información que anticipa la ocurrencia de la consecuencia) para el desarrollo del aprendizaje inhibitorio, pero agregan que la inhibición de respuestas ante el estímulo inhibitorio putativo puede depender del estado actual de la estimulación que durante los episodios de aprendizaje fue excitatoria (i.e., anticipaba la ocurrencia de la consecuencia). En breve, si los estímulos que durante el aprendizaje fueron excitatorios ya no lo son, entonces la ejecución de la tendencia inhibitoria se desvanecerá. Correspondientemente, si se ‘inflan’ las propiedades excitatorias de dichos estímulos la ejecución de la tendencia inhibitoria se incrementará. Existen varias fuentes de evidencia que respaldan estos postulados (e.g., Amundson, Wheeler, & Miller, 2005; Hallam, Matzel, Sloat, & Miller, 1990; pero ver Harris, Kwok, & Andrew, 2014). Importantemente, existen intentos recientes por integrar los modelos de corrección de errores y comparativos (e.g., Ghirlanda, 2018), lo cual provee una herramienta teórica capaz de abarcar más fenómenos empíricos.

Estudio de la Inhibición de Respuestas desde la Psicología del Desarrollo

La trayectoria del desarrollo de la inhibición de respuestas a lo largo del ciclo biológico de vida es un fenómeno ampliamente estudiado. Existe evidencia en estudios con animales no humanos (Aranda-Fernández, Gaztañaga, Arias, & Chotro, 2016; Livesey & Dawson, 1981; Meyer & Bucci, 2014a) de algunos déficits de rendimiento temprano en la capacidad de discriminar situaciones para responder o no responder y, por lo tanto, de inhibir respuestas, lo cual se ha atribuido a la falta de madurez⁸ de las estructuras cerebrales que participan del control inhibitorio (ver siguiente apartado). También se ha observado en estudios con

⁸ Cabe aclarar que aquí con “madurez” no nos referimos a un cambio inevitable de estas estructuras cerebrales por el paso del tiempo; en lugar de ello, destacamos la importancia de las experiencias del individuo para producir cambios duraderos en el sistema nervioso determinando el curso del cambio conductual.



humanos ganancias marcadas en el desarrollo de la capacidad de inhibir respuestas durante la infancia que continúan hasta la edad adulta temprana (Harnishfeger & Bjorklund, 1993; Schachar & Logan, 1990).

El curso del desarrollo de la inhibición de respuestas se estudió desde hace más de 50 años mediante técnicas que podrían considerarse como rudimentarias, al carecer de métodos automatizados para la recogida de datos o estrategias formales para el análisis cuantitativo. Por ejemplo, Luria (1961, citado en Greenwald, 1970) describió algunos hitos en la inhibición de respuestas en niños bajo condiciones de laboratorio. El autor menciona que a la edad de tres años y medio los niños son capaces de presionar una pelota en respuesta a una señal de ir y abstenerse de presionar ante una señal de no-ir después de que se les instruye a hacerlo. Sin embargo, cuando se les pide a los niños que vocalicen el significado de la señal que se presenta esto interfiere con la eficacia en el control inhibitorio exhibido por la señal de no-ir. Es decir, a pesar de que los niños se autoinstruyen en voz alta “no presionar” cuando aparece la señal de no-ir, terminan presionando la pelota. Interesantemente, en edades posteriores a los cinco años los niños adquieren la capacidad de actuar de manera congruente con la autoinstrucción; esto es, presionar la pelota ante la señal de ir después de vocalizar el comando “presionar” y no presionar la pelota ante la señal de no-ir después de decir en voz alta “no presionar”.

Otra técnica clásica que puede utilizarse para evaluar la capacidad de inhibición de respuestas, conocida como *la prueba del malvavisco*, fue la desarrollada por Mischel (1958; citado en Viúdez, 2019). Esta tarea consiste en presentar ante un niño un malvavisco informando que si se abstiene de comérselo se le entregará un segundo malvavisco al cumplirse cierto criterio de tiempo y podrá comer ambos malvaviscos. Se asume que los individuos que logran abstenerse de comer el malvavisco, a pesar de tenerlo frente a ellos, presentan mayor capacidad de demora de la gratificación. Los resultados en esta prueba aplicada niños de entre 7 y 9 años mostraron, para sorpresa de nadie, una relación entre la edad y la abstención de comer el malvavisco inmediato. Un hallazgo ampliamente conocido es aquel que reportaron Shoda, Mischel y Peake (1990). En el estudio de Shoda et al. (1990) se realizó un seguimiento de los niños a los que se evaluó mediante la prueba del malvavisco en edad preescolar hasta la adolescencia. Se encontró que el tiempo que los individuos estuvieron dispuestos a esperar por la recompensa mayor cuando son niños es un predictor positivo de su rendimiento académico y su desempeño en pruebas cognitivas en la etapa adolescente. Este resultado se interpretó como que la capacidad de demora de la gratificación provee a los individuos ventajas para desenvolverse en un entorno académico, laboral e interpersonal (pero ver, para una discusión más matizada, el estudio conducido por Kidd, Palmeri, & Aslin, 2013; en la siguiente sección).

Otra prueba utilizada para evaluar la capacidad de inhibición de respuestas como un atributo que puede variar en las personas dependiendo de sus condiciones, es aquella desarrollada originalmente por Stroop (1935; citado en MacLeod, 1991), que fue llamada, en honor a su creador, como *prueba de Stroop*. En esta prueba, usualmente se presenta a los participantes un lienzo que contiene escritos los nombres de algunos colores en un tinte de color que no corresponde con la leyenda (por ejemplo, “amarillo” escrito con tinta azul). La premisa en este paradigma es que la conducta de leer el texto predomina sobre aquella de simplemente reportar el color de la tinta, por lo que representa un considerable esfuerzo para las personas suprimir la primera para poder dar paso a la segunda (Neill, 1977). Esto posiblemente se deba al constante entrenamiento formal para leer por el que atraviesan las personas típicamente, lo cual podría establecer a esta conducta como un hábito (ver Perez & Dickinson, 2019) difícil de ‘romper’.



Un problema con la prueba de Stroop es que su utilidad se limita a personas que dominan la lectura y presentan visión a color. Sin embargo, se han desarrollado versiones para evaluar procesos análogos en animales no humanos (e.g., Haddon, George, & Killcross, 2008) que, tentativamente, podrían adaptarse para su uso en infantes y personas adultas no verbales o con daltonismo. Otro inconveniente de la prueba de Stroop es que, a diferencia de otros paradigmas para la evaluación de la inhibición de respuestas, no presenta señales arbitrarias que sean aprendidas durante la conducción del estudio. Esta característica permite en otros paradigmas tener un control razonable sobre posibles efectos de entrenamiento y dominio de las tareas. Por su parte, en la prueba de Stroop, cada participante puede presentar un distinto nivel de “automatización” (hábito) de la conducta de leer en voz alta o de la conducta de nombrar colores, por lo cual los resultados deben interpretarse con cautela.

Una técnica que se ha utilizado para evaluar la capacidad de inhibición de respuestas en edades tempranas es la *tarea A no B*, la cual fue propuesta por Piaget (1954). En esta tarea, inicialmente los infantes observan al evaluador ocultar un objeto en cierta ubicación, a la que se le denominará ‘lugar A’ y, posteriormente, se permite que busquen el objeto oculto después de un intervalo de retención; este procedimiento se repite varias veces. Posteriormente, los bebés observan al evaluador ocultar el objeto en una nueva ubicación, la cual se denomina ‘lugar B’. Se ha observado que, después de un breve intervalo de retención, los infantes suelen cometer el error de volver a buscar el objeto en el lugar A. Esto ocurre a pesar de haber observado recientemente el cambio de escondite al lugar B. A este tipo de error se le ha denominado ‘error A no B’ o ‘error de persistencia’ y se ha encontrado que ocurre en una estrecha franja de edad entre los 8 y los 12 meses.

Existe cierta controversia respecto de los procesos implicados para resolver la tarea correctamente (i.e., buscar el objeto en el lugar B) o presentar el error A no B. Piaget (1954) atribuyó este error a la inmadurez en la noción de “permanencia del objeto”; a saber, la comprensión de que los objetos continúan existiendo incluso cuando no están en el campo visual o no se puede actuar sobre ellos. Sin embargo, aunque se reconoce la utilidad de dicho paradigma para el estudio de la conducta infantil temprana, nuevas perspectivas consideran que esta explicación es errónea o bien insuficiente y han ofrecido diferentes alternativas para explicar el desempeño en la tarea. Por ejemplo, se ha propuesto que este tipo de error se debe a la inmadurez en el funcionamiento de la memoria (Cummings & Bjork, 1983). Sin embargo, más recientemente, se ha sugerido que el fenómeno se caracteriza mejor por la combinación de déficits en la memoria a corto plazo y falta de control inhibitorio (Diamond, 1988; Diamond et al., 1994). Esto se fundamenta en la idea de que una respuesta recompensada previamente de forma repetida (i.e., búsqueda del objeto en el lugar A) promueve que se genere un hábito. Específicamente, dicha respuesta se hará resistente al cambio por la presentación de otros eventos que típicamente promoverían conductas alternativas (e.g., búsqueda del objeto en el lugar B cuando este fue escondido ahí); sobre todo, después de que transcurre un intervalo de tiempo entre dicha experiencia y la oportunidad para responder.

La idea de que resolver con éxito la tarea A no B depende, en parte, de inhibir la conducta habitual de buscar en el lugar A previamente reforzada es sustentada por un metaanálisis realizado por Marcovitch y Zelazo (1999). En esta investigación se reportó que el número de ensayos de entrenamiento de búsqueda en el lugar A es un predictor negativo del comportamiento de búsqueda en el lugar B en el ensayo de prueba. Este resultado sugiere que a mayor número de ensayos en el lugar A se producirá una mayor “fuerza del hábito” y, por lo tanto, mayor dificultad para inhibir la respuesta de búsqueda en ese sitio. También se puede concluir que no es correcto abstraer conclusiones sobre el desarrollo a partir del desempeño en esta tarea sin



considerar primero los parámetros específicos seleccionados por los evaluadores. Esto es algo que han enfatizado los autores desde la teoría de la cognición corporeizada (Thelen, Schöner, Scheier y Smith, 2001; Smith & Thelen, 2003), que considera al desarrollo del comportamiento como un proceso dinámico. Esta teoría (al igual que la teoría de la cognición exocéntrica; ver Killeen & Glenberg, 2010) surge en respuesta a las llamadas teorías centralistas de la cognición.

La evaluación de procesos inhibitorios durante edades tempranas también se ha llevado a cabo mediante el paradigma de la barrera transparente. En este paradigma se coloca un juguete debajo de una caja transparente con una abertura en uno de sus lados. En ciertas edades, los niños intentan alcanzar el juguete topándose con la superficie transparente de la caja en lugar de hacerlo directamente a través de la abertura lateral. Esto es interpretado por Diamond (1990b) como un fallo inhibitorio, debido a que en cierta etapa los niños no son capaces de reconocer las sutiles claves visuales que indican la presencia del objeto transparente y la imposibilidad de atravesarlo.

Otra alternativa para evaluar la inhibición de respuestas es a través del *Inventario de Calificación de Comportamiento de la Funcionalidad Ejecutiva* o BRIEF, por sus siglas en inglés (Behavior Rating Inventory of Executive Function). Este instrumento consiste en un cuestionario que puede ser contestado por profesores y padres, y presenta datos normativos para niños de 5 a 18 años evaluando el comportamiento individual en términos de funcionamiento ejecutivo. El BRIEF está dividido en tres subescalas: inhibición, flexibilidad cognitiva y memoria de trabajo. El componente de *inhibición* busca evaluar el grado en que los niños son capaces de frenar una conducta en el momento oportuno, así como de lograr una adecuada “supervisión de sí mismo” que permita evaluar el impacto de su propia conducta en otras personas. Este inventario se ha utilizado de forma complementaria con otras pruebas de inhibición debido a que se cree que presenta validez ecológica para evaluar el comportamiento del niño, ya que se basa en la premisa de que los padres y los maestros pueden proporcionar información útil sobre las funciones ejecutivas de los jóvenes al informar sobre su comportamiento en un entorno cotidiano (Smidts & Huizinga, 2009). Sin embargo, algunos estudios no han encontrado una correlación significativa entre los resultados de este inventario y medidas clásicas de inhibición de respuestas como la prueba de Stroop (Bellon, Fias, & De Smedt, 2016). Esto se ha interpretado como que dichas metodologías evalúan aspectos diferentes de la inhibición. Otra posible interpretación es que lo que reportan los padres y maestros es el grado de obediencia de los niños y no su capacidad de inhibir respuestas.

Gracias al uso de los métodos automatizados, matematizados y altamente adaptables como el paradigma ir/no-ir y la tarea de señal de alto (descritos en la sección anterior), se ha logrado caracterizar la trayectoria del desarrollo de la capacidad de inhibición de respuestas de manera más formal y usando muestras de mayor tamaño. Por ejemplo, usando el paradigma ir/no-ir, Tamm, Menon y Reiss (2002) observaron en un estudio realizado con individuos de entre 8 a 20 años de edad que los participantes realizaron la tarea sin mucha diferencia en cuanto a errores de omisión y comisión. Estas condiciones no permitieron apreciar una relación entre la inhibición conductual y la edad. Sin embargo, los autores infirieron la velocidad de la respuesta inhibitoria mediante la latencia en la activación de ciertas áreas en el cerebro (ver siguiente apartado) y observaron que los individuos de mayor edad mostraron una ‘respuesta inhibitoria’ más rápida.

Por su parte, utilizando una técnica novedosa, Cragg y Nation (2008) realizaron un estudio sobre inhibición de respuestas con niños de 3 a 5 años de edad, mediante una versión modificada del paradigma



ir/no-ir; en este caso, la respuesta a inhibir fue patear un balón hacia una portería dibujada ante una señal de no-ir. Esta manera de evaluar la inhibición podría considerarse más ecológicamente válida que aquellas usadas comúnmente, que implican abstenerse de responder en un teclado de computadora. Los resultados mostraron que, a pesar de que los niños lograron abstenerse de patear el balón de manera exitosa independientemente de la edad, los niños mayores pudieron suprimir más eficientemente los movimientos preparatorios para la conducta de patear en comparación con los niños más pequeños. Es decir, los niños más pequeños se abstuvieron de patear el balón mediante la cancelación de la respuesta una vez iniciada, mientras que los niños grandes lograron en mayor medida suprimir la ejecución de la respuesta antes de que esta se iniciara. Los autores concluyeron que la capacidad para inhibir respuestas mejora con la edad, aunque cabe destacar que el resultado es dependiente de la resolución del análisis de datos. Es decir, si se hubiera tomado como único criterio el patear o no patear el balón para cuantificar la inhibición, no se hubieran encontrado diferencias entre edades.

En esta misma línea, pero usando el paradigma de señal de alto y rangos de edad más amplios, otros estudios reportaron que la probabilidad de inhibir una respuesta, así como la reducción en la latencia del proceso inhibitorio, está asociado con la etapa del desarrollo. Por ejemplo, Bedard et al. (2002) usando un rango de 6 a 82 años y Williams et al. (1999) un rango similar de 6 a 81 años, observaron que la inhibición de respuesta mejora con el aumento de la edad durante la infancia temprana y posteriormente presenta una marcada desaceleración en la edad adulta. Por su parte, Carver et al. (2001) utilizando un rango de edad relativamente estrecho, de entre 4 años con 6 meses y 9 años con 6 meses, encontraron que los niños de edad preescolar presentan un momento sensible para el desarrollo de habilidades inhibitorias. Este estudio sugiere que las pruebas para la evaluación del control inhibitorio deben ser apropiadas para la edad; deben ser suficientemente difíciles para ser susceptibles de poder detectar cambios sutiles durante el desarrollo. En la misma línea, Livesey y Morgan (1991) haciendo uso de ambos paradigmas (ir/no-ir y señal de alto) encontraron que la capacidad de inhibición de respuestas presenta un rápido cambio al hacerse más eficiente de los 4 a los 5 años de edad (similar a los hallazgos tempranos de Luria, 1961).

En un estudio realizado por Johnstone et al. (2007) se evaluó la correlación entre el desempeño en tareas de inhibición de respuestas y la edad en 24 niños de entre 7 y 12 años. Esta investigación utilizó las tareas de ir/no-ir y de señal de alto, complementando las medidas conductuales de inhibición de respuestas con registros de electroencefalograma. El resultado general fue que la capacidad de inhibición de respuestas no correlacionó sustancialmente con la edad de los niños. Este hallazgo fue interpretado como una consecuencia de haber seleccionado un rango de edad relativamente corto y alejado de los periodos críticos del desarrollo en esta habilidad, así como también de haber tenido una muestra considerablemente pequeña. Específicamente, no se encontró una relación con la edad en los errores de comisión en la tarea de ir/no-ir, ni en la latencia de la respuesta inhibitoria a la señal de alto, pero sí en los errores de comisión en la tarea de señal de alto.

Johnstone et al. (2007) sugirieron que este resultado se debió a que los niños encontraron más difícil inhibir respuestas iniciadas que respuestas no iniciadas. El mismo grado de facilidad en la tarea de ir/no-ir pudo haber contribuido con la ausencia de correlación entre la edad y el desempeño por medio de un efecto de techo. También se encontró una relación entre la edad de los niños en la velocidad de ejecución de respuestas ante la señal de ir para ambas tareas. A nivel fisiológico, varias medidas de potenciales evocados covariaron con el desempeño de los niños. Si bien la activación de algunas regiones centroparietales varió de acuerdo con la edad, los autores no lo interpretaron como algo relativo a la inhibición de respuestas; al



no haberse observado una correlación concomitante en el desempeño conductual, el correlato fisiológico con la edad se interpretó como parte de un proceso de refinamiento perceptual.

La capacidad de inhibición de respuestas en edades avanzadas se ha investigado relativamente poco. Un ejemplo reciente es el estudio conducido por Kleerekooper et al. (2016), quienes evaluaron el control inhibitorio en 73 participantes sanos de 30 a 70 años por medio de la tarea de *anticipación de la señal de alto*. Dicha tarea es una versión modificada de la tarea de señal de alto que, supuestamente, permite disociar la inhibición reactiva (detención ante una señal) e inhibición proactiva (anticipación de la detención). Los resultados mostraron que la inhibición reactiva se ralentiza con el avance de la edad. Los autores concluyeron que el proceso de inhibición se vuelve menos flexible y eficiente en los adultos mayores. Por otro lado, Troyer, Leach y Strauss (2006) también evaluaron la inhibición de respuestas en población adulta, ellos evaluaron a 272 adultos sanos, con un rango de edad de 18 a 94 años a través de la prueba Victoria Stroop (Spreen & Strauss, 1998), la cual es una versión abreviada y modificada de la prueba de Stroop original. Los resultados mostraron que la edad y varias medidas de desempeño en esta tarea estuvieron negativamente relacionados. Al igual que en el estudio de Kleerekooper et al. (2016), los autores concluyeron que esto se debe a que existe una disminución en la capacidad de inhibición de respuestas en edades avanzadas.

De los estudios presentados en esta sección, puede concluirse que existen diferentes retos para quienes planteen investigaciones considerando a la inhibición de respuestas como un atributo individual que puede cambiar conforme aumenta la edad. En primer lugar, es más fácil observar las diferencias de edad usando rangos más amplios de edad y muestras más grandes. En segundo lugar, es indispensable diseñar una tarea que no sea sencillo dominar para evitar efectos de techo.

Factores Biográficos y Situacionales Implicados en la Inhibición de Respuestas

Plantear el desarrollo ontogenético de la inhibición de respuestas solo como un incremento en la eficacia conforme aumenta la edad es una manera limitada de caracterizar al fenómeno. Los estudios sobre la inhibición de respuestas en individuos de diferentes edades aportan información importante; algo sucede a lo largo de la vida que mejora (o empeora) la capacidad de suprimir respuestas inapropiadas. Pero ¿qué experiencias o qué condiciones promueven que esto suceda? Dowsett y Livesey (2000), por ejemplo, establecen una perspectiva más integral, ya que enfatizan que ciertas experiencias parecen jugar un papel importante para el desarrollo de la inhibición de respuestas. Estos autores proponen que la exposición repetida a tareas que facilitan la adquisición de reglas cada vez más complejas podría mejorar el control inhibitorio en los primeros años de vida. Esto no se contrapone con lo encontrado en los estudios con enfoque en el desarrollo, sino que brinda posibles mecanismos para explicar este incremento en la capacidad de inhibición de respuesta. Se asume que entre a mayor sea la edad mayor probabilidad de haber presentado experiencias apropiadas para el desarrollo de la inhibición.

De manera similar, Smith y Thelen (2003) señalan que fenómenos relacionados con el control inhibitorio (e.g., error A no B; ver sección anterior) pueden aparecer o desaparecer por medio de la manipulación de algunos de los parámetros involucrados en las tareas con que se inducen y/o evalúan. Esto desafía la concepción del desarrollo del comportamiento como serie de hitos que se presentan en diferentes etapas como resultado de la maduración biológica de alguna capacidad cognitiva. En lugar de contemplar el desarrollo como el progreso de un agente “ejecutivo” o un programa genético que produce un patrón conductual organizado, Smith y Thelen (2003) proponen que el desarrollo es producto de una interacción



coherente entre múltiples componentes orgánicos y las restricciones del entorno, sin otorgar prioridad a ninguno de estos elementos.

Por ejemplo, Piaget (1954) sugirió que el motivo por el que los niños mayores a 12 meses de edad dejan de presentar el error A no B es que las estructuras que subyacen el o los procesos mentales asociados con el éxito en esta tarea han llegado a la madurez. Sin embargo, manipulaciones aparentemente sencillas como cambiar la postura (presumiblemente modificando el contexto subjetivo) de los infantes puede prevenir sistemáticamente que cometan el error A no B, incluso a los 8 o 10 meses de edad (Smith, Thelen, Tilzer, & McLin, 1999). Complementariamente, se ha observado que si el contexto de evaluación se traslada a una caja de arena y los objetos se ocultan debajo de la superficie sin que existan claves visuales discretas, se puede provocar que niños de más de dos años cometan el error A no B (Covarrubias & Tonneau, 2016). Estos resultados resaltan la relevancia de los factores situacionales para determinar si se logra inhibir una respuesta maladaptativa.

Respecto a los factores biográficos, también se ha encontrado que cierto tipo de experiencias sistemáticas modulan la probabilidad de que se exprese la inhibición de respuestas. Por ejemplo, simplemente practicar la tarea A no B promueve que disminuya la incurrencia en el error típico asociado a este paradigma (Diamond, 1990a). Pero no solo el entrenamiento explícito logra mejorar el desempeño en las tareas de inhibición de respuestas.

En un fascinante estudio, Titzer, Thelen y Smith (2003; citado en Thelen & Smith, 2006) entregaron a infantes de 8 meses cajas opacas o transparentes, instruyendo a los padres o cuidadores que estas debían incorporarse al repertorio de juguetes habituales en casa. A los 9 meses de edad se realizó la prueba de la barrera transparente (ver sección anterior). Se encontró que los infantes a los que se les entregó la caja transparente encontraron más rápidamente la abertura para recuperar el juguete. Este hallazgo destaca el hecho de que los niños no requirieron un entrenamiento explícito en el contexto de evaluación para aprender a suprimir la respuesta dominante de intentar alcanzar un objeto que está a la vista. Los autores interpretaron que, al momento de jugar con la caja transparente en sus hogares, los bebés experimentaron la relación negativa entre las claves visuales de objetos a través de una superficie transparente y las sensaciones táctiles usualmente producidas por dichos objetos (como en la inhibición condicionada pavloviana; ver sección sobre métodos basados en paradigmas de aprendizaje).

Particularmente relevante para el campo de la cognición comparada, es el hecho de que los paradigmas A no B y de la barrera transparente han sido aplicados para estudiar la inhibición de respuestas en animales no humanos. Por ejemplo, Fagnani, Barrera, Carballo, & Bantosela (2016) hicieron adaptaciones logísticas para estudiar la inhibición de respuestas en perros mediante estos paradigmas. Los autores hipotizaron que las continuas experiencias de socialización en los perros domésticos promueven que exista una notable capacidad inhibitoria en ellos. Para explorar esta idea, los autores compararon el desempeño en ambas tareas en un grupo de perros mascota y un grupo de perros que habitaban un albergue. Se encontró que, en efecto, los perros mascota mostraron un mejor desempeño en la tarea A no B, pero no en la tarea de la barrera transparente. Como en otros estudios citados en el presente artículo, los autores concluyeron que la ausencia de diferencias pudo haberse debido a un efecto de techo, ya que la mayoría de los perros no presentaron errores en la tarea de la barrera transparente. Por supuesto, los resultados en la tarea A no B deben tomarse con cautela ya que evidentemente la socialización con humanos no es el único factor diferente entre los perros de albergue y los perros mascota.



De vuelta al comportamiento humano durante la etapa infantil, un estudio que utilizó la prueba de malvavisco (ver sección anterior) obtuvo evidencia que ilustra la importancia de factores biográficos y situacionales sobre el desempeño en esta tarea. Kidd, Palmeri y Aslin (2013) formaron dos grupos de niños, a los que asignaron dos condiciones distintas. En ambas condiciones un adulto les prometía a los niños que les llevaría unos lápices de colores nuevos si se abstendían de abrir un frasco con lápices de colores viejos; el frasco estaba cerrado con tal fuerza que ningún niño lo pudo abrir. Lo que hacía distintas a las dos condiciones es que solo en una de ellas el adulto cumplía con la promesa y permitía que los niños usaran los lápices por unos minutos. Después de esta fase, ambos grupos fueron evaluados mediante la prueba del malvavisco. Se encontró que los niños en la condición en la que el adulto no cumplió su promesa estuvieron menos dispuestos a esperar por la recompensa mayor en la fase de prueba.

Kidd et al. (2013) destacaron que sus resultados sugieren que es necesario interpretar con cautela aquellos del estudio de Shoda et al. (1990; ver sección anterior), en los que los niños más dispuestos a esperar fueron más exitosos académica, cognitiva y emocionalmente en la adolescencia. Quizás, estos indicadores de éxito no sean una consecuencia directa de la capacidad a esperar, sino de que los niños se encontraban en un ambiente que percibían como más confiable. Por un lado, el hallazgo de Kidd et al. (2013) es una muestra de que una simple experiencia puede afectar sustancialmente las decisiones de los niños, ¿qué se podría esperar de un cúmulo de experiencias sistemáticas en un entorno confiable o incierto? Por otro lado, quizás también estas experiencias en efecto determinen el comportamiento, pero solamente en el contexto que ocurrieron, como han mostrado reiteradamente los estudios en el campo del aprendizaje asociativo (Bernal-Gamboa & Nieto, 2013). Debe realizarse más investigación para esclarecer a profundidad los límites de este tipo de efectos, pero lamentablemente existe una obvia tensión entre el control experimental (estudios con animales no humanos) y la validez de constructo (estudios con humanos); lamentablemente, es inviable realizar estudios que maximicen ambos atributos.

Recientemente se ha estudiado la influencia de algunos factores, tales como el estrés, la privación sueño y el consumo de alcohol, sobre el rendimiento en tareas de inhibición de respuestas en humanos adultos. Por ejemplo, Dierolf, Fechtner, Böhnke, Wolf, y Naumann (2017) investigaron el efecto del estrés agudo y el aumento resultante del cortisol en la inhibición de las respuestas. Su muestra estuvo constituida por 39 hombres a quienes se evaluó en una tarea de ir/no-ir antes y después de ser expuestos a un estresor agudo. Sus resultados muestran que el estrés agudo no perjudicó ni la precisión ni los tiempos de reacción en las pruebas de inhibición y que incluso el estrés en sí mismo condujo a una mejora en la inhibición de las respuestas prematuras. En cuanto a la influencia del sueño, Schumacher et al. (2017) examinaron los efectos de la privación de sueño sobre la inhibición de la respuesta y la autorregulación en niños en edad preescolar. La inhibición respuestas se evaluó a través de una tarea ir/no-ir, mientras que la autorregulación fue evaluada a través de la observación por video de las estrategias que empleaban los niños mientras intentaban armar un rompecabezas sin solución. Los resultados no mostraron efectos de la privación del sueño sobre la inhibición de la respuesta ni sobre las medidas de autorregulación; sin embargo, se encontró que la restricción aguda del sueño modera la relación entre estas dos variables.

Es bien sabido que el alcohol es una droga que produce efectos desinhibitorios en el comportamiento. Sus principales mecanismos de acción a nivel neuroquímico son la activación de los receptores GABA_A (de ácido gamaaminobutírico) y el bloqueo de los receptores NMDA (de glutamato; Carlson & Birkett, 2016). A nivel cerebral es difícil rastrear cómo participan las diferentes estructuras involucradas en la inhibición de respuestas (ver siguiente sección) bajo intoxicación por alcohol. Esto se



debe a que los receptores en los que actúa el alcohol se encuentran distribuidos ampliamente en diversas regiones del cerebro.

Derivado de la activación de los receptores GABA_A, el alcohol produce un efecto ansiolítico lo cual se debe a que interfiere en el procesamiento de los estímulos aversivos (Carlson & Birkett, 2016). Esto puede provocar que se manifiesten respuestas previamente castigadas (positiva o negativamente, activa o pasivamente). Por otro lado, el bloqueo de los receptores NMDA se cree que está relacionado con la alteración de los procesos atencionales, de memoria y aprendizaje. Esto se debe a que este tipo de receptores participa en la actualización de las conexiones neuronales responsable del ajuste de la conducta conforme a las experiencias (Carlson & Birkett, 2016). Una combinación de los efectos producidos en estos sistemas bioquímicos podría ser la responsable de los conocidos efectos desinhibitorios del alcohol, pero los estudios empíricos muestran que el tema es complejo ya que participan diversos factores.

El efecto que se esperaría es que las personas bajo los efectos del alcohol presenten problemas para la inhibición de respuestas comparados consigo mismos en condiciones de sobriedad y comparados con personas en un grupo control. Este patrón de resultados ha sido reportado por Easdon & Vogel-Sprott (2000) empleando una dosis moderada de alcohol (.62 ml/kg, que equivale aproximadamente a 2.4 copas para una persona de 70 kg) y usando una tarea de ir/no-ir. Sin embargo, en otros estudios se ha encontrado que el efecto está restringido a condiciones específicas. Por ejemplo, Fillmore y Vogel-Sprott (1999), usando la misma dosis, encontraron que el efecto disruptivo del alcohol se observó solamente si los participantes no estaban motivados por dinero o si se les premiaba tanto por las ejecuciones como por sus supresiones correctas de la respuesta en una tarea de ir/no-ir. En este estudio, sin embargo, no se observó alteración en la inhibición de respuestas cuando solamente se premió no responder durante la señal de no-ir o el responder ante la señal de ir. De manera similar, Marczinski y Fillmore (2003) encontraron que el alcohol alteraba la capacidad inhibitoria de participantes clasificados como bebedores sociales, pero solamente con una versión modificada de la tarea ir/no-ir en la que se presentaba información adicional antes de las claves que determinan la pertinencia de responder o suprimir la respuesta.

Quizás parte de la relativa dificultad de evidenciar el efecto desinhibitorio del alcohol en participantes humanos es el hecho de que, por cuestiones éticas, se deben usar dosis moderadas. Sin embargo, también podría jugar un papel el hecho de que las personas que ingieren alcohol suelen presentar tendencias conductuales compensatorias. Un intrigante estudio conducido por Marczinski & Fillmore (2005) mostró que los participantes en un grupo de control mejoraban su desempeño en una tarea modificada de ir/no-ir cuando se les hacía creer que habían consumido un volumen sustancial de alcohol. Esto se realizó proporcionando a los participantes bebidas gaseosas rociando la superficie del vaso con alcohol; de esta manera, experimentaban un intenso olor a alcohol mientras ingerían la bebida que contenía en realidad una cantidad negligible de esta sustancia.

La gran cantidad de resultados que muestran efectos nulos en esta perspectiva de la inhibición de respuesta parece reflejar la dificultad de reproducir artificialmente los eventos que en la vida cotidiana afectan el rendimiento. Al igual que en la sección anterior, una parte de este patrón de resultados podría relacionarse con la implementación de tareas que no son sensibles a los efectos de las variables estudiadas debido a que son muy fáciles de dominar. Pero también podría influir la inviabilidad de evaluar ciertas variables que requieren una presentación más prolongada o en mayor magnitud para producir efectos sustanciales en la inhibición de respuestas.



Estructuras Cerebrales Relacionadas con la Inhibición de Respuestas

Antes de comenzar nuestra breve revisión de mecanismos fisiológicos relacionados con la inhibición de respuestas, es importante destacar que estos dependen de los sistemas de respuesta implicados y quizás también, en cierta medida, del sistema motivacional implicado y la modalidad sensorial de los estímulos desencadenantes de los procesos excitatorios e inhibitorios.

La ejecución e inhibición de respuestas músculo-esqueléticas implican una serie de bucles de interacción entre la corteza motora primaria, los núcleos basales y estructuras del diencefalo. Previo a la ejecución de respuesta se envían impulsos desde la corteza motora primaria hacia el núcleo estriado. Concomitantemente, esto genera una inhibición neural del segmento interno del globo pálido, lo cual reduce la inhibición que produce esta estructura sobre el tálamo. Esto provoca la activación de la corteza motora nuevamente por parte del tálamo, lo cual desemboca finalmente en la ejecución de cierta respuesta motora (Nambu, Tokuno, & Takada, 2002). Sin embargo, dicha ejecución puede ser suprimida por medio de la activación de células en el cuerpo estriado que inhiben a las neuronas del segmento externo del globo pálido. Crucialmente, existe una relación de inhibición recíproca entre los segmentos interno y externo del globo pálido. De este modo, la inactivación del segmento externo del globo pálido produce un incremento en la inhibición talámica por medio del segmento interno, y esto da como resultado la supresión de una respuesta específica (Aron et al., 2007; Smittenaar, Guitart-Masip, Lutti, & Dolan, 2013).

El mecanismo implicado en la inhibición de una respuesta específica descrito anteriormente es relativamente lento, por lo que este podría, en algunos casos, ser suplementado por un mecanismo de inhibición global que detenga las respuestas de manera rápida y generalizada en ciertas circunstancias. Se cree que este proceso implica una inhibición de la actividad talámica más extensa como consecuencia de una activación relativamente amplia del globo pálido interno promovida, a su vez, por una activación del núcleo subtalámico (Aron & Poldrack, 2006; Eagle et al., 2008).

Cierta evidencia sugiere que existe una progresión entre generalidad y especificidad de la inhibición de respuestas a lo largo del desarrollo. Por ejemplo, Tamm, Menon y Reiss (2002) realizaron un estudio con 19 participantes que se encontraban en un rango de edad entre 8 y 20 años. Se registró la actividad cerebral de los participantes mientras realizaban la tarea de ir/no-ir. Los resultados mostraron que los participantes mayores muestran una activación cada vez más focalizada en estructuras cerebrales que se cree que juegan un papel crítico en la inhibición de respuestas, en contraste con los individuos más jóvenes, en quienes se activaron más extensamente regiones discretas de la corteza cerebral. Los resultados se interpretaron como un reclutamiento ineficiente de regiones cerebrales implicadas en la inhibición de respuestas por parte de los participantes más jóvenes. Esto implica que los individuos más jóvenes pueden ser eficaces para la inhibición de respuestas, pero lo logran a través de un mecanismo inespecífico que podría implicar un mayor gasto energético y una menor precisión en caso de que las demandas del entorno fueran más complejas.

Se cree que los comandos para producir efectos de inhibición de respuestas por parte de las estructuras de los núcleos basales provienen de diversas regiones de la corteza prefrontal que son activadas en función de una abstracción de la información sobre múltiples estímulos del entorno (O'Reilly, Russin, & Herd, 2019). Algunas de las regiones de la corteza prefrontal que se sabe que tienen una participación importante en la inhibición de respuestas músculo-esqueléticas son el giro frontal inferior derecho (Lenartowicz, Verbruggen, Logan, & Poldrack, 2011), área motora suplementaria (Smittenaar et al. 2013) y



la corteza prefrontal dorsolateral derecha. Sin embargo, estas conclusiones suelen obtenerse de estudios de resonancia magnética funcional en humanos, por lo que deben ser tomadas con cautela dada la relativamente baja resolución temporal con la que se cuenta cuando se usa esta técnica. Esto impide llegar a conclusiones sólidas sobre la secuencia y la dirección de la comunicación entre estructuras corticales y subcorticales. Smittenaar et al. (2013) reconocen que la investigación con animales no humanos usando técnicas de registro electrofisiológico y de estimulación intracraneal contribuirán eventualmente a resolver esta interrogante.

En los párrafos anteriores se intentó delinear de forma simplificada: (1) el mecanismo fisiológico básico que da lugar a una respuesta motora a partir de la corteza cerebral, y los mecanismos fisiológicos que participan para contrarrestar respuestas motoras (2) de manera específica o (3) globalmente. Pero remanecen cuestiones importantes como: ¿cuál es el proceso fisiológico que precede a la activación de la corteza motora para ejecutar una respuesta dirigida? ¿es esto relevante para suplementar lo que sabemos sobre la fisiología de la inhibición de respuestas? Intentaremos desarrollar este tema a continuación. Tanto la corteza prefrontal como partes de los núcleos basales reciben impulsos de regiones del mesencéfalo en las que hay una abundante población de neuronas dopaminérgicas: el área tegmental ventral y la sustancia nigra (Glimcher, 2011). Estas, a su vez, reciben aferencias que informan sobre experiencias sensoriales asociadas con recompensas primarias (e.g., Schultz, Apicella, & Ljungberg, 1993).

Cuando se presentan recompensas primarias o estímulos asociados con estas (recompensas secundarias o reforzadores condicionados), las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo se activan; esto produce que las conexiones sinápticas en otras áreas se hagan más eficientes, lo cual modifica el comportamiento de manera relativamente permanente. Específicamente, sucede que ante estímulos similares ocurrirán respuestas similares a aquellas que precedieron la ocurrencia de la recompensa (e.g., Bayer & Glimcher, 2005). En otras palabras, la activación de las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo es parte del sustrato neural del reforzamiento positivo. Interesantemente, cuando se presenta una señal que previamente fue asociada con una recompensa pero la recompensa es omitida, las neuronas dopaminérgicas del área tegmental ventral disminuyen su actividad por debajo de su línea base (Schultz, Dayan, & Montague, 1997).

Una estructura recientemente identificada como crucial en el ajuste del comportamiento ante experiencias que implican la omisión de la recompensa es la habénula lateral. La habénula es un complejo de núcleos epitalámicos que envían aferencias, tanto excitatorias como inhibitorias a estructuras dopaminérgicas del mesencéfalo (Hikosaka, 2010), actuando como estación de relevo y como centro de integración de las señales relacionadas con la recompensa (y su omisión). La habénula lateral, en particular, envía aferencias hacia el núcleo tegmental rostromedial (NTR) a través del fascículo retroflexo (FR). El NTR, a su vez, envía aferencias GABAérgicas hacia ATV y SN ejerciendo un efecto inhibitorio en las neuronas de dichas regiones (Ji & Shepard, 2007; Loonen & Ivanova, 2016). La habénula lateral recibe aferencias de distintas estructuras, como el globo pálido y el hipotálamo lateral (Xiao, 2018). Las neuronas de la habénula lateral son activadas cuando el organismo es presentado ante situaciones con valencia afectiva negativa, como puede ser la presentación de un estímulo doloroso, pero también la omisión de una recompensa inminente (Matsumoto & Hikosaka, 2009); ambos tipos de evento son funcionalmente equivalentes en el sentido de que tienen un efecto supresor sobre respuestas que los producen (i.e., “castigo” en el sentido genérico).



Dado que la habénula lateral se activa ante la omisión de una recompensa inminente y esto provoca una supresión de las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo, se puede considerar que esta estructura previene que se refuercen de manera espuria respuestas que no conllevan a obtener una recompensa. Sin embargo, a diferencia de lo que podría esperarse, el decremento en la actividad de las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo cuando se omite una recompensa *no* es equivalente en magnitud al incremento que se observa ante señales asociadas a la recompensa que, de hecho, es muchas veces mayor (e.g., Bayer, Lau, & Glimcher, 2007). Esto ha llevado a hipotetizar que el mecanismo fisiológico que subyace a las conductas que emergen como resultado de la omisión de recompensas esperadas (e.g., inhibición de respuestas) no implica únicamente la supresión de las neuronas dopaminérgicas mesencefálicas, sino que este mecanismo funcionaría en colaboración con otro u otros mecanismos (Glimcher, 2011). Dentro de los mecanismos que posiblemente contribuyen con el proceso de aprendizaje aversivo por omisión de recompensas, que da lugar al aprendizaje inhibitorio, están la corteza prefrontal medial (Meyer & Bucci, 2014a) y los núcleos del rafe (Nakamura, Matsumoto, & Hikosaka, 2008).

El efecto afectivo negativo que produce la ausencia de una recompensa esperada puede ser inducido mediante distintos procedimientos y cuantificado mediante diversas medidas. Por ejemplo, en un estudio con ratas, Laurent, Wong y Balleine (2017) documentaron que un estímulo que predice la ausencia de recompensa es capaz de sesgar el comportamiento hacia patrones de respuesta relacionados con una recompensa distinta. Esto puede interpretarse como que, en realidad, dichos estímulos no alteran la conducta únicamente suprimiendo respuestas apetitivas en general, sino actuando específicamente sobre aquellas respuestas relacionadas con la recompensa que niega el estímulo inhibitorio, dando paso a comportamientos que alguna vez produjeron otro tipo de recompensas. Dicho efecto no se observa si se lesiona la habénula lateral, lo que sugiere la participación de esta estructura en este proceso. En otro estudio con ratas, Donaire et al. (2019) encontraron que lesiones en la habénula lateral resultan en una relativamente alta resistencia a la extinción de respuestas consumatorias y espaciales que fueron entrenadas con estímulos apetitivos; es decir, las ratas con lesiones en la habénula lateral perseveraron en consumir un líquido y desplazarse hacia cierto sitio después de que esto no concluía en una recompensa primaria. Estos hallazgos refuerzan la idea de que la habénula lateral juega un papel importante en la capacidad de suprimir respuestas asociadas con la omisión de una recompensa.

Hasta el momento, se intentó proporcionar un panorama razonablemente comprensivo sobre los mecanismos fisiológicos implicados en la inhibición de respuestas músculo-esqueléticas motivadas por situaciones apetitivas. Sin embargo, al inicio de esta sección se advirtió que dichos mecanismos pueden variar ampliamente dependiendo del sistema de respuestas, la modalidad de los estímulos y el sistema motivacional implicados. Respecto al sistema aversivo, se ha observado que, tanto en roedores (e.g., Quirk et al., 2000) como en humanos (e.g., Milad & Quirk, 2002) la supresión de respuestas emocionales que resulta de la omisión repetida de un choque eléctrico inminente también involucra a la corteza prefrontal; específicamente, la corteza prefrontal ventromedial. Recientemente, Yan, Wang y Zhou (2019) encontraron que la activación de las células en esta región juega un papel importante en el desarrollo y la expresión de la inhibición condicionada en situaciones aversivas.

De manera similar, la inhibición de respuestas emocionales aversivas parece ser mediada por la activación de estructuras en los núcleos basales, como el estriado dorsal (e.g., Rogan, Leon, Perez, & Kandel, 2005). La participación en la inhibición de respuestas ante estímulos aversivos por parte de esta estructura tiene implicaciones importantes, ya que también participa en el procesamiento de información sobre



estímulos apetitivos (Balleine, Delgado, & Hikosaka, 2007). Aparentemente, para cada sistema motivacional existe una estructura (o conjunto de estructuras) que suprime la actividad neural y esta estructura está relacionada con la facilitación de respuestas del sistema motivacional opuesto. Por último, un caso distinto es la inhibición de movimientos oculares, ya que estos pueden ser dirigidos hacia estímulos visuales que proporcionen información sobre ganancias, sobre pérdidas, o hacia estímulos que no son informativos pero son novedosos. La supresión de movimientos sacádicos inapropiados parece implicar una interacción entre estructuras como los campos visuales de la corteza frontal, los colículos superiores, la sustancia nigra y núcleos selectos del tronco encefálico (ver Boucher, Palmeri, Logan, & Schall, 2007).

Trayectoria Filogenética de la Capacidad Inhibitoria

La información presentada en la sección anterior se basa principalmente en estudios de imagenología en humanos y estudios de lesiones, registro electrofisiológico y estimulación eléctrica intracraneal en animales como roedores y primates no humanos. A pesar de que cada una de estas técnicas tiene puntos débiles en cuanto a la forma de extrapolar conclusiones a partir de los datos, en conjunto proporcionan evidencia razonable sobre los mecanismos neurales que subyacen al comportamiento. A diferencia de la sección anterior, esta sección presenta ideas sobre la evolución de la capacidad inhibitoria que, si bien es importante plantearlas, no están tan firmemente ancladas en la evidencia. Esto se debe a que, por decirlo de algún modo, la evolución del comportamiento en nuestro linaje y el de otras especies no tiene testigos y rara vez deja registros fósiles; por lo tanto, las ideas que giran en torno al tema suelen ser mayoritariamente especulativas. Parte de lo poco que puede especularse sobre la evolución de la inhibición de respuestas se basa en el análisis de las estructuras cerebrales involucradas en este proceso mediante la neurociencia comparada. De este modo suele inferirse el comportamiento de especies troncales a través de especies contemporáneas que hayan sufrido relativamente pocos cambios anatómicos respecto de estos ancestros. Una vez que se cuenta con información sobre la posible trayectoria de ciertas características neuroanatómicas, se puede conjeturar sobre su papel en las interacciones de los organismos en un entorno ancestral (Tooby & Cosmides, 1992).

Las lampreas presentan cambios anatómicos mínimos respecto del ancestro común de todos los animales vertebrados; este grupo de animales cuenta con registros fósiles que datan de al menos 360 millones de años (Xu, Zhu, & Li, 2016). Adicionalmente, las lampreas conservan una serie de características presentes en muchos de los vertebrados (Nikitina, Bronner-Fraser, & Sauka-Spengler, 2009). Por estos motivos, se le considera a este animal como un modelo de la trayectoria evolutiva arcaica de los vertebrados. Estructuras fundamentales para la inhibición de respuestas, como aquellas que constituyen los núcleos basales (Grillner et al., 1998) y la habénula (Loonen & Ivanova, 2017) se encuentran presentes, aunque de forma incipiente, en las lampreas. Por un lado, se ha considerado que la inhibición de respuestas es una de las funciones básicas de los núcleos basales en los vertebrados (e.g., Reiner, 2009). Por otro lado, mientras que la anatomía y conectividad de la habénula lateral ha sido extensamente estudiada en vertebrados 'troncales', por lo que sabemos, su papel en el comportamiento de dichos animales es menos conocido. Hikosaka (2010) especula que el papel de la habénula lateral en el aprendizaje inhibitorio evolucionó como una exaptación de un mecanismo de supresión de respuestas determinado por los ciclos circadianos. Esto dado que en vertebrados troncales presenta una conectividad relativamente estrecha con la retina y la glándula pineal. Según Hikosaka (2010), la habénula pasó de controlar periódicamente un estado de supresión (casi) global de respuestas motoras a controlar la supresión de respuestas motoras específicas en ambientes más dinámicos con mayor grado de incertidumbre.



Como se dijo anteriormente, no existe investigación amplia sobre procesos de inhibición de respuestas en la lamprea siendo esta una especie modelo de los vertebrados más arcaicos. Sin embargo, estudios en otras especies han arrojado luz sobre la emergencia de dicha capacidad durante el curso de la filogenia de los vertebrados; por ejemplo, en anfibios y reptiles, que son grupos de vertebrados relativamente poco estudiados en investigaciones sobre el comportamiento. Ingle (1970) reportó que las ranas pueden superar la prueba de la barrera transparente y que esta capacidad requiere de la integridad de la porción caudal del tálamo (cerca de donde está localizada la habénula). Por otro lado, recientemente, Storks y Leal (2020) mostraron que los lagartos anolis son capaces de aprender a inhibir una respuesta predatoria en una tarea de barrera transparente realizada en su hábitat. Los autores enfatizan que esta capacidad es más fácil de observar en condiciones naturales que usando técnicas de laboratorio con poca validez ecológica.

Sin embargo, no solo los animales vertebrados muestran capacidad para la inhibición de respuestas; esta capacidad también se ha observado en especies de organismos “invertebrados”. Por ejemplo, existe evidencia de inhibición condicionada con procedimientos pavlovianos en caracoles de jardín (Acebes, Solar, Moris, & Loy, 2012), babosas marinas (Britton & Farley, 1999) y abejas (Couvillon, Bumanglag, & Bitterman, 2003). Por otro lado, usando el paradigma de la barrera transparente, se ha observado aprendizaje inhibitorio en arañas saltarinas y pulpos (ver Kabadayi, Bobrowicz, & Osvath, 2018, para una revisión). Estos hallazgos son dignos de notarse, ya que los linajes de todas estas especies divergieron de aquel de los tetrápodos (i.e., anfibios, reptiles, dinosaurios y mamíferos) mucho antes que el de la lamprea; hace más de 570 millones de años durante el periodo precámbrico (Peterson et al., 2004). Esto podría implicar que la capacidad inhibitoria evolucionó desde mucho antes de que nuestros ancestros exhibieran un esqueleto óseo. Alternativamente, esto podría indicar que la inhibición de respuestas evolucionó independientemente más de una vez.

Habiendo explorado las ideas sobre la posible aparición de las estructuras subcorticales relacionadas con la inhibición de respuestas, daremos un salto evolutivo relativamente largo para revisar las ideas sobre la evolución de la corteza prefrontal que, como se mencionó en el apartado anterior, juega un papel crucial en la inhibición de respuestas (tanto en situaciones apetitivas como aversivas) en los seres humanos. Algunos autores han considerado que la corteza prefrontal es una característica anatómica exclusiva de los primates, lo cual ha sido ampliamente debatido. Lo cierto es que, incluso cuando se han identificado regiones homólogas en otros mamíferos, estas suelen ser sustancialmente distintas que las de los primates en cuanto a sus dimensiones, diversidad histológica y otros detalles (Bush & Allman, 2009). Aparentemente, la corteza orbitofrontal es una de las regiones de la corteza prefrontal evolutivamente más antiguas, ya que se puede encontrar estructuras homólogas en la corteza cerebral de roedores. Este no es el caso para la corteza dorsolateral frontal, de la cual se pueden encontrar versiones homólogas menos obvias en este grupo de animales (e.g., Uylings, Groenewegen, & Kolb, 2003). Aun así, aparentemente, estas estructuras homólogas cumplen con funciones análogas, ya que se ha encontrado el aprendizaje inhibitorio es obstaculizado cuando se lesiona esta región de la corteza en ratas (Meyer & Bucci, 2014a).

Se ha considerado que la relativamente extensa región prefrontal en los humanos hace posible la adaptabilidad en esta especie, permitiendo la abstracción de elementos complejos de su entorno para guiar sus acciones. Esto contrasta con la aparentemente limitada capacidad de especies que no suelen mostrar abstracciones tan sofisticadas y exhiben un comportamiento menos versátil (O'Reilly et al., 2019). Quizás, uno de los atributos cruciales del nicho ecológico en el que se desarrollaron los ancestros cercanos del ser humano fue vivir en sociedades relativamente complejas (Allman, 2000). Muchos de los problemas de las



sociedades de homínidos ancestrales aparentemente podrían haberse aminorado si sus individuos renunciaban a sus propios intereses inmediatos ante situaciones difíciles de resistir (Barkley, 2001).

Sin embargo, también existen otras formas de comportamiento complejo, no necesariamente relacionadas con la vida en sociedad, que pudieron haber promovido la adaptación del ser humano en su entorno ancestral a través de procesos de inhibición de respuestas. Un ejemplo es el uso de herramientas. Enquist, Lind y Ghirlanda (2016) han propuesto que la supresión de respuestas que una vez fueron recompensadas permite un eficiente encadenamiento de respuestas, el cual es necesario para el uso de herramientas. Si bien, el uso de herramientas ha sido observado en múltiples especies animales (Sanz, Call, & Boesch, 2013), es una habilidad para la cual el ser humano parece tener una ventaja importante (sin despreciar el papel que pueda jugar la cultura en su perfeccionamiento).

Si se asume que para abstenerse de responder impulsivamente en estas situaciones se requiere de una corteza prefrontal relativamente extensa y compleja, las ventajas adaptativas de esta característica deberían de sobrepasar los costos asociados a ella. Por ejemplo, entre más extensa la corteza cerebral existe un mayor consumo energético lo cual necesariamente reduce el suministro de energía destinado a otros órganos (Allman, 2000). Otra desventaja de una corteza cerebral extensa es que su maduración requiere de más tiempo, lo cual dificulta la labor de parto y obliga a extender el periodo maternal (Allman, 2000). En conclusión, aunque no se conozca precisamente las condiciones que propiciaron la selección de este atributo anatómico, se puede reconocer que esto ocurrió a pesar de todas sus desventajas colaterales.

Implicación de la Capacidad Inhibitoria para las Interacciones Sociales

Berger (2011) refiere que la autorregulación puede ser descrita como una habilidad que se desarrolla durante la infancia. Según esta autora, esta capacidad pertenece a la categoría de ‘funciones ejecutivas’, al estar relacionada con conductas como controlar y manipular la atención, la capacidad de inhibir las respuestas automáticas, la capacidad de mantener las metas y requisitos actuales en la memoria de trabajo, y también se relaciona con procesos motivacionales. Bajo esta perspectiva, Berger (2011) refiere que este fenómeno tiene implicaciones importantes para el funcionamiento en contextos sociales para los niños; menciona que las capacidades de autorregulación se desarrollan conforme el contexto del menor se hace más amplio.

En los primeros años de vida, las conductas relacionadas con la autorregulación están dirigidas a las demandas de los padres para luego ser aplicadas a la convivencia con los pares; idealmente, se presenta una disminución en conductas de agresión y aumentan conductas que implican empatía y altruismo. Berger (2011) asevera que los niños que son más eficientes en inhibir conductas socialmente inapropiadas y retrasar la gratificación tienden a ser socialmente competentes en general y apreciados por sus pares. Este proceso de autorregulación está relacionado con el concepto de ‘cumplimiento’; la autora define a este último como la capacidad para ajustar la conducta a los estándares de comportamiento impuestos en ciertos círculos sociales, y pueden dividirse en dos: las de acción y las de omisión. Las primeras están relacionadas con iniciar un comportamiento deseable de acuerdo con una instrucción dada, mientras que las segundas se relacionan con la inhibición o la evitación de un comportamiento prohibido. La conducta de cumplimiento evoluciona con la edad permitiendo al niño presentar conductas autorreguladas en ausencia de supervisión. A esta etapa se le denomina *cumplimiento comprometido*, pero también se le ha designado como ‘cooperación receptiva’. En



este punto, las conductas autorreguladas comienzan a presentarse en una gama más amplia de contextos interactivos y no solo en el contexto del hogar.

En una escala todavía más amplia, los seres humanos frecuentemente se encuentran en situaciones en las que deben elegir si aceptar el costo de cooperar para poder acceder a algún beneficio futuro (e.g., Brown & Rachlin, 1999). Según Barkley (2001) esto implica necesariamente de un mecanismo de inhibición de respuestas para poder renunciar a los propios intereses. Según este autor, algunas conductas que implican este tipo de sacrificio son compartir, ahorrar, cuidar y educar a otros. Gran parte de estas acciones hoy en día son realizadas a gran escala; contamos con asociaciones civiles, instituciones bancarias, hospitales y escuelas. Probablemente, la cultura en que nos criamos no requiere que estas conductas se den tan frecuentemente en la interacción uno a uno; o, por lo menos, hacerlo no es de vida o muerte. Sin embargo, en alguna época la ejecución de estas conductas prosociales pudo ser crucial para la sobrevivencia de las sociedades humanas no civilizadas (y quizás también para ancestros más lejanos). Posiblemente, estas tendencias se fueron transmitiendo de generación en generación, haciéndose también más complejas y bien estructuradas, hasta formar el estilo de vida de las sociedades contemporáneas (ver Glenn, 1991). Esto ilustraría una retroalimentación constante entre los atributos anatómicos que posibilitan el aprendizaje inhibitorio y las interacciones sociales (institucionalizadas o no) que lo fomentan.

Implicación de la Capacidad Inhibitoria en el Ámbito Escolar

En la actualidad, existe un creciente volumen de estudios interesados en comprender los fundamentos cognitivos involucrados en la adquisición y ejercicio de las habilidades escolares. Algunos autores han observado que el bajo rendimiento escolar está asociado con un déficit de determinadas 'funciones ejecutivas' (e.g., García-Villamisar & Muñoz, 2000). Respecto al rendimiento en competencias de lectura, Schoot y de Sergeant (2000) realizaron un estudio en el cual evaluaron la relación entre el rendimiento lector y medidas de inhibición en dos subtipos de dislexia. Por un lado, se incluyó a niños que leen rápido e incorrecto (adivinatoros), y por otro a niños que leen lentamente pero con precisión. Se observó que los adivinatoros tenían una capacidad limitada para inhibir la respuesta inapropiada en la tarea de señal de alto y en la prueba de Stroop en comparación de los niños que leen lentamente. Borella, Carretti y Pelegrina (2010) obtuvieron resultados similares en un estudio sobre el rendimiento en lectura de comprensión en niños de 10 a 12 años. Se encontró que la memoria de trabajo y la resistencia a la interferencia del distractor correlacionaron con la habilidad de comprensión de textos cuando estos están ausentes. Estos hallazgos parecen apoyar la idea de que los mecanismos inhibitorios están involucrados en el procesamiento de información textual de los niños cuando la tarea de comprensión involucra una carga de memoria sustancial.

Blair y Razza (2007) encontraron que el control inhibitorio correlacionó prominentemente con las habilidades matemáticas y de lectura tempranas en niños de 3 a 5 años. Esto llevó a los autores a sugerir que los planes de estudio deberían incluir el entrenamiento de habilidades de autorregulación para mejorar el rendimiento escolar. Respecto al rendimiento en matemáticas, Chamandar, Jabbari, Poorghorban, Sarvestani y Amini (2019) estudiaron la memoria de trabajo y la capacidad inhibitoria en alumnos con alto y bajo rendimiento matemático. Estos autores encontraron que el desempeño en estos dominios fue significativamente menor en el grupo de bajo rendimiento. Gilmore, Keeble, Richardson y Cragg (2015), por otro lado, proponen que la capacidad de suprimir la información que distrae y las respuestas no deseadas podría jugar un papel importante en la solución de operaciones matemáticas.



Siguiendo esta línea de ideas, Purpura, Schmitt y Ganley (20017) encontraron que la inhibición de respuestas fue un predictor de las habilidades matemáticas tempranas en niños entre 3 y 5 años. Los autores interpretaron este hallazgo como que la inhibición podría relacionarse con las habilidades matemáticas ya que los individuos deben hacer uso constante de esta habilidad para resistir la tentación de abandonar la tarea. Por su parte, Szucs Devine, Soltesz, Nobes y Gabriel (2013) encontraron que personas con discalculia del desarrollo (discapacidad que afecta específicamente el cálculo aritmético principalmente por causas genéticas o neurobiológicas) presentaron dificultades con la memoria de trabajo visoespacial a corto plazo y la función inhibitoria medida mediante una tarea de supresión de interferencia. Otra manera en la que se ha sugerido que la inhibición de respuestas puede relacionarse con las competencias matemáticas es porque permite suprimir la tendencia a perseverar en una estrategia que ha sido exitosa pero no lo es en otro contexto (Bull & Scerif, 2001; Bull, Johnston, & Roy, 1999). Por ejemplo, suprimir el uso de la regla de la suma (que frecuentemente se aprende primero) cuando se enfrenta a un problema que requiere realizar una resta.

Gilmore, Keeble, Richardson y Cragg (2015) encontraron una relación más fuerte entre el rendimiento en matemáticas y el desempeño en una tarea de inhibición usando estímulos numéricos en comparación con aquella relación cuando se usan estímulos no numéricos. Para explicar sus resultados, estos autores proponen una interesante perspectiva sobre la relación entre la inhibición y las habilidades matemáticas. De acuerdo con Gilmore et al. (2015), ambos atributos están relacionados, pero el patrón de las relaciones varía en torno a las diferentes formas de inhibición y componentes de las habilidades matemáticas a lo largo de diferentes etapas del desarrollo. En lugar de representar un proceso con un alcance global, el papel de la inhibición en las habilidades matemáticas podría resultar de una variedad de dominios específicos. Esto puede ilustrarse mediante el estudio realizado por Wang, Tasi y Yang (2012) en el que se comparó la inhibición en personas con dislexia y discalculia con un grupo de control. Los resultados se analizaron en tres categorías para la inhibición: (1) inhibición de gráficos, (2) inhibición de números y (3) inhibición de palabras. Se encontró que los estudiantes con discalculia obtuvieron peores resultados en inhibición de gráficos e inhibición de números en comparación a los controles y los estudiantes con dislexia. Mientras que los estudiantes con dislexia obtuvieron peores resultados en la inhibición de palabras y en la inhibición de gráficos en relación con los estudiantes de control.

Cabe destacar que no existe actualmente un consenso sobre la relación entre la inhibición y las habilidades matemáticas, ya que en una revisión profunda de la literatura puede encontrarse resultados contradictorios. Lee y Lee (2019), realizaron una revisión sobre las relaciones débiles e inconsistentes reportadas entre las habilidades inhibitorias y el rendimiento matemático. Estos autores argumentan que esa baja asociación se debe principalmente a cuatro aspectos: (1) los cambios relacionados con la edad en las 'funciones ejecutivas', (2) la sensibilidad de las tareas inhibitorias comúnmente utilizadas en los estudios, (3) una discordancia en la forma en que se mide la susceptibilidad a la interferencia y el rendimiento matemático, y (4) la elección de medidas de criterio con algunas tareas matemáticas que imponen relativamente bajas demandas inhibitorias. A pesar de que muchos estudios presentan algunos o varios de los problemas enlistados por Lee y Lee (2019), existe evidencia más o menos robusta sobre la relación entre habilidades matemáticas y la capacidad para la inhibición de respuestas.

Implicación de la Capacidad Inhibitoria en Condiciones Psiquiátricas, Neurológicas y Endocrinas



En un extenso volumen de estudios se ha propuesto evaluar en qué medida la capacidad inhibitoria se encuentra comprometida en diversas condiciones que atentan contra la salud y el bienestar integral de las personas. Por supuesto, cuando se observa un déficit inhibitorio asociado con alguna condición médica es posible que dicho déficit sea la causa o bien la consecuencia de dicha condición; más aún, puede existir una relación de causalidad recíproca entre ambos.

Probablemente una de las condiciones que más se ha relacionado con la inhibición de respuestas es el llamado *trastorno por déficit de atención* (TDAH), el cual típicamente se presenta en edades tempranas y tiene como principal componente la presencia de comportamiento impulsivo; y, como se revisó en una de las secciones anteriores, se cree que uno de los subcomponentes fundamentales de la impulsividad es la incapacidad para la inhibición de respuestas. Para el diagnóstico de esta condición se estipula que el individuo debe mostrar comportamientos impulsivos respecto de un grupo de referencia (American Psychiatric Association, 2013); quizás, el factor más importante a contrastar con el grupo de referencia sea la edad, sobre todo en etapas tempranas.

En un metaanálisis realizado por Willcut, Doyle, Nigg, Faraone y Pennington (2005) se encontró que, efectivamente, los niños diagnosticados con TDAH presentan una dificultad sustancial en el desempeño al enfrentarse a tareas de inhibición de respuestas. Correspondientemente, se ha observado que los individuos diagnosticados con TDAH exhiben diferencias anatómicas en regiones cerebrales relacionadas con la inhibición de respuestas (e.g., Sowell et al., 2003). Sin embargo, hay una nota precautoria importante que hacer, y es que existe una proporción sustancial de falsos positivos al momento de diagnosticar el TDAH debido a que no se toman en cuenta las edades cronológicas de los individuos con precisión (e.g., Elder, 2010; Frances & Batstra, 2013; Morrow et al., 2012). Por ejemplo, un padre o profesor puede considerar que el niño presenta un rendimiento por debajo de sus pares sin tomar en cuenta que este sea varios meses más joven en una etapa del desarrollo sensible. Este tipo de sesgo incluso podría permear en los resultados de algunas investigaciones.

Otra de las condiciones en la que la capacidad de inhibición de respuestas está fuertemente implicada es el *abuso de sustancias*, definida principalmente como un uso problemático de drogas que el individuo no puede detener (American Psychiatric Association, 2013). Mientras que en el TDAH se considera a la inhibición de respuestas como un factor que constituye la condición, en el abuso de sustancias suele considerársele como un agente con que sostiene una relación causal bidireccional (e.g., Chambers, Garavan, & Bellgrove, 2009). Es decir, un déficit en la capacidad para inhibir respuestas podría ser un factor que predispone a ciertos individuos a involucrarse en el abuso de sustancia y, a su vez, tanto el estado de intoxicación (e.g., Fillmore, Rush, & Hays, 2002) como el consumo crónico de ciertas sustancias (e.g., Fillmore & Rush, 2002) pueden promover que se acentúe dicho déficit. Adicionalmente, se ha encontrado que un déficit inhibitorio puede predecir la recaída en el uso problemático de sustancias (e.g., Waters et al., 2003).

Una condición neurológica en la que se ha observado déficit inhibitorio es la *enfermedad de Parkinson*. Las personas afectadas con esta condición inicialmente suelen presentar problemas relacionados con el dominio motor como, por ejemplo, temblores en las manos, rigidez y dificultad para caminar y para efectuar movimientos que otras personas realizan sin esfuerzo (Davie, 2008). Si bien el déficit inhibitorio no es un síntoma primordial de este padecimiento, se ha reportado que los individuos afectados presentan un desempeño deficiente en tareas de inhibición de respuestas (Nombela, Rittman, Robbins, & Rowe, 2014;



Obeso et al., 2011). La etiología de esta condición está bien identificada como una degeneración de las neuronas dopaminérgicas en la sustancia nigra (Rinne, 1993). Por tanto, el tratamiento farmacológico más común es la administración de drogas agonistas de la dopamina, las cuales producen que los síntomas se aligeren (e.g., Shaw, Lees, & Stern, 1980), aunque con algunos efectos colaterales (e.g., Blin, Bonnet, & Agid, 1988).

A pesar del consenso en la prescripción de agonistas dopaminérgicos, se ha reportado que estos no mejoran la capacidad de inhibición de respuestas en pacientes con la enfermedad de Parkinson (Obeso, Wilkinson, & Jahanshani, 2011). Sin embargo, en un estudio reciente conducido por Rae et al. (2016) se observó que pacientes diagnosticados con la enfermedad de Parkinson que estaban bajo tratamiento con agonistas dopaminérgicos mejoraron su desempeño en una tarea de señal de alto si se les administraba complementariamente un fármaco agonista noradrenérgico. Los agonistas noradrenérgicos son frecuentemente usados para tratar los síntomas en el TDAH (Turner, Clark, Dowson, Robbins, & Sahakian, 2004), por lo que la mejora en el desempeño en este caso podría explicarse por algún mecanismo relacionado con la atención.

Uno de los problemas de salud más prevalentes en la actualidad (Racette, Deusinger, & Deusinger, 2003), la *obesidad*, también ha sido asociado con la inhibición de respuestas. Existe cierto consenso en que la etiología de la obesidad está relacionada con un desbalance energético en el que el suministro excede al gasto de energía, lo que conlleva a la acumulación de esta en forma de tejido adiposo (Racette et al., 2003). La acumulación de tejido adiposo no es un problema en sí mismo, ya que la mayoría de las especies exhibe este mecanismo como una manera de anticiparse a la escasez de alimentos (Lee, Mottillo, & Granneman, 2014). Sin embargo, en un entorno que garantiza el alimento, la acumulación de tejido adiposo por un periodo extendido conlleva a múltiples problemas de salud (Racette et al., 2003).

La gran mayoría de las personas que viven en una sociedad civilizada poseen información sobre las consecuencias de la mala alimentación y el sedentarismo. En este contexto, la obesidad puede caracterizarse, en parte, como una incapacidad de suprimir o detener la conducta de ingesta de alimentos de mala calidad (nociva a largo plazo) a pesar de poseer información sobre sus consecuencias. Efectivamente, un metaanálisis realizado por Lavagnino, Arnone, Cao, Soares y Selvaraj (2016) mostró que existe una relación sustancial entre la obesidad y el déficit en el control inhibitorio evaluado por una tarea de señal de alto. Interesantemente, se ha reportado que bajo ciertas condiciones (ver Adams, Lawrence, Verbruggen, & Chambers, 2017) un entrenamiento en inhibición de respuestas reduce subsecuentemente la ingesta de alimentos en una situación de laboratorio con humanos. Este hallazgo es útil, tanto para reconocer la plasticidad fenotípica en la capacidad de inhibitoria como para abstraer los fundamentos de posibles propuestas para la intervención y prevención de la obesidad.

Comentarios Finales

En este texto se estableció como objetivo hacer una revisión integrativa de las literaturas clásica y contemporánea sobre la inhibición de respuestas. En primer lugar, se abordaron las críticas por parte de algunos autores renombrados al uso del concepto de inhibición. Probablemente algunas de estas críticas lograron disuadir a investigadores en una época muy puntual y dentro de círculos específicos. Como ya lo hemos planteado en referencia a un dominio más específico de la inhibición (ver Sosa & Ramírez, 2019), no existen razones suficientemente convincentes para abandonar el estudio del fenómeno empírico rotulado



como *inhibición de respuestas*. Esto no quiere decir que el término deba utilizarse como recurso explicativo según convenga. Proponemos que se debe hacer un esfuerzo por identificar las relaciones funcionales entre los eventos que participan en cualquier episodio conductual que se considere como una instancia de inhibición de respuesta. Este llamado se suma a la encomienda que otros autores (e.g., Verbruggen et al., 2014b; Viúdez, 2019) han promulgado a favor de una caracterización naturalista del fenómeno, dejando fuera a concepciones vagas y/o lógicamente implausibles. Si se alcanza suficiente claridad conceptual para delimitar la inhibición de otros fenómenos, se conseguirá mejorar la comunicación al respecto entre académicos de diferentes disciplinas, así como la divulgación del conocimiento sobre el tema.

Se intentó abordar una variedad de fenómenos empíricos considerados como *inhibición de respuestas* desde distintas perspectivas. Asimismo, se describió paradigmas metodológicos para aproximarse al estudio del fenómeno y se expuso los modelos explicativos más representativos en el campo. En este escrito abordamos el tema de la inhibición de respuestas a partir de la perspectiva aristotélica de las cuatro causas, la cual propone que un fenómeno empírico puede explicarse en distintos niveles que son complementarios entre sí. En cuanto a la causa formal, se caracterizó la inhibición de respuestas como un proceso dinámico (aprendizaje inhibitorio) pues, si bien es un rasgo que puede distinguir el comportamiento de un individuo en un grupo de referencia (capacidad inhibitoria), también varía en un mismo individuo a través del tiempo y es modulado por diversas experiencias y factores situacionales (control inhibitorio), fungiendo estos últimos como causas eficientes. En cuanto a la causa material, se revisó las estructuras cerebrales que se relacionan con la capacidad de inhibir respuestas y, respecto a la causa final, se esbozó la trayectoria de esta en el linaje evolutivo de algunas especies enfatizando en el humano. Finalmente, se revisó la participación de la inhibición de respuestas en varios ámbitos de la psicología, como el clínico, educativo y comunitario. De esta última sección destaca la importancia de entender la implicación de la inhibición de respuestas en diversas esferas que son relevantes para el bienestar humano. Esto podría ayudar a informar a quienes emprendan protocolos de intervención personalizados y políticas públicas dirigidos a mejorar la calidad de vida.

Las secciones que fraccionan este artículo no deben tomarse como excluyentes, sino como divisiones artificiales que nos permitieron organizar el tema de la inhibición de respuestas en compartimentos razonablemente delimitados, pero interrelacionados, que facilitaron la narrativa. Reconocemos que una de las limitaciones del presente artículo es el desbalance en cuanto a los contenidos en las secciones y subsecciones que lo constituyen. Una parte de dicho desbalance podría explicarse por un correspondiente desbalance en la literatura; es decir, algunos temas están mejor documentados que otros. No obstante, por otro lado, este desbalance probablemente refleje en cierto grado nuestros sesgos personales. Otro punto importante, relacionado con el anterior, es que a lo largo del texto asumimos posturas que quizás sean debatibles. Parte del propósito de haber planteado dichas posturas es iniciar una discusión académica ordenada que permita confrontar ideas para poder, al menos, caracterizar de manera más precisa los alcances y limitaciones de estas líneas de pensamiento divergentes.

Los estudios empíricos en algunas de las áreas que se revisaron frecuentemente arrojan resultados que se contradicen con otros u obtienen efectos de modestos a nulos. En algunos casos, esto parece ilustrar el carácter multideterminado del comportamiento, en el que una variedad de factores obstaculiza la observación de la relación entre dos variables. Posiblemente, la inclusión de estos factores en los diseños de investigación y en los análisis de datos pueda mitigar este problema. Por otro lado, parecería que en algunos casos los estudios empíricos presentan problemas en las técnicas para recolectar datos o los mismos diseños



de investigación. Estos problemas son comprensibles, dado el alto costo monetario, tiempo y esfuerzo que implica emprender ciertos proyectos de investigación. Por ejemplo, abundan estudios correlacionales de diseño transversal que arrojan resultados modestos o nulos en la relación entre variables. Muchas de estas investigaciones se beneficiarían de utilizar diseños longitudinales; sin embargo, se sabe que esto incrementa sustancialmente los recursos necesarios para conducir una investigación. Otra posibilidad, quizás más alarmante, es la 'publicación diferencial'. Los resultados de las investigaciones que tenemos al alcance podrían ser solo falsos positivos que logran salir a la luz gracias a un sesgo de publicación, exagerando o distorsionando la realidad en los núcleos académicos. Si se toma en cuenta todas estas posibilidades al momento de plantear y conducir una investigación podría obtenerse conocimiento sobre la inhibición de respuestas (y sobre cualquier tema) de manera más eficiente.

Referencias

- Acebes, F., Solar, P., Moris, J., & Loy, I. (2012). Associative learning phenomena in the snail (*Helix aspersa*): Conditioned inhibition. *Learning & behavior*, *40*(1), 34-41.
- Adams, R. C., Lawrence, N. S., Verbruggen, F., & Chambers, C. D. (2017). Training response inhibition to reduce food consumption: Mechanisms, stimulus specificity and appropriate training protocols. *Appetite*, *109*, 11-23.
- Allman, J. M. (2000). *Evolving brains*. New York: Scientific American Library.
- American Psychiatric Association. (2013). *Diagnostic and statistical manual of mental disorders (5ta ed.)*. Washington.
- Amundson, J. C., Wheeler, D. S., & Miller, R. R. (2005). Enhancement of Pavlovian conditioned inhibition achieved by posttraining inflation of the training excitator. *Learning and Motivation*, *36*, 331-352.
- Aranda-Fernández, P. E., Gaztañaga, M., Arias, C., & Chotro, M. G. (2016). Conditioned inhibition in preweanling rats. *Developmental Psychobiology*, *58*, 98-106.
- Aron, A. R., & Poldrack, R. A. (2006). Cortical and subcortical contributions to stop signal response inhibition: role of the subthalamic nucleus. *Journal of Neuroscience*, *26*(9), 2424-2433.
- Aron, A. R., Durston, S., Eagle, D. M., Logan, G. D., Stinear, C. M., & Stuphorn, V. (2007). Converging evidence for a fronto-basal-ganglia network for inhibitory control of action and cognition. *Journal of Neuroscience*, *27*(44), 11860-11864.
- Baggetta, P. & Alexander, P. A. (2016). Conceptualization and operationalization of executive function. *Mind, Brain, and Education*, *10*(1), 10-33.
- Balleine, B. W., Delgado, M. R., & Hikosaka, O. (2007). The role of the dorsal striatum in reward and decision-making. *The Journal of Neuroscience*, *27*, 8161-8165.
- Blair, C., & Razza, R. P. (2007). Relating effortful control, executive function, and false belief understanding to emerging math and literacy ability in kindergarten. *Child development*, *78*(2), 647-663.



- Bari, A., & Robbins, T. W. (2013). Inhibition and impulsivity: Behavioral and neural basis of response control. *Progress in Neurobiology, 108*, 44–79.
- Barkley, R. A. (1997). Behavioral inhibition, sustained attention, and executive functions: constructing a unifying theory of ADHD. *Psychological bulletin, 121*(1), 65.
- Barkley, R. A. (2001). The executive functions and self-regulation: An evolutionary neuropsychological perspective. *Neuropsychology Review, 11*(1), 1-29.
- Batson, J. D., & Best, M. R. (1981). Single-element assessment of conditioned inhibition. *Bulletin of the Psychonomic Society, 18*(6), 328–330.
- Bayer, H. M., & Glimcher, P. W. (2005). Midbrain dopamine neurons encode a quantitative reward prediction error signal. *Neuron, 47*(1), 129-141.
- Bayer, H. M., Lau, B., & Glimcher, P. W. (2007). Statistics of midbrain dopamine neuron spike trains in the awake primate. *Journal of Neurophysiology, 98*(3), 1428-1439.
- Bedard, A. C., Nichols, S., Barbosa, J. A., Schachar, R., Logan, G. D., & Tannock, R. (2002). The development of selective inhibitory control across the life span. *Developmental neuropsychology, 21*(1), 93-111.
- Bellon, E., Fias, W., & De Smedt, B. (2016). Are individual differences in arithmetic fact retrieval in children related to inhibition? *Frontiers in psychology, 7*, 825.
- Bernal-Gamboa, R. & Nieto, J. (2013). Recuerdos y olvidos determinados por el entorno. En J. J. Irigoyen, F. Cabrera, M. Y. Jiménez, H. Martínez, & K. F. Acuña (Eds.) *Estudios sobre Comportamiento y Aplicaciones Volumen III* (pp. 121-130). Universidad de Sonora.
- Berger, A. (2011). *Self-regulation: Brain, Cognition, and Development*. Washington, DC: American Psychological Association.
- Bickel, W. K., Jarmolowicz, D. P., Mueller, E. T., Gatchalian, K. M., & McClure, S. M. (2012). Are executive function and impulsivity antipodes? A conceptual reconstruction with special reference to addiction. *Psychopharmacology, 221*(3), 361-387.
- Blin, J., Bonnet, A. M., & Agid, Y. (1988). Does levodopa aggravate Parkinson's disease?. *Neurology, 38*(9), 1410-1410.
- Bolles, R.C. (1975). *Theory of motivation*. New York: Harper & Row.
- Borella, E., Carretti, B., & Pelegrina, S. (2010). The specific role of inhibition in reading comprehension in good and poor comprehenders. *Journal of Learning disabilities, 43*(6), 541-552.
- Boucher, L., Palmeri, T. J., Logan, G. D., & Schall, J. D. (2007). Inhibitory control in mind and brain: An interactive race model of countermanding saccades. *Psychological Review, 114*(2), 376.



- Brass, M. & Haggard, P. (2008). The what, when, whether model of intentional action. *The Neuroscientist*, 14(4), 319–325.
- Britton, G., & Farley, J. (1999). Behavioral and Neural Bases of Noncoincidence Learning in Hermissenda. *Journal of Neuroscience*, 19(20), 9126-9132.
- Brown, J., & Rachlin, H. (1999). Self-control and social cooperation. *Behavioural Processes*, 47(2), 65-72.
- Brunton, C. H. (1883). On the nature of inhibition, and the action of drugs upon it. *Nature*, 27, 419–422.
- Bull, R., & Scerif, G. (2001). Executive functioning as a predictor of children's mathematics ability: Inhibition, switching, and working memory. *Developmental Neuropsychology*, 19(3), 273-293.
- Bull, R., Johnston, R. S., & Roy, J. A. (1999). Exploring the roles of the visual–spatial sketch pad and central executive in children's arithmetical skills: Views from cognition and developmental neuropsychology. *Developmental Neuropsychology*, 15, 421–442.
- Bush, E. C. & Allman, J. M. (2009). Frontal cortex evolution in primates. En J. H. Kaas (Ed.) *Evolutionary neuroscience* (pp. 953-956). Amsterdam: Elsevier.
- Butchvarov, P., (1995). Categories, en K. Jaegwon & E. Sosa (eds.) *A companion to metaphysics*. Oxford: Blackwell.
- Carlson, N. R. & Birkett, M. A. (2016). *Physiology of behavior*. Boston: Pearson.
- Carver, A. C., Livesey, D. J., & Charles, M. (2001). Further manipulation of the stop-signal task: developmental changes in the ability to inhibit responding with longer stop-signal delays. *International Journal of Neuroscience*, 111(1-2), 39-53.
- Chambers, C. D., Garavan, H., & Bellgrove, M. A. (2009). Insights into the neural basis of response inhibition from cognitive and clinical neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(5), 631-646.
- Chamandar, F., Jabbari, S., Poorghorban, M., Sarvestani, M. S., & Amini, S. (2019). Mathematics Performance of the Students in Primary School: Comparison of Working Memory Capacity and Inhibition. *Journal of Education and Learning*, 8(3), 242-250.
- Couvillon, P. A., Bumanglag, A. V., & Bitterman, M. E. (2003). Inhibitory conditioning in honeybees. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 56(4b), 359-370.
- Covarrubias, P., & Tonneau, F. (2016). Discrete and continuous stimulus control in the A-not-B sandbox task. *Behavioural Processes*, 127, 109-115.
- Cragg, L., & Nation, K. (2008). Go or no-go? Developmental improvements in the efficiency of response inhibition in mid-childhood. *Developmental Science*, 11(6), 819-827.
- Cummings, E. M., & Bjork, E. L. (1983). Perseveration and search on a five-choice visible displacement hiding task. *The Journal of Genetic Psychology*, 142(2), 283-291.



- Davie, C. A. (2008). A review of Parkinson's disease. *British Medical Bulletin*, 86(1), 109-127.
- Diamond, A. (1988). Abilities and neural mechanisms underlying AB performance. *Child Development*, 523-527.
- Diamond, A. (1990a). Development and neural bases of AB and DR. En A. Diamond (Ed.), *The development and neural bases of higher cognitive functions* (pp. 267–317). New York: National Academy of Sciences.
- Diamond, A. (1990b). Developmental time course in human infants and infant monkeys and the neural bases of inhibitory control in reaching. En A. Diamond (Ed.), *The development and neural bases of higher cognitive functions* (pp. 637–676). New York: National Academy of Sciences.
- Diamond, A., Cruttenden, L., & Neiderman, D. (1994). AB with multiple wells: I. Why are multiple wells sometimes easier than two wells? II. Memory or memory inhibition?. *Developmental Psychology*, 30(2), 192.
- Dierolf, A. M., Fechtner, J., Böhnke, R., Wolf, O. T., & Naumann, E. (2017). Influence of acute stress on response inhibition in healthy men: An ERP study. *Psychophysiology*, 54(5), 684-695.
- Dillon, D. G. & Pizzagalli, D. A. (2007). Inhibition of action, thought, and emotion: A selective neurobiological review. *Applied and Preventive Psychology*, 12(3), 99-114.
- Dinsmoor, J. A. (1985). The role of observing and attention in establishing stimulus control. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 43(3), 365-381.
- Domjan, M. (2005). Pavlovian conditioning: A functional perspective. *Annual Review of Psychology*, 56, 179-206.
- Donahoe, J. W., & Palmer, D. C. (1988). Inhibition: A cautionary tale. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 50(2), 333.
- Donaire, R., Morón, I., Blanco, S., Villatoro, A., Gámiz, F., Papini, M. R., & Torres, C. (2019). Lateral habenula lesions disrupt appetitive extinction, but do not affect voluntary alcohol consumption. *Neuroscience Letters*, 703, 184-190.
- Dowsett, S. M., & Livesey, D. J. (2000). The development of inhibitory control in preschool children: Effects of “executive skills” training. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, 36(2), 161-174.
- Dragoi, V. & Staddon, J. E. R. (1999). The dynamics of operant conditioning. *Psychological Review*, 106(1), 20.
- Eagle, D. M., Baunez, C., Hutcheson, D. M., Lehmann, O., Shah, A. P., & Robbins, T. W. (2008). Stop-signal reaction-time task performance: role of prefrontal cortex and subthalamic nucleus. *Cerebral Cortex*, 18(1), 178-188.
- Easdon, C. M., & Vogel-Sprott, M. (2000). Alcohol and behavioral control: Impaired response inhibition and flexibility in social drinkers. *Experimental and clinical Psychopharmacology*, 8(3), 387.



- Elder, T. E. (2010). The importance of relative standards in ADHD diagnoses: evidence based on exact birth dates. *Journal of Health Economics*, 29(5), 641-656.
- Enquist, M., Lind, J., & Ghirlanda, S. (2016). The power of associative learning and the ontogeny of optimal behavior. *Royal Society Open Science*, 3, 160734.
- Fagnani, J., Barrera, G., Carballo, F., & Bentosela, M. (2016). Is previous experience important for inhibitory control? A comparison between shelter and pet dogs in A-not-B and cylinder tasks. *Animal Cognition*, 19(6), 1165-1172.
- Fanselow, M. S. (1991). Analgesia as a response to aversive Pavlovian conditional stimuli: Cognitive and emotional mediators. En M. R. Denny (ed.) *Fear, avoidance, and phobias*. N. Jersey: Erlbaum.
- Fernandez-Duque, D., & Posner, M. I. (2001). Brain imaging of attentional networks in normal and pathological states. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23(1), 74-93.
- Fillmore, M. T. & Rush, C. R. (2002). Impaired inhibitory control of behavior in chronic cocaine users. *Drug and Alcohol Dependence*, 66(3), 265-273.
- Fillmore, M. T. & Vogel-Sprott, M. (2000). Response inhibition under alcohol: Effects of cognitive and motivational conflict. *Journal of Studies on Alcohol*, 61(2), 239-246.
- Fillmore, M. T. Rush, C. R., & Hays, L. (2002). Acute effects of oral cocaine on inhibitory control of behavior in humans. *Drug and Alcohol Dependence*, 67(2), 157-167.
- Frances, A. & Batstra, L. (2013). Why so many epidemics of childhood mental disorder? *Journal of Developmental & Behavioral Pediatrics*, 34(4), 291-292.
- García-Villamizar, D., & Muñoz, P. (2000). Funciones ejecutivas y rendimiento escolar en educación primaria. Un estudio exploratorio. *Revista Complutense de Educación*, 11(1), 39-56.
- Giesen, C., & Rothermund, K. (2014). You better stop! Binding “stop” tags to irrelevant stimulus features. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 67(4), 809-832.
- Ghirlanda, S. (2018). ecco: An error correcting comparator theory. *Behavioural Processes*, 154, 36-44.
- Gilmore, C., Keeble, S., Richardson, S., & Cragg, L. (2015). The role of cognitive inhibition in different components of arithmetic. *ZDM*, 47(5), 771-782.
- Glimcher, P. W. (2011). Understanding dopamine and reinforcement learning: The dopamine reward prediction error hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(3), 15647-15654.
- Glenn, S. S. (1991). Contingencies and metacontingencies: Relations among behavioral, cultural, and biological evolution. En P. Lamal (Ed.), *Behavioral analysis of societies and cultural practices* (pp. 39-73). New York: Hemisphere Publishing Corporation.
- Greenwald, A. G. (1970). Sensory feedback mechanisms in performance control: with special reference to the ideomotor mechanism. *Psychological Review*, 77(2), 73-99.



- Grillner, S., Ekeberg, Ö., El Manira, A., Lansner, A., Parker, D., Tegner, J., & Wallen, P. (1998). Intrinsic function of a neuronal network—a vertebrate central pattern generator. *Brain Research Reviews*, 26(2-3), 184-197.
- Haddon, J. E., George, D. N., & Killcross, S. (2008). Contextual control of biconditional task performance: Evidence for cue and response competition in rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61(9), 1307–1320.
- Hallam, S. C., Matzel, L. D., Sloat, J. S., & Miller, R. R. (1990). Excitation and inhibition as a function of posttraining extinction of the excitatory stimulus used in Pavlovian inhibition training. *Learning and Motivation*, 21, 59–84.
- Harnishfeger, K. K., & Bjorklund, D. F. (1993). The ontogeny of inhibition mechanisms: A renewed approach to cognitive development. En M.L. Howe, & R. Pasnak (Eds.), *Emerging themes in cognitive development* (pp. 28-49). New York: Springer.
- Harris, J. A., Kwok, D. W. S., & Andrew, B. J. (2014). Conditioned inhibition and reinforcement rate. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior and Cognition*, 40, 335–354.
- Hearst, E. (1972). Some persistent problems in the analysis of conditioned inhibition. In R. A. Boakes & M. S. Halliday (Eds.), *Inhibition and learning* (pp. 5-39). London, UK: Academic Press.
- Hikosaka, O. (2010). The habenula: From stress to value-based decision-making. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 503-513.
- Ingle, D. (1970). Visuomotor functions of the frog optic tectum. *Brain, Behavior and Evolution*, 3(1-4), 57-71.
- Ji, H., & Shepard, P. D. (2007). Lateral habenula stimulation inhibits rat midbrain dopamine neurons through a GABA- α receptor-mediated mechanism. *Journal of Neuroscience*, 27(26), 6923-6930.
- Johnstone, S. J., Dimoska, A., Smith, J. L., Barry, R. J., Pleffer, C. B., Chiswick, D., & Clarke, A. R. (2007). The development of stop-signal and Go/Nogo response inhibition in children aged 7–12 years: performance and event-related potential indices. *International Journal of Psychophysiology*, 63(1), 25-38.
- Jurado, M. B. & Rosselli, M. (2007). The elusive nature of executive functions: a review of our current understanding. *Neuropsychology Review*, 17(3), 213-233.
- Kabadayi, C., Bobrowicz, K., & Osvath, M. (2018). The detour paradigm in animal cognition. *Animal Cognition*, 21(1), 21-35.
- Kleerekooper, I., van Rooij, S. J., van den Wildenberg, W. P., de Leeuw, M., Kahn, R. S., & Vink, M. (2016). The effect of aging on fronto-striatal reactive and proactive inhibitory control. *Neuroimage*, 132, 51-58.
- Kidd, C., Palmeri, H., & Aslin, R. N. (2013). Rational snacking: Young children’s decision-making on the marshmallow task is moderated by beliefs about environmental reliability. *Cognition*, 126(1), 109-114.



- Killeen, P. R. (2001). The four causes of behavior. *Current Directions in Psychological Science*, 10(4), 136-140.
- Killeen, P. R. & Fetterman, J. G. (1988). A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, 95(2), 274.
- Killeen, P. R., & Glenberg, A. M. (2010). Resituating cognition. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*.
- Laurent, V., Wong, F. L., & Balleine, B. W. (2017). The Lateral Habenula and Its Input to the Rostromedial Tegmental Nucleus Mediates Outcome-Specific Conditioned Inhibition. *The Journal of Neuroscience*, 37(45), 10932-10942.
- Lavagnino, L., Arnone, D., Cao, B., Soares, J. C., & Selvaraj, S. (2016). Inhibitory control in obesity and binge eating disorder: A systematic review and meta-analysis of neurocognitive and neuroimaging studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 68, 714-726.
- Lee, K., & Lee, H. W. (2019). Inhibition and mathematical performance: Poorly correlated, poorly measured, or poorly matched?. *Child Development Perspectives*, 13(1), 28-33.
- Lee, Y. H., Mottillo, E. P., & Granneman, J. G. (2014). Adipose tissue plasticity from WAT to BAT and in between. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Basis of Disease*, 1842(3), 358-369.
- Lenartowicz, A., Verbruggen, F., Logan, G. D., & Poldrack, R. A. (2011). Inhibition-related activation in the right inferior frontal gyrus in the absence of inhibitory cues. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(11), 3388-3399.
- Livesey, D. J., & Dawson, R. G. (1981). The effect of early training age upon later savings in a Go/No-Go Task. *Behavioral and Neural Biology*, 31(1), 8-18.
- Livesey, D. J., & Morgan, G. A. (1991). The development of response inhibition in 4- and 5-year-old children. *Australian Journal of Psychology*, 43(3), 133-137.
- Logan, G. D., & Cowan, W. B. (1984). On the ability to inhibit thought and action: a theory of an act of control. *Psychological Review*, 91, 295-327.
- Logan, G. D., Yamaguchi, M., Schall, J. D., & Palmeri, T. J. (2015). Inhibitory control in mind and brain 2.0: Blocked-input models of saccadic countermanding. *Psychological Review*, 122(2), 115-147.
- Loonen, A. J. M., & Ivanova, S. A. (2016). Circuits regulating pleasure and happiness: The evolution of reward-seeking and misery-fleeing behavioral mechanisms in vertebrates. *Frontiers in Neuroscience*, 9, 1-12.
- Loonen, A. J. M., & Ivanova, S. A. (2017). Evolution of circuits regulating pleasure and happiness with the habenula in control. *CNS Spectrums*, 24(2), 233-238.
- Lukka, K. (2010). The roles and effects of paradigms in accounting research. *Management Accounting Research*, 21(2), 110-115.
- Luria, A. R. (1960). *The role of speech in the regulation of normal and abnormal behaviour*. Londres: Pergamon Press.
- MacLeod, C. M. (1991). Half a century of research on the Stroop effect: an integrative review. *Psychological Bulletin*, 109(2), 163.



- MacLeod, C. M., Dodd, M. D., Sheard, E. D., Wilson, D. E., & Bibi, U. (2003). In opposition to inhibition. *The Psychology of Learning and Motivation*, *43*, 163-215.
- Mallea, J., Bustamante, J., Miguez, G., & Laborda, M. A. (2019). Classical conditioning. En: J. Vonk & T. Shackelford (eds.) *Encyclopedia of animal cognition and behavior*. New York: Springer.
- Marcovitch, S., & Zelazo, P. D. (1999). The A-not-B error: Results from a logistic meta-analysis. *Child Development*, *70*(6), 1297-1313.
- Marczinski, C. A., & Fillmore, M. T. (2003). Preresponse cues reduce the impairing effects of alcohol on the execution and suppression of responses. *Experimental and Clinical Psychopharmacology*, *11*(1), 110-117.
- Marczinski, C. A., & Fillmore, M. T. (2005). Compensating for alcohol-induced impairment of control: effects on inhibition and activation of behavior. *Psychopharmacology*, *181*(2), 337-346.
- Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2009). Representation of negative motivational value in the primate lateral habenula. *Nature Neuroscience*, *12*, 77-84.
- Meyer, H. C., & Bucci, D. J. (2014a). The contribution of medial prefrontal cortical regions to conditioned inhibition. *Behavioral Neuroscience*, *128*, 644-653.
- Meyer, H. C., & Bucci, D. J. (2014b). The ontogeny of learned inhibition. *Learning & Memory*, *21*, 143-152.
- Mischel, W. (1958). Preference for delayed reinforcement: An experimental study of a cultural observation. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, *56*(1), 57-61.
- Milad, M. R. & Quirk, G. J. (2002). Neurons in medial prefrontal cortex signal memory for fear extinction. *Nature*, *420*(6911), 70-74.
- Miller, R. R., & Matzel, L. D. (1988). The comparator hypothesis: A response rule for the expression of associations. En G. H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. 22, pp. 51-92). San Diego, CA: Academic Press.
- Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex “frontal lobe” tasks: A latent variable analysis. *Cognitive psychology*, *41*(1), 49-100. doi:10.1006/cogp.1999.0734
- Morrow, R. L., Garland, E. J., Wright, J. M., Maclure, M., Taylor, S., & Dormuth, C. R. (2012). Influence of relative age on diagnosis and treatment of attention-deficit/hyperactivity disorder in children. *Canadian Medical Association Journal*, *184*(7), 755-762.
- Nakamura, K., Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2008). Reward-dependent modulation of neuronal activity in the primate dorsal raphe nucleus. *Journal of Neuroscience*, *28*(20), 5331-5343.
- Nambu, A., Tokuno, H., & Takada, M. (2002). Functional significance of the cortico-subthalamo-pallidal ‘hyperdirect’ pathway. *Neuroscience Research*, *43*, 111-117.



- Neill, W. T. (1977). Inhibitory and facilitatory processes in selective attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 3(3), 444.
- Nigg, J. T. (2000). On inhibition/disinhibition in developmental psychopathology: views from cognitive and personality psychology and a working inhibition taxonomy. *Psychological Bulletin*, 126(2), 220.
- Nigg, J. T. (2001). Is ADHD a disinhibitory disorder? *Psychological Bulletin*, 127(5), 571.
- Nikitina, N., Bronner-Fraser, M., & Sauka-Spengler, T. (2009). The sea lamprey *Petromyzon marinus*: A model for evolutionary and developmental biology. *Cold Spring Harbor Protocols*, 4(1), 1-5.
- Nizami, L. (2018). Reductionism ad absurdum: Attneave and Dennett cannot reduce Homunculus (and hence the mind). *Kybernetes*, 47, 163-185.
- Nombela, C., Rittman, T., Robbins, T. W., & Rowe, J. B. (2014). Multiple modes of impulsivity in Parkinson's disease. *PLoS ONE*, 9(1): e85747
- Obeso, I., Wilkinson, L., & Jahanshahi, M. (2011). Levodopa medication does not influence motor inhibition or conflict resolution in a conditional stop-signal task in Parkinson's disease. *Experimental Brain Research*, 213(4), 435.
- Obeso, I., Wilkinson, L., Casabona, E., Bringas, M. L., Alvarez, M., Alvarez, L., ... & Jahanshahi, M. (2011). Deficits in inhibitory control and conflict resolution on cognitive and motor tasks in Parkinson's disease. *Experimental Brain Research*, 212(3), 371-384.
- O'Reilly, R. C., Russin, J., & Herd, S. A. (2019). Computational models of motivated frontal function. En M. D'Esposito & J. H. Grafman (Eds.), *Handbook of clinical neurology* (pp. 317-332). Amsterdam: Elsevier.
- Palmer, D. C. (2013). Do we need a behavioral concept of inhibition? *European Journal of Behavior Analysis*, 14(1), 97-103.
- Pávlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex*. United Kingdom: Oxford University Press.
- Peterson, K. J., Lyons, J. B., Nowak, K. S., Takacs, C. M., Wargo, M. J., & McPeck, M. A. (2004). Estimating metazoan divergence times with a molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(17), 6536-6541.
- Piaget, J. (1954). *The Construction of Reality in the Child*. (Cook, M., Trans). New York: Basic Books.
- Papini, M. R., & Bitterman, M. E. (1993). The two-test strategy in the study of inhibitory conditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 19(4), 342-352.
- Perez, O. D., & Dickinson, A. (2019). A theory of actions and habits in free-operant behavior: The interaction of rate correlation and contiguity systems. *Psychological Review* (Unpublished)
- Piñon, M. (1979). *Logic primer*. Manila: Rex Publishing.



- Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13(1), 25-42.
- Posner, M. I. & Raichle, M. E. (1994). *Images of mind*. New York: Scientific American Library.
- Poulos, C. X., Parker, J. L., & Le, A. D. (1995). Impulsivity predicts individual susceptibility to high levels of alcohol self-administration. *Behavioural Pharmacology*, 6, 810–814.
- Purpura, D. J., Schmitt, S. A., & Ganley, C. M. (2017). Foundations of mathematics and literacy: The role of executive functioning components. *Journal of Experimental Child Psychology*, 153, 15-34.
- Quirk, G. J., Russo, G. K., Barron, J. L., & Lebron, K. (2000). The role of ventromedial prefrontal cortex in the recovery of extinguished fear. *Journal of Neuroscience*, 20(16), 6225-6231.
- Racette, S. B., Deusinger, S. S., & Deusinger, R. H. (2003). Obesity: Overview of prevalence, etiology, and treatment. *Physical Therapy*, 83(3), 276-288.
- Rae, C. L., Nombela, C., Rodríguez, P. V., Ye, Z., Hughes, L. E., Jones, P. S., ... & Sahakian, B. J. (2016). Atomoxetine restores the response inhibition network in Parkinson's disease. *Brain*, 139(8), 2235-2248.
- Reiner, A. (2009). The evolution of the basal ganglia in mammals and other vertebrates. En J. H. Kaas (Ed.) *Evolutionary neuroscience* (pp. 587-602). Amsterdam: Elsevier.
- Rescorla, R. A. (1969). Pavlovian conditioned inhibition. *Psychological Bulletin*, 72(2), 77–94.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current theory and research* (pp. 64–99). New York, NY: Appleton-Century-Crofts.
- Richards, J. B., Gancarz, A. M., & Hawk, L. W. (2011). Animal models of behavioral processes that underlie the occurrence of impulsive behaviors in humans. En M. T. Bardo, D. Fishbein, & R. Milich (Eds.), *Inhibitory control and drug abuse prevention: From research to translation* (pp. 13–41). New York, NY: Springer.
- Richards, J. B., Sabol, K. E., & Seiden, L. S. (1993). DRL interresponse time distributions: Quantification by peak deviation analysis. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 60, 361–385.
- Rinne, J. O. (1993). Nigral degeneration in Parkinson's disease. *Movement Disorders: Official Journal of the Movement Disorder Society*, 8(1), S31-S35.
- Rogan, M. T., Leon, K. S., Perez, D. L., & Kandel, E. R. (2005). Distinct neural signatures for safety and danger in the amygdala and striatum of the mouse. *Neuron*, 46(2), 309-320.
- Sanabria, F., & Killeen, P. R. (2008). Evidence for impulsivity in the spontaneously hypertensive rat drawn from a complementary response-withholding tasks. *Behavioral & Brain Functions*, 4, 7–24.
- Sanz, C. M., Call, J., & Boesch, C. (2013). *Tool use in animals: Cognition and ecology*. Cambridge University Press.



- Savastano, H. I., Cole, R. P., Barnett, R. C., & Miller, R. R. (1999). Reconsidering conditioned inhibition. *Learning & Motivation, 30*, 101–127.
- Schachar, R., & Logan, G. D. (1990). Impulsivity and inhibitory control in normal development and childhood psychopathology. *Developmental psychology, 26*(5), 710.
- Schachar, R., Logan, G. D., Robaey, P., Chen, S., Ickowicz, A., & Barr, C. (2007). Restraint and cancellation: multiple inhibition deficits in attention deficit hyperactivity disorder. *Journal of Abnormal Child Psychology, 35*(2), 229-238.
- Schultz, W., Apicella, P., & Ljungberg, T. (1993). Responses of monkey dopamine neurons to reward and conditioned stimuli during successive steps of learning a delayed response task. *Journal of Neuroscience, 13*(3), 900-913.
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science, 275*(5306), 1593-1599.
- Schumacher, A. M., Miller, A. L., Watamura, S. E., Kurth, S., Lassonde, J. M., & LeBourgeois, M. K. (2017). Sleep moderates the association between response inhibition and self-regulation in early childhood. *Journal of Clinical Child & Adolescent Psychology, 46*(2), 222-235.
- Schoot, M., & de Sergeant, V. R. L. T. M. H. J. A. (2000). Inhibitory deficits in reading disability depend on subtype: Guessers but not spellers. *Child Neuropsychology, 6*(4), 297-312.
- Shaw, K. M., Lees, A. J., & Stern, G. M. (1980). The impact of treatment with levodopa on Parkinson's disease. *QJM: An International Journal of Medicine, 49*(3), 283-293.
- Shoda, Y., Mischel, W., & Peake, P. K. (1990). Predicting adolescent cognitive and self-regulatory competencies from preschool delay of gratification: Identifying diagnostic conditions. *Developmental Psychology, 26*(6), 978.
- Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organisms*. New York, NY: Appleton-Century-Crofts.
- Smidts, D.P., & Huizinga, M. (2009). *BRIEF executieve functies gedragsvragenlijst: Handleiding*. Amsterdam:Hogrefe Uitgevers.
- Smith, L. B., & Thelen, E. (2003). Development as a dynamic system. *Trends in Cognitive Sciences, 7*(8), 343-348.
- Smith, L. B., Thelen, E., Titzer, R., & McLin, D. (1999). Knowing in the context of acting: the task dynamics of the A-not-B error. *Psychological Review, 106*(2), 235.
- Smittenaar, P., Guitart-Masip, M., Lutti, A., & Dolan, R. J. (2013). Preparing for selective inhibition within frontostriatal loops. *Journal of Neuroscience, 33*(46), 18087-18097.
- Sosa, R., & dos Santos, C. V. (2019a). Conditioned inhibition and its relationship to impulsivity: Empirical and theoretical considerations. *The Psychological Record, 69*(2), 315-332.



- Sosa, R., & dos Santos, C. V. (2019b). Toward a unifying account of impulsivity and the development of self-control. *Perspectives on Behavior Science*, 42(2), 291-322.
- Sosa, R., & Ramírez, M. N. (2019). Conditioned inhibition: Historical critiques and controversies in the light of recent advances. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 45(1), 17-42.
- Sosa, R., Saavedra, P., Niño de Rivera, R., Lago, G., Moreno, P., Galicia-Castillo, O., ... & Buenrostro-Jáuregui, M. (2019). Three Laboratory Procedures for Assessing Different Manifestations of Impulsivity in Rats. *Journal of Visualized Experiments*, 145, e59070.
- Sowell, E. R., Thompson, P. M., Welcome, S. E., Henkenius, A. L., Toga, A. W., & Peterson, B. S. (2003). Cortical abnormalities in children and adolescents with attention-deficit hyperactivity disorder. *The Lancet*, 362(9397), 1699-1707.
- Spreen, O., & Strauss, E. (1998). *A compendium of neuropsychological tests (2nd ed.)*. New York: Oxford University Press.
- Steyer, R., Ferring, D., & Schmitt, M. J. (1992). States and traits in psychological assessment. *European Journal of Psychological Assessment*, 8(2), 79-98.
- Storks, L., & Leal, M. (2020). Thinking outside the box: problem-solving in free-living lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74, 75.
- Stout, S. C., & Miller, R. R. (2007). Sometimes-competing retrieval (SOCR): A formalization of the comparator hypothesis. *Psychological Review*, 114, 759-783.
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 18(6), 643.
- Szucs, D., Devine, A., Soltesz, F., Nobes, A., & Gabriel, F. (2013). Developmental dyscalculia is related to visuo-spatial memory and inhibition impairment. *cortex*, 49(10), 2674-2688.
- Tamm, L., Menon, V., & Reiss, A. L. (2002). Maturation of brain function associated with response inhibition. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 41(10), 1231-1238.
- Thelen, E. & Smith, L. B. (2006). Dynamic systems theories. En W. Damon & R. M. Lerner (Eds.), *Handbook of child psychology: Vol. 1. Theoretical models of human development* (pp. 258-312). New York: Wiley.
- Thelen, E., Schöner, G., Scheier, C., & Smith, L. B. (2001). The dynamics of embodiment: A field theory of infant perseverative reaching. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(1), 1-34.
- Timberlake, W. (1994). Behavior systems, associationism, and Pavlovian conditioning. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1(4), 405-420.
- Titzer, R., Thelen, E., & Smith, L. B. (2003). *Learning about transparency*. Manuscrito inédito.
- Tobler, P. N., Dickinson, A., & Schultz, W. (2003). Coding of predicted reward omission by dopamine neurons in a conditioned inhibition paradigm. *Journal of Neuroscience*, 23(32), 10402-10410.



- Tooby, J., and Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. En J. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (eds.) *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 19-136). N. York: Oxford University Press.
- Troyer, A. K., Leach, L., & Strauss, E. (2006). Aging and response inhibition: Normative data for the Victoria Stroop Test. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 13(1), 20-35.
- Turner, D. C., Clark, L., Dowson, J., Robbins, T. W., & Sahakian, B. J. (2004). Modafinil improves cognition and response inhibition in adult attention-deficit/hyperactivity disorder. *Biological Psychiatry*, 55(10), 1031-1040.
- Uylings, H. B., Groenewegen, H. J., & Kolb, B. (2003). Do rats have a prefrontal cortex? *Behavioural Brain Research*, 146(1-2), 3-17.
- Verbruggen, F., & Logan, G. D. (2008). Automatic and controlled response inhibition: associative learning in the go/no-go and stop-signal paradigms. *Journal of Experimental Psychology: General*, 137(4), 649.
- Verbruggen, F. & Logan, G. D. (2009). Models of response inhibition in the stop-signal and stop-change paradigms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(5), 647-661.
- Verbruggen, F. & Logan, G. (2017). Control in response inhibition. En T. Egner (Ed.) *The Wiley handbook of cognitive control* (pp. 97-110). N. Jersey: John Wiley & Sons Ltd.
- Verbruggen, F., Best, M., Bowditch, W. A., Stevens, T., & McLaren, I. P. (2014a). The inhibitory control reflex. *Neuropsychologia*, 65, 263-278.
- Verbruggen, F., Chambers, C. D., & Logan, G. D. (2013). Fictitious inhibitory differences: How skewness and slowing distort the estimation of stopping latencies. *Psychological Science*, 24(3), 352-362.
- Verbruggen, F., McLaren, I. P., & Chambers, C. D. (2014b). Banishing the control homunculi in studies of action control and behavior change. *Perspectives on Psychological Science*, 9(5), 497-524.
- Viúdez, A. (2019). Buscando el autocontrol fuera del individuo. *Conductual*, 7(1), 16-25.
- Wang, L. C., Tasi, H. J., & Yang, H. M. (2012). Cognitive inhibition in students with and without dyslexia and dyscalculia. *Research in Developmental Disabilities*, 33(5), 1453-1461.
- Wasserman, E. A., Franklin, S., & Hearst, E. (1974). Pavlovian appetitive contingencies and approach vs. withdrawal to conditioned stimuli in pigeons. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, 86, 616-627.
- Waters, A. J., Shiffman, S., Sayette, M. A., Paty, J. A., Gwaltney, C. J., & Balabanis, M. H. (2003). Attentional bias predicts outcome in smoking cessation. *Health Psychology*, 22(4), 378.
- Whitmer, A. J. & Banich, M. T. (2007). Inhibition versus switching deficits in different forms of rumination. *Psychological Science*, 18, 546-553.



- Willcutt, E. G., Doyle, A. E., Nigg, J. T., Faraone, S. V., & Pennington, B. F. (2005). Validity of the executive function theory of attention-deficit/hyperactivity disorder: A meta-analytic review. *Biological Psychiatry, 57*(11), 1336–1346.
- Williams, B. R., Ponesse, J. S., Schachar, R. J., Logan, G. D., & Tannock, R. (1999). Development of inhibitory control across the life span. *Developmental Psychology, 35*(1), 205.
- Williams, D. A., Overmier, J. B., & Lolordo, V. M. (1992). A reevaluation of Rescorla's early dictums about conditioned inhibition. *Psychological Bulletin, 111*(2), 275–290.
- Xiao, L. (2018). Lateral habenula instructs behaviors using cues for the lack of reward. *The Journal of Neuroscience, 38*(16), 3878-3879.
- Xu, Y., Zhu, S. W., & Li, Q. W. (2016). Lamprey: A model for vertebrate evolutionary research. *Zoological Research, 37*(5), 263-269.
- Yan, R., Wang, T., & Zhou, Q. (2019). Elevated dopamine signaling from ventral tegmental area to prefrontal cortical parvalbumin neurons drives conditioned inhibition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 116*(26), 13077-13086.
- Zentall, T. R. (2012). The heuristic value of cognitive terminology. *The Psychological Record, 62*(2), 321-336.
- Zentall, T. R. (2013). Comparative cognition: An approach whose time has come. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 100*(2), 257-268.