



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

**EVALUACIÓN DE RATAS ESPONTÁNEAMENTE
HIPERTENSAS EN UN PROCEDIMIENTO DE ELECCIÓN
SUBÓPTIMA**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADO EN PSICOLOGÍA
PRESENTA:**

Daniel Ernesto Maldonado Rivera

Ciudad Universitaria, CDMX, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

El presente trabajo se realizó con el apoyo de los proyectos PAPIIT (IN306818) y CONACYT (281548).

A la persona que más echo de menos; de quien,
desde que se fue, aún espero noticias.

Agradecimientos

Agradezco al laboratorio 101. Al **Dr. Vladimir Orduña** por darme la oportunidad de trabajar aquí, asesorarme, y ser paciente durante los más de dos años que he estado colaborando. A mis compañeros **Rodriguín, Axel, Alfredo, William, Julio, Krýstal, Emmanuel, Lily**, y los que han llegado y partido en poco tiempo, por hacer más amena nuestra estadía en el laboratorio y ayudarme cuando tuve problemas. A **Rodrigo Alba**, por ser mi *sensei* durante todo este tiempo, por enseñarme y tenerme paciencia a pesar de cientos de errores que cometí, por nunca dejar de impulsarme a seguir escribiendo, por todos los tamales que en algún momento fueron nuestra sangre en las largas mañanas de experimentos, y por ser, por encima de todo, un gran amigo.

Agradezco a mi familia. A los jefes, **Sergio y Genoveva**, porque a pesar de los años que me ha tomado finalmente titularme, nunca me han perdido la paciencia ni ha mermado su apoyo. A mi hermano, **Carlos**, por escuchar todas las historias del laboratorio y por ser el revisor por excelencia en la redacción de este trabajo. A mi abuela, **Marta**, por esforzarse por interesarse en los temas más bien tediosos en los que decidí enfocarme.

Agradezco a todos mis amigos, quienes, aunque a veces no se ven, pueden aparecer de inmediato, quién sabe de dónde, en caso de necesidad. A **Alberto, Yara, Benji, Fernando y Rodrigo**, que han sido de mi familia desde hace años y me han apoyado tanto, a veces sin saberlo. A **Ariel**, quien fue mi bastión en el período más difícil que he experimentado, y que me escuchó sin reprochar una y otra vez, sin importar cuántas veces le hablara de lo mismo. A **Jocelyn y Diana**, quienes me brindaron sus oídos siempre que necesité hablar. A **Ana**, cuyas palabras y compañerismo han estado conmigo desde hace tantos años, y a quien siempre termino volviendo a pesar de que nuestras responsabilidades nos impidan vernos.

Agradezco a **Cristina**, quien, sin saberlo, fue la causa y motor de mi entrada al laboratorio y mi trabajo de los últimos dos años. Quien me brindó su apoyo incondicional tanto como pudo, sin importar cuan descabelladas fueran mis ideas. Te debo muchísimo.

Agradezco a mis sinodales, los doctores **Julio Espinosa, Oscar Zamora y Rodolfo Bernal**, por sus atinados comentarios que permitieron mejorar este trabajo y traerlo a su estado actual.

Agradezco a mi revisor, el **Dr. Rogelio Escobar**, quien me contagió de su amor por el análisis de la conducta y puso en marcha la cadena de sucesos que llevó a este momento.

Agradezco a **Lobi e Ilmarinen**, quienes no solamente fueron sujetos espectaculares para prácticas de laboratorio, sino que también han sido las mejores mascotas que podría pedir.

“Don’t panic”.

-The Hitchhiker’s Guide to the Galaxy

Índice

Resumen	8
Introducción	9
Preferencia por reforzamiento intermitente sobre reforzamiento continuo	9
Elección subóptima en palomas	15
Elección subóptima en otras especies.....	22
Ratas espontáneamente hipertensas.....	27
Método	29
Sujetos	29
Aparatos.....	30
Procedimiento.....	31
Habitación, entrenamiento a comedero y nosepoke	31
Procedimiento de elección subóptima	32
Condición control.....	33
Resultados	34
Pre-entrenamiento.....	34
Procedimiento de elección subóptima	34
Discusión.....	42
Referencias	50
Anexos.....	55

Resumen

Las teorías normativas de elección predicen que, dada suficiente experiencia con las consecuencias, los organismos escogerán alternativas que les permitan maximizar el reforzamiento obtenido. Sin embargo, el procedimiento de elección subóptima ha aportado evidencia en contra de esta predicción, lo que ha llevado a su proposición como modelo de la conducta humana de juego patológico. Palomas evaluadas en esta preparación escogen consistentemente una alternativa que no lleva a la maximización de las ganancias obtenidas; en contraste, ratas colocadas en condiciones equivalentes escogen una alternativa que permite maximizar. Entre las posibles explicaciones para esta diferencia entre especies se encuentra una diferencia en la impulsividad, entendida como la elección de recompensas pequeñas e inmediatas por encima de grandes y demoradas. Se ha observado que palomas etiquetadas como más impulsivas tienen también una mayor tendencia a la conducta subóptima, lo que sugiere que ratas evaluadas como más impulsivas tendrán una tendencia similar. Este estudio tuvo por propósito evaluar si la cepa SHR, cuya conducta ha sido categorizada como más impulsiva que la de cepas control, tiene una mayor tendencia a la conducta subóptima que las cepas Wistar y Wistar-Kyoto. Los resultados indican que no existen diferencias detectables entre las cepas, a pesar de la presencia de una discriminación robusta. Posibles explicaciones se discuten.

Introducción

Dada una situación en la que un organismo deba elegir entre dos alternativas que difieren en la densidad con la que entregan reforzamiento, las teorías normativas de elección (Hansson, 1996) señalan que la alternativa elegida será, casi invariablemente y dada suficiente experiencia con las consecuencias, la más densa. Los modelos de forrajeo óptimo sugieren, por ejemplo, que los animales pueden valorar los posibles costos y beneficios de cada alternativa en términos de una moneda de cambio (*currency*) que generalmente representa la energía neta adquirida y utilizada en la obtención del reforzador (pero que además puede incluir riesgos potenciales o tiempo utilizado; Sinervo, 1997), y que, dado que a causa de la selección natural los animales con estrategias de forrajeo más favorables debieron sobrevivir, éstos tenderán a maximizar las ganancias y minimizar los costos de forma casi perfecta bajo las restricciones particulares de su ambiente y fisiología (Pyke, Pulliam, & Charnov, 1977). En una línea similar, la ley de igualación enunciada por Herrnstein (1961) anticipa que los animales tenderán a ajustar la tasa relativa de respuestas entre las alternativas disponibles a la tasa relativa de reforzamiento que cada una ofrezca, de manera que el comportamiento de los organismos se concentrará en la alternativa más densa, maximizando el reforzamiento obtenido.

Bajo estas premisas, pareciera ser que la optimalidad de los organismos, entendida como una tendencia a maximizar los beneficios obtenidos y minimizar costos, es un fenómeno que puede darse por hecho y usarse como base sólida para la extensión futura del conocimiento. Sin embargo, existen resultados en la literatura que plantean dudas sobre su generalidad.

Preferencia por reforzamiento intermitente sobre reforzamiento continuo

Utilizando un procedimiento modificado de cadenas concurrentes, (Kendall, 1974) encontró que, bajo condiciones particulares, las palomas escogen consistentemente una

alternativa que otorga reforzamiento de forma intermitente por encima de otra que lo entrega de forma confiable. En su procedimiento introdujo a los sujetos en una situación en la que dos teclas activas simultáneamente estaban relacionadas con dos consecuencias distintas: responder en una de ellas (llamada “tecla de alta densidad”) llevaba a su encendido en color blanco y la entrega de comida el 100% de los ensayos después de un intervalo. Responder en la otra (llamada “tecla de baja densidad”) llevaba a su encendido en un color (verde, por ejemplo) el 50% de las ocasiones, y en otro (rojo) el 50% restante, seguido de la entrega de comida con probabilidad de 50% tras la misma demora (Figura 1).

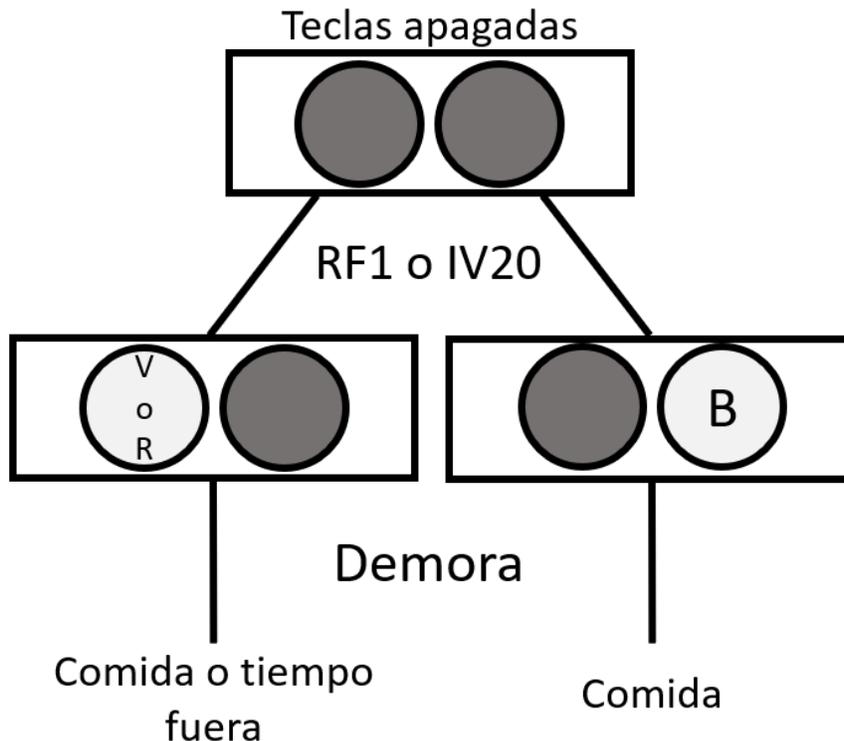


Figura 1 – Procedimiento de Kendall (1974).

Kendall evaluó los efectos de la función de los colores como predictores de reforzamiento en dos condiciones: en una, que llamó *correlacionada*, los colores rojo y verde señalaban diferencialmente la presencia o ausencia de reforzamiento al finalizar el intervalo; en otra

condición, llamada *no correlacionada*, los colores no estaban relacionados con la consecuencia final. Bajo esta situación, las palomas tendieron a responder en la alternativa que otorgaba reforzamiento intermitente en la condición *correlacionada* entre el 80 y el 100% de las oportunidades de elección, pero en la condición *no correlacionada* respondieron con mayor frecuencia en la alternativa confiable. Kendall (1974) explicó estos resultados en términos de reforzamiento condicionado: él argumentó que según aumenta la proporción de tiempo que un organismo pasa en contacto con estímulos “negativos” (es decir, en ausencia de reforzamiento primario), aumenta también la eficacia como reforzador condicionado de los estímulos “positivos” (asociados con la entrega de reforzadores primarios) con los que se alternan.

Evidencia a favor de esta interpretación puede encontrarse en trabajos realizados en procedimientos de respuestas de observación: en ellos se ha encontrado que en la medida en que los organismos pasan mayor tiempo en contacto con estímulos negativos, la frecuencia de las respuestas de observación aumenta, lo que podría verse como resultado de un incremento en el valor como reforzador condicionado de los estímulos que se hacen presentes al emitir una de estas respuestas (Eckerman, 1973; Wilton & Clements, 1971). En el procedimiento de Kendall, la tecla de baja densidad está asociada con una mayor proporción de tiempo negativo que la tecla de alta densidad, de modo que se podría suponer que la luz que indica la entrega inminente de reforzamiento en la tecla de baja densidad adquirirá un mayor valor como reforzador condicionado que la única luz de la tecla de alta densidad y, por lo tanto, sesgará la elección hacia sí.

Dado lo sorprendente de estos resultados y las implicaciones que tendrían para la generalidad de las teorías de elección, Fantino, Dunn, y Meck (1979) se dispusieron a replicar a Kendall (1974) y determinar si acaso sus datos tan novedosos se podían deber a una

particularidad en su procedimiento: que la tecla de alta densidad se encontraba apagada tanto en el eslabón inicial de la cadena como durante el eslabón terminal en los ensayos en que el sujeto escogía la tecla de baja densidad, lo que supondría un aumento virtual del intervalo previo al reforzamiento sólo en la tecla de alta densidad, disminuyendo la preferencia por ella y creando una falsa preferencia por el reforzamiento intermitente. Como apoyo a esta hipótesis, Fantino y colaboradores (1979) encontraron que al elegir la alternativa de baja densidad y obtener el color asociado con no reforzamiento, las palomas tendían a cambiar de tecla y comenzar a responder en la alternativa de alta densidad, que en ese momento se encontraba inoperativa, lo que tendría como efecto la disminución de la tasa efectiva de reforzamiento de esa alternativa. En cambio, al obtener el color asociado con la entrega de reforzamiento, tendían a continuar respondiendo en la tecla de baja densidad. Además, más allá de replicar el experimento de Kendall (1974), Fantino y colaboradores realizaron dos experimentos más utilizando procedimientos de cadenas concurrentes más tradicionales en los que la tecla operativa de alta densidad del eslabón inicial y la tecla inoperativa del eslabón final eran físicamente diferentes. En estas condiciones encontraron preferencia por la alternativa de alta densidad, y concluyeron que los resultados de Kendall se debían, de hecho, a la imposibilidad de discriminar los estímulos.

Sin embargo, en un estudio posterior con un procedimiento más tradicional, Kendall (1985) encontró nuevamente preferencia por alternativas de baja densidad de reforzamiento, específicamente al manipular variables que previamente habían sido reportadas como importantes para la elección en procedimientos de respuestas de observación. Kendall encontró que la preferencia por alternativas de baja densidad en programas de cadenas concurrentes es mayor cuando la demora del eslabón final es mayor, cuando la probabilidad de reforzamiento de la alternativa de alta densidad es menor, y cuando el tiempo pasado en el eslabón inicial es menor

(al manipular el requisito del intervalo variable). Spetch, Belke, Barnet, Dunn, y Pierce (1990) realizaron un análisis sistemático del efecto de la longitud de la demora del eslabón final en un procedimiento similar de elección. Sus resultados apuntaron en la misma dirección: en demoras más largas, la preferencia por la alternativa de baja densidad incrementa drásticamente. Además de ello, encontraron evidencia que sugiere que la variable determinante para sesgar la elección hacia la alternativa de baja densidad es la demora transcurrida entre el encendido del estímulo del eslabón final y la entrega de la consecuencia, más que el tiempo general transcurrido entre consecuencias o entre oportunidades de elección.

Una posible explicación sugerida por Spetch y colaboradores (1990) reside en la discrepancia entre reforzamiento primario y condicionado: el reforzamiento primario favorece siempre a la alternativa de alta densidad; sin embargo, en esa alternativa el reforzamiento condicionado de la luz podría considerarse nulo dado que, de acuerdo con una elaboración sobre la hipótesis de la reducción de la demora de Fantino realizada por los autores, ésta no señala ninguna reducción del tiempo previo a la entrega de reforzamiento más allá de la anunciada ya por el picoteo mismo en la tecla. En cambio, en la alternativa de baja densidad la luz que señala la entrega inminente de reforzamiento primario sí funciona como reforzador condicionado en tanto que se encuentra inmersa en un contexto local en el que la presencia de eslabones terminales negativos aumenta el tiempo promedio transcurrido previo a la entrega de reforzamiento primario, y, por lo tanto, anuncia con su encendido una disminución en la demora de reforzamiento. De este modo, el procedimiento puede verse como uno de autocontrol en el que el organismo debe elegir entre reforzamiento primario demorado y reforzamiento condicionado inmediato. Siendo así, el hallazgo de que alargar la demora previa a la entrega del reforzador primario sesga la elección hacia la alternativa de baja densidad tiene sentido, pues ello ocasiona

que el reforzador primario pierda control sobre la conducta (o que su valor sea descontado, si se habla en términos de descuento temporal), mientras que el reforzador condicionado sostiene su control. Sin embargo, esta explicación debe tratarse con cuidado, dado que es inconsistente con los resultados de Belke y Spetch (1994), quienes encontraron que el incremento en la demora del eslabón final hace menos extrema la preferencia de los sujetos, cualquiera que fuese su dirección.

Más aún, el hecho de que el 25% de los sujetos de Spetch y colaboradores (1990) escogiesen la alternativa de baja densidad aún con demoras pequeñas podría explicar, al menos parcialmente, la discrepancia entre los resultados originales de Kendall (1974) y Fantino y colaboradores (1979).

Diversas investigaciones (Belke & Spetch, 1994; Dunn & Spetch, 1990; Mazur, 1995, 1996; Spetch et al., 1990; Spetch, Mondloch, Belke, & Dunn, 1994) obtuvieron hallazgos similares a los de Kendall (1985): en más de una preparación, palomas prefirieron consistentemente alternativas con tasas relativamente bajas de reforzamiento por encima de otras con tasas altas, lo que es indicador de que, si bien los datos originales de Kendall (1974) probablemente se debieron a un artefacto procedimental, el fenómeno de preferencia por bajas densidades de reforzamiento existe, es replicable y es meritorio de investigación. Aunque el trabajo realizado por Mazur (1995, 1996) utiliza una metodología distinta, y obtiene en una medida de preferencia diferente (resulta en un punto de indiferencia, en lugar de en una proporción de elección), sus resultados apoyan igualmente a la conclusión general de que, bajo ciertos contextos, las palomas escogen reforzamiento probabilístico sobre reforzamiento seguro. Además, otro de sus trabajos encontró consistencia con el fenómeno reportado por Kendall (1974, 1985) de que la preferencia por una alternativa con reforzamiento probabilístico aumenta cuando la entrega o ausencia de éste se encuentra señalada por estímulos distintos (Mazur, 1991).

Esto plantea un desafío para teorías como el mejoramiento (*melioration*; Herrnstein & Vaughn, 1980), pues la probabilidad momento a momento de entrega de comida siempre es menor para la alternativa de baja densidad y ésta aun así es preferida; e incluso para modelos ideados para situaciones en las que las recompensas son probabilísticas. Por ejemplo, modelos de forrajeo que toman en cuenta la sensibilidad al riesgo anticipan que, bajo ciertas circunstancias, algunos animales prefieren alternativas probabilísticas por encima de alternativas confiables. Sin embargo, esto ocurre solamente en contextos de balance negativo de energía en los que la supervivencia del organismo puede estar en riesgo y las alternativas probabilísticas ofrecen ocasionalmente recompensas grandes que permitirían sobrevivir a la inanición (Caraco, 1981, 1983). Tal no parece ser el caso en las preparaciones mencionadas.

La conclusión general de este conjunto de investigaciones es, finalmente, que bajo condiciones particulares los animales pueden preferir alternativas que resultan en la minimización del reforzamiento obtenido, lo cual sugiere que la elección, al menos en estos contextos, no puede explicarse en su totalidad apelando solamente al reforzamiento primario. Esto abrió camino a toda una línea nueva de investigación nombrada elección subóptima.

Elección subóptima en palomas

Gipson, Alessandri, Miller, y Zentall (2009) retomaron esta serie de hallazgos. Realizaron una replicación y control del experimento original de Kendall (1974) en la que confirmaron la conclusión de Fantino y colaboradores (1979) de que la preferencia por reforzamiento intermitente se debía a un artefacto procedimental: los sujetos colocados en el grupo llamado *ambiguo* (donde la tecla de la alternativa de alta densidad era idéntica tanto al estar operativa en el eslabón inicial como al no estarlo en el final) escogieron la alternativa de baja densidad en mayor medida que los del grupo *no ambiguo* (para el cual las teclas eran diferentes), además de

que respondieron en la tecla inoperativa de alta densidad durante el eslabón final de los ensayos en que la alternativa de baja densidad no entregaba reforzamiento. Sin embargo, los autores realizaron un segundo experimento en el que manipularon la probabilidad de reforzamiento de la alternativa de alta densidad: se presentaron dos teclas encendidas en blanco a los sujetos. Responder en una de ellas llevaba a su encendido en rojo la mitad de las ocasiones, seguido de lo cual se entregaba reforzador; o en verde la otra mitad, seguido de lo cual se presentaba el intervalo entre ensayos. Responder en la otra tecla llevaba a su encendido en azul o amarillo con 50% de probabilidad, seguido en ambos casos de la entrega de reforzador con probabilidad de 75%. Así, la probabilidad de reforzamiento de la alternativa de baja densidad se mantuvo en 50%, mientras que la probabilidad de la alternativa de alta densidad bajó a 75% (Figura 2). De acuerdo con los resultados de Kendall (1985), la disminución de la probabilidad de reforzamiento en la alternativa de alta densidad debería disminuir la preferencia por ella; y, efectivamente, en estas condiciones fue encontrada una preferencia significativa por la alternativa de baja densidad en 13 de 16 palomas.

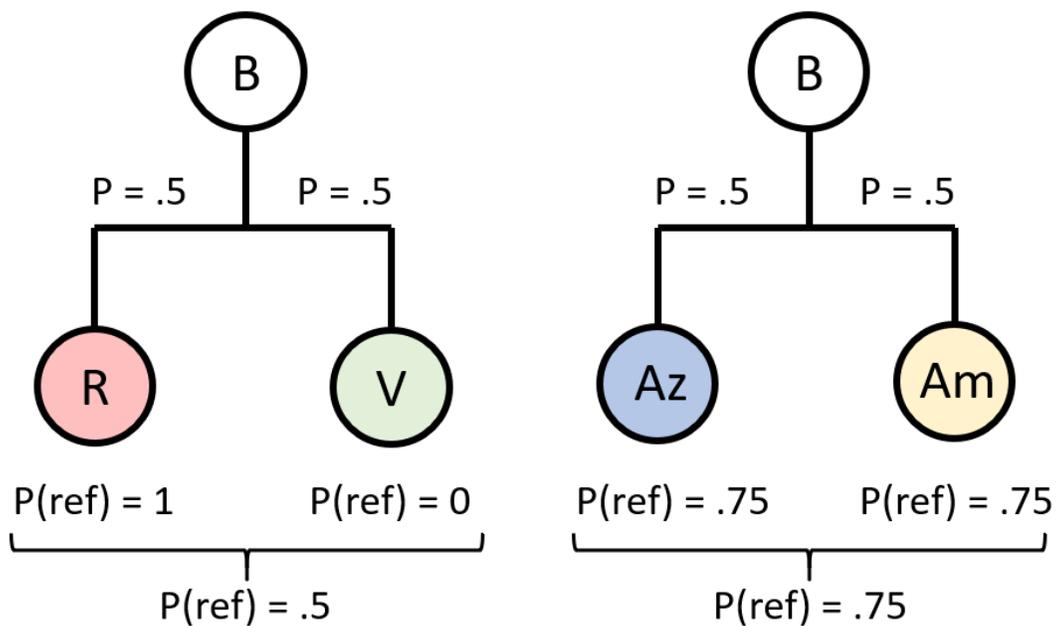


Figura 2 – Procedimiento de Gipson *et al* (2009).

Gipson y colaboradores (2009) buscaron explicar sus resultados en términos de contraste: sugirieron que hay un contraste positivo entre el eslabón inicial de la alternativa de baja densidad (correlacionado con 50% de probabilidad de reforzamiento) y el eslabón final en ensayos reforzados, donde la probabilidad de reforzamiento salta a 100%. Ese efecto podría dar un valor adicional a la alternativa de baja densidad. Sin embargo, resta explicar por qué el efecto opuesto no sucede en los ensayos no reforzados, es decir, que el paso de 50% de probabilidad de reforzamiento a 0% reste valor a la alternativa. Una explicación sugerida por los autores reside en su observación de que las palomas giran hacia el otro lado de la cámara experimental al presentarse el estímulo asociado con no reforzamiento, evitando hacer contacto con él, lo que podría tener como efecto una disminución de su influencia en la elección. Sin embargo, Stagner, Laude, y Zentall (2011) encontraron evidencia en contra de esta explicación en un experimento en el cual utilizaron luces generales como estímulos discriminativos, de manera que los sujetos no podían evitar el contacto con ellos. En esas condiciones, las palomas continuaron respondiendo en la alternativa de baja densidad.

Más adelante, un resultado más robusto aun fue encontrado siguiendo una metodología similar. Stagner y Zentall (2010) replicaron el procedimiento de Gipson y colaboradores (2009) y tomaron como base los resultados de una investigación previa en respuestas de observación (Roper & Zentall, 1999) en la que fue encontrada una mayor preferencia por reforzamiento intermitente señalado por estímulos discriminativos (sobre reforzamiento con la misma probabilidad pero sin señalar) cuanto menor era la probabilidad de reforzamiento compartida por las dos alternativas y a pesar de que la alternativa señalada implicara un mayor costo en número de respuestas. Siguiendo esta lógica, Stagner y Zentall disminuyeron las probabilidades de reforzamiento de ambas alternativas y a la vez mantuvieron elevado el costo de la alternativa con

estímulos discriminativos, pero en términos de pérdida de reforzamiento en lugar de número de respuestas. Así, las probabilidades de reforzamiento pasaron a ser de 50% para la alternativa de alta densidad, también llamada no discriminativa, y de 20% para la de baja densidad, llamada discriminativa. El resultado en estas condiciones fue una preferencia del 96% por la alternativa de baja densidad, a pesar de que su elección tuviera el costo de la pérdida del 60% del reforzamiento disponible durante la sesión. Los autores explicaron nuevamente este efecto en términos de contraste positivo: el gran cambio de 20% de probabilidad de reforzamiento en el eslabón inicial a 100% al hacerse presente el estímulo que indica la entrega de reforzamiento, sumado al cambio relativamente pequeño de 20% a 0% en ensayos no reforzados, podrían ser responsables de sesgar las respuestas hacia la alternativa de baja densidad.

Un aspecto importante de los trabajos de Gipson y colaboradores (2009) y Stagner y Zentall (2010) está en su sugerencia de que el procedimiento de elección subóptima podría ser un posible análogo para la conducta de juego patológico en humanos, en tanto que comparte con ella las características de un valor neto negativo en ganancias (es decir, en promedio las elecciones del sujeto llevan a más pérdidas que ganancias) y la preferencia por un evento reforzante de baja probabilidad sobre un evento de más alta probabilidad.

Siguiendo con estas ideas, Zentall y Stagner (2011) propusieron una variante del procedimiento de elección subóptima que permitiría modelar más cercanamente la conducta humana de juego patológico. Cuando un humano hace una apuesta, está eligiendo entre una alternativa de baja probabilidad de éxito, pero gran magnitud (apostar su dinero), y otra alternativa que ofrece certeza, pero menor magnitud (conservar el dinero que tiene). En los estudios anteriores, en cambio, las palomas escogían entre dos alternativas inciertas que diferían en la probabilidad de reforzamiento. Así, en el nuevo procedimiento, la alternativa de alta

densidad ofrece además certeza (es decir, entrega reforzamiento en todos los ensayos), mientras que la de baja densidad entrega una gran magnitud de reforzamiento en una proporción pequeña de los ensayos. El procedimiento es el siguiente: se presenta una tecla central iluminada a las palomas. Responder en ella la apaga y enciende dos teclas laterales con una línea horizontal y una vertical, cuya posición es variada aleatoriamente. Responder en una de las líneas apaga la tecla contraria y hace que la tecla elegida se encienda en un color (por ejemplo, rojo) con probabilidad de 20%, y tras 10 segundos se entreguen 10 pellets con probabilidad de 100%; o en otro color (verde) con probabilidad de 80%, y tras 10 segundos no se entreguen pellets. Responder en la otra línea apaga la tecla contraria y hace a la tecla escogida encenderse, con las mismas probabilidades, en colores azul o amarillo, y tras 10 segundos se entregan siempre 3 pellets. Así, en promedio la alternativa de baja densidad entrega 2 pellets por ensayo, y la de alta densidad entrega confiablemente 3. Este procedimiento pone énfasis en manipular la diferencia en magnitudes de reforzamiento entre las alternativas más que las probabilidades, como habían hecho los experimentos anteriores (Figura 3).

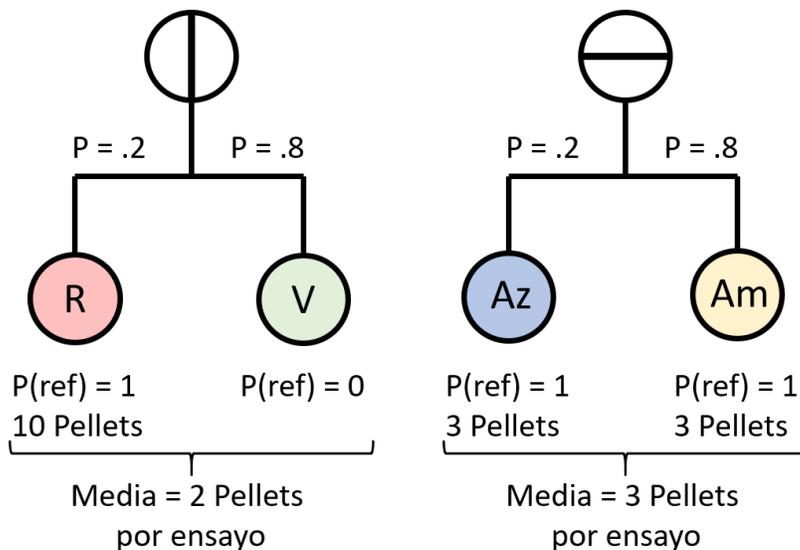


Figura 3 – Procedimiento de Zentall & Stagner (2011).

Un segundo propósito de este trabajo fue indagar si acaso la preferencia por la alternativa de baja densidad encontrada en las investigaciones anteriores podía deberse a la evitación de un resultado completamente incierto (la alternativa de alta densidad, aunque asociada con una mayor probabilidad de reforzamiento, no presentaba estímulos que anunciaran el resultado final), lo que sesgaría las respuestas hacia la otra alternativa.

En estas condiciones, las palomas desarrollaron una preferencia del 82% por la alternativa de baja densidad, a pesar de que la de alta densidad entregara un 50% más de reforzamiento y ofreciera certeza. Además, una condición control aportó evidencia que sugiere que no es la mera variabilidad en la magnitud de reforzamiento, sino la función de los colores como estímulos discriminativos la que guía la elección: al igualar la probabilidad de reforzamiento ante ambos estímulos en la alternativa de baja densidad (en presencia de cualquiera de los dos había un 20% de probabilidades de recibir 10 pellets), la preferencia se revirtió y las palomas pasaron a escoger consistentemente la alternativa de alta densidad. Una vez más, los autores buscaron explicar estos resultados en términos de contraste positivo.

Sin embargo, un experimento distinto sugiere una explicación alternativa: Stagner, Laude, y Zentall (2012) investigaron el efecto del valor predictivo de los estímulos discriminativos en el procedimiento de Stagner y Zentall (2010). En su experimento, mantuvieron la diferencia en probabilidades de reforzamiento entre alternativas (20% para la de baja densidad, 50% para la de alta), pero manipularon su valor predictivo haciendo que ambas mostraran un estímulo después del cual siempre se entregaba reforzamiento, y otro tras el que nunca se entregaba reforzamiento. Así, a pesar de que la frecuencia general de reforzamiento era diferente, las palomas respondieron en ambas alternativas con igual frecuencia, como si la elección fuese solamente entre los dos estímulos que anunciaban la entrega de reforzamiento. Este efecto fue comparado por los autores

con el heurístico de disponibilidad (*availability heuristic*) encontrado en humanos apostadores, que consiste en un énfasis exagerado a los eventos favorables, y uno disminuido a los desfavorables (Tversky & Kahneman, 1974).

Experimentos posteriores replicaron y extendieron los hallazgos de este conjunto de investigaciones, y señalaron variables relevantes que afectan a la conducta de elección subóptima. Laude, Pattison, y Zentall (2012) evaluaron el efecto del nivel de privación de comida sobre la elección, partiendo de resultados que señalan que animales mantenidos en dietas más restringidas muestran mayor preferencia por reforzadores inmediatos y pequeños (Eisenberger, Masterson, & Lowman, 1982; citado en Laude et al., 2012), y encontraron que un nivel menor de privación hace que las palomas tiendan a escoger la alternativa óptima, de alta densidad, con mayor frecuencia. Los autores sugieren que este hallazgo parece análogo a la mayor tendencia a apostar encontrada en humanos de menor nivel socioeconómico. De un modo similar, Pattison, Laude, y Zentall (2013) encontraron que el enriquecimiento ambiental, en el pasado asociado con disminución en la tasa de descuento temporal (Kirkpatrick, Marshall, Smith, Koci, & Park, 2014) y autoadministración de drogas (Stairs & Bardo, 2009; citado en Pattison et al., 2013), comparte el efecto de disminuir la preferencia por la alternativa subóptima.

Ambos resultados parecen ser congruentes con un experimento posterior en el que Laude, Beckmann, Daniels, y Zentall (2014) encontraron que la ejecución en una tarea de descuento temporal (a menudo llamada *impulsividad*) se encuentra estrechamente relacionada con la tarea de elección subóptima. Sin embargo, ambas manipulaciones parecen tener únicamente efectos temporales, pues la exposición a una cantidad suficiente de sesiones en condiciones experimentales desplaza la preferencia de vuelta hacia la suboptimalidad. Como modelo de la

conducta de juego patológico, esto podría sugerir que incluso personas que no tienen tendencia a apostar pueden adquirirla dada suficiente experiencia.

Sin embargo, en todos los estudios descritos se utilizaron exclusivamente palomas como sujetos experimentales. Si lo que se busca es dar validez al procedimiento de elección subóptima como un modelo de la conducta de juego patológico, es necesario antes encontrar generalidad entre especies.

Elección subóptima en otras especies

Molet y colaboradores (2012) buscaron crear un paralelo de la tarea de elección subóptima llevada a humanos en condiciones controladas, y relacionar los resultados con medidas de tendencia a apostar obtenidas de un autorreporte. Los participantes, formados por 10 “apostadores” y 10 “no apostadores” autorreportados, se encontraban en una versión del experimento de Zentall y Stagner (2011) presentada en forma de un videojuego. En la pantalla de una computadora se presentaban dos posibles sistemas planetarios a elegir, análogos a las dos teclas. Elegir uno llevaba en el 20% de las ocasiones a un planeta rojo, en el que disparar a una serie de naves ofrecía como recompensa un texto indicando que 10 generales enemigos habían sido eliminados; y en el 80% restante llevaba a un planeta verde, en el cual disparar a las naves enemigas resultaba en un texto indicando que ningún general había sido eliminado. Elegir el otro sistema planetario llevaba con las mismas probabilidades a dos planetas, azul y amarillo, en los cuales destruir las naves enemigas llevaba siempre a la muerte de 3 generales enemigos. Los resultados mostraron una diferencia significativa en la elección de ambos grupos: los apostadores autorreportados tendieron a elegir el sistema planetario de menor densidad el 56% de las ocasiones, mientras que los no apostadores lo eligieron el 23%. Aunque podría decirse que, en comparación con las palomas, la tendencia de los apostadores a elegir la alternativa de baja

densidad es más bien baja, cabe resaltar que cualquier desviación de la elección casi exclusiva por la alternativa de alta densidad es en sí misma subóptima, en tanto que se aleja de la maximización.

Si bien, la validez de la comparación no queda del todo clara debido a diferencias importantes con respecto al procedimiento realizado en palomas (por ejemplo, las palomas se encuentran bajo privación de alimento, lo cual las vuelve más propensas a escoger la alternativa de baja densidad; las palomas tenían experiencia exhaustiva con el programa, mientras que los humanos apenas experimentaron 40 ensayos; y no es posible controlar la experiencia previa de los humanos), esta versión del procedimiento demostró ser capaz de distinguir a ambas poblaciones de participantes, lo que apoya a la idea de que la tarea de elección subóptima con magnitudes puede funcionar como un modelo de la conducta de juego patológico.

Sin embargo, una contribución distinta de estos resultados fue arrojar luz sobre el problema de realizar experimentos posteriores con humanos en este procedimiento. Dada la dificultad de controlar las variables extrañas en comportamiento humano en el mismo grado en que se controlan las variables extrañas en animales no humanos, una manera distinta de abordar el problema es buscar la generalidad en especies diferentes. Así, si la conducta de elección subóptima es persistente en más especies, sería factible suponer que se encuentra bajo el control de un mecanismo general que es compartido también por los humanos.

Una especie distinta de ave, los estorninos, ha sido evaluada también en el procedimiento de elección subóptima (Vasconcelos, Monteiro, & Kacelnik, 2015). Sus resultados apuntan en la misma dirección: estos nuevos sujetos responden con mayor frecuencia en una alternativa señalada con baja densidad de reforzamiento que en otra no señalada y con mayor densidad. Además, los autores encontraron preferencia por la alternativa de baja densidad aún si esta tiene

una probabilidad extremadamente baja (10%) de entregar reforzamiento; y propusieron una explicación ecológica para la conducta de elección subóptima que parte del supuesto de que, en ambientes naturales, la información sobre ensayos no reforzados le permite a los organismos ajustar su conducta y cambiar a otra alternativa sin perder tiempo, mientras que en el laboratorio obtener esa información no cambia las consecuencias. Así, la elección subóptima sería el producto de llevar un mecanismo evolucionado en un ambiente hacia otro. Esta idea es congruente con la observación realizada en los experimentos de Kendall (1974), Fantino y colaboradores (1979), y Gipson y colaboradores (2009) sobre la tendencia de las palomas a presionar la tecla inoperativa de alta densidad cuando se presentaba un estímulo negativo en la tecla de baja densidad.

Por otro lado, procedimientos análogos han sido aplicados en monos rhesus con resultados similares: en una preparación, la inclusión de una señal predictora de la entrega de reforzamiento en una alternativa probabilística incrementó la tendencia de los sujetos a responder en ella (Smith, Beran, & Young, 2017). En otra, los monos parecieron sacrificar la oportunidad de obtener una mayor cantidad de agua a cambio de obtener estímulos discriminativos (Blanchard, Hayden, & Bromberg-Martin, 2015).

Si bien existen diferencias menores entre los procedimientos, todos comparten las características de resultar en una preferencia desproporcionada por la alternativa con estímulos discriminativos, y minimizar la cantidad de reforzamiento obtenible. Esto parecería demostrar sin dudas el gran alcance que tiene este procedimiento.

Sin embargo, al buscar la generalidad de un fenómeno, las excepciones pueden ser más informativas que los ejemplos que siguen a la regla, en tanto que las diferencias entre ambos casos pueden ayudar a señalar las variables responsables de los resultados distintos. Así,

Trujano y Orduña (2015) evaluaron a ratas Wistar en una versión del procedimiento de Stagner y Zentall (2010) con los objetivos de probar más aun la generalidad del fenómeno y de llevar el procedimiento de elección subóptima a la especie más utilizada en el análisis de la conducta, lo que permitiría enriquecer el entendimiento del fenómeno con las aportaciones hechas por estudios previos en comportamiento, farmacología y neurociencia, por nombrar algunos. Sus resultados indicaron que, bajo las mismas condiciones, las ratas escogen consistentemente la alternativa de alta densidad, con lo que se maximiza el reforzamiento obtenido (Figura 4).

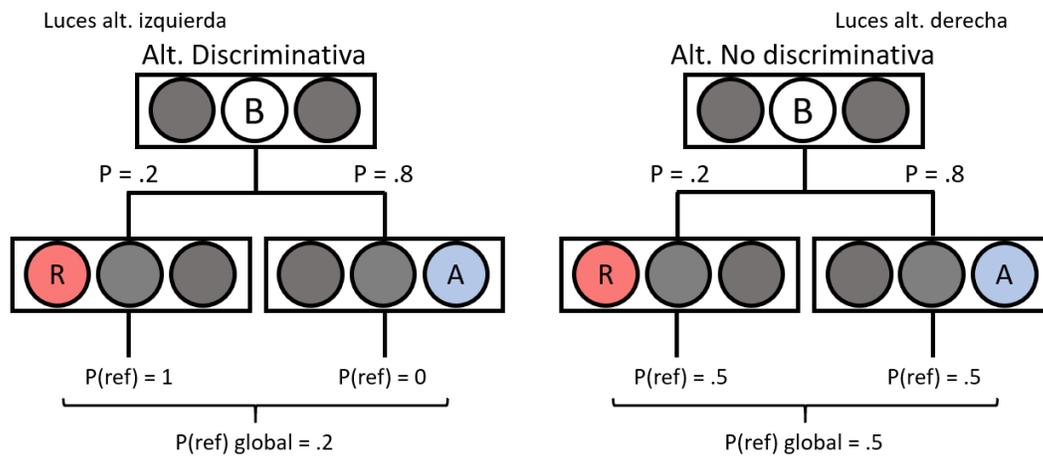


Figura 4 – Procedimiento de Trujano & Orduña (2015).

Una explicación propuesta para la diferencia encontrada entre ratas Wistar y palomas, las dos especies más utilizadas en análisis de la conducta, reside en una duración diferencial del efecto de la inhibición condicionada generado por el estímulo predictor de ausencia de reforzamiento en la alternativa de baja densidad: para las palomas el efecto se desvanece rápidamente (Laude, Stagner, & Zentall, 2014), mientras que en el caso de las ratas, persiste (Trujano, López, Rojas-Leguizamón, & Orduña, 2016). Una segunda propuesta apela a diferencias filogenéticas en la saliencia de incentivo que los estímulos discriminativos tienen para cada especie (Chow, Smith, Wilson, Zentall, & Beckmann, 2017); aunque este análisis se ha

encontrado con evidencia conflictiva (Alba, Rodríguez, Martínez, & Orduña, 2018; Martínez, Alba, Rodríguez, & Orduña, 2017). Lo cierto es que la investigación con respecto a este fenómeno difícilmente está agotada.

Sin embargo, todos estos estudios utilizaron el procedimiento de elección subóptima con probabilidades (e.g. Gipson et al., 2009). Dado que el procedimiento de magnitudes es el propuesto por Zentall y Stagner (2011) como un modelo más cercano de la conducta de juego patológico en humanos, es necesario evaluar también su generalidad.

Así, la tarea que manipula magnitudes usada por Zentall y Stagner (2011) y Molet y colaboradores (2012) fue adaptada para ratas Wistar por Orduña y Alba (2019), y los resultados fueron similares: contrastando con el comportamiento de palomas y humanos, las ratas responden con mayor frecuencia (cerca del 65% de las ocasiones) en la alternativa de alta densidad.

En vista de este conjunto de resultados, no se puede descartar la idea de que la diferencia entre la ejecución de ratas y palomas no se deba en su totalidad a una variable procedimental, sino que pueda estar al menos parcialmente anclada en variables dependientes de los sujetos. Así, retomando los resultados encontrados por Laude y colaboradores (2014), quienes hallaron evidencia que señala que la ejecución de las palomas en una tarea de descuento temporal está correlacionada con su ejecución en elección subóptima, se vuelve relevante la búsqueda de generalidad en esta tarea en una cepa de rata que es conocida por su ejecución, a menudo etiquetada como impulsiva, en descuento temporal. A saber, las ratas espontáneamente hipertensas (*spontaneously hypertensive rats*).

Ratas espontáneamente hipertensas

Si bien la cepa de ratas espontáneamente hipertensas (SHR) fue originalmente desarrollada a partir de la cepa Wistar Kyoto (WKY) para modelar la hipertensión arterial esencial (Okamoto & Aoki, 1963), su uso en estudios de comportamiento se ha extendido dada su proposición como modelo para el trastorno por déficit de atención e hiperactividad (TDAH; Sagvolden et al., 1992). Esta proposición parte del hecho de que la cepa SHR comparte características comportamentales particulares con los pacientes con el trastorno, tales como incremento en la actividad y déficit en atención sostenida (definida como la emisión de respuestas durante un período de extinción señalado en un programa múltiple; Sergeant & van der Meer, 1990, citado en Sagvolden, 2000), y, en una línea más relacionada con la tarea de elección subóptima, acción impulsiva, definida como la incapacidad para inhibir una respuesta, (Orduña, Valencia-Torres, & Bouzas, 2009) y elección impulsiva, definida como la elección de un reforzador pequeño e inmediato sobre uno grande y demorado (Fox, Hand, & Reilly, 2008), dos componentes en los que se ha dividido el constructo de impulsividad. Vale la pena destacar que este último componente es el mismo que fue estudiado por Laude y colaboradores (2014) en palomas y correlacionado con la tarea de elección subóptima.

Sobre la misma línea, Orduña (2015) y Orduña y Mercado (2017) evaluaron a ratas SHR en un procedimiento de descuento temporal y encontraron que, comparadas con ratas Wistar, tienen una mayor tendencia a escoger un reforzador pequeño e inmediato por encima de otro grande y demorado. Además, sus resultados sugieren que esta diferencia puede estar relacionada con una exacerbada sensibilidad a la demora de reforzamiento, más que con una reducida sensibilidad a la magnitud.

Aunque la evidencia acerca de la ejecución de las ratas SHR en tareas que pretenden medir la elección impulsiva no es uniforme y existen hallazgos contradictorios (e.g. Adriani, Caprioli, Granstrem, Carli, & Laviola, 2003; Ibias & Pellón, 2011), los resultados positivos dan una pauta general que indica, dada la correlación entre elección impulsiva y ejecución en elección subóptima en palomas (Laude, Beckmann, et al., 2014), que vale la pena explorar la ejecución en esta misma tarea en ratas SHR. Además, dado que existe una relación reportada en humanos entre elección impulsiva y juego patológico (una revisión puede encontrarse en Reynolds, 2006), y que la tarea de elección subóptima de magnitudes se ha propuesto como modelo para esta conducta humana, hay buenos motivos para pensar que un modelo de rata que se presume como tendiente a la elección impulsiva tendrá una ejecución similar en un modelo de juego. Los resultados podrían permitir avanzar en la validación de la cepa SHR como modelo de TDAH y en la validación de la tarea de elección subóptima como modelo de juego patológico.

Sin embargo, existe evidencia que sugiere que dentro de la cepa SHR existen subpoblaciones que difieren en el grado en que escogen una alternativa pequeña e inmediata sobre una grande y demorada. Adriani y colaboradores (2003) encontraron que dentro de una población de ratas SHR se podían diferenciar dos sub-grupos que se distinguían por su tendencia a la elección impulsiva. Del mismo modo, Garcia y Kirkpatrick (2013) encontraron una amplia variabilidad en la ejecución en una tarea de descuento temporal en esta cepa, pero no en otras tres cepas evaluadas. Esto nos indica que todo resultado encontrado utilizando a ratas SHR como modelos de elección impulsiva deberá ser interpretado cuidadosamente bajo esta luz.

Finalmente, una complicación adicional proviene de la cepa de rata que se debe utilizar como referencia para SHR. Debido a que la cepa “madre” de la que provienen es Wistar-Kyoto (WKY), a menudo ésta ha sido usada como grupo control en estudios conductuales (Sagvolden et

al., 2009). Sin embargo, la cepa WKY presenta características conductuales propias, distintas de las ratas Wistar estándar, que han llevado a proponerla como un modelo animal para rasgos de depresión en humanos (López-Rubalcava & Lucki, 2015, citado en Orduña, 2015). Este panorama sugiere la posibilidad de que WKY no sea el mejor grupo control posible para SHR, porque si bien su cercanía genética otorga gran validez a estudios en neurobiología, las características conductuales propias de cada cepa complican la interpretación de cualquier resultado que pueda ser encontrado al compararlas, además de que se ha reportado gran variabilidad genética dentro de las ratas WKY obtenidas de distintos proveedores (Sagvolden et al., 2009). Siendo así, es posible que una comparación con mayor validez y menor posibilidad de resultar en falsos positivos se encuentre entre las cepas SHR y Wistar.

Este estudio tiene por objetivo evaluar a ratas de la cepa SHR en la tarea de elección subóptima de magnitudes, con el propósito de aportar evidencia a la discusión sobre su validez como modelo de TDAH y elección impulsiva.

Método

Sujetos

Ocho ratas SHR, ocho Wistar-Kyoto y ocho Wistar, todas macho y experimentalmente ingenuas, de alrededor de tres meses de edad al momento de comenzar el experimento, obtenidas del Instituto de Fisiología Celular de la UNAM. Todas fueron alojadas de forma grupal en cajas de cuatro animales en el bioterio de Posgrado de la Facultad de Psicología, y fueron mantenidas a una temperatura constante de $21^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$, y en un ciclo de luz-oscuridad de 12:12 horas. Tras su habituación a las condiciones de alojamiento, su peso fue gradualmente reducido hasta el 85% limitando su tiempo de acceso a la comida a 50 minutos diarios después de las sesiones experimentales. Durante todo el experimento el peso fue controlado de esta manera, a la vez que

hubo agua disponible *ad libitum* en su jaula habitación. El cuidado de los sujetos se realizó en conformidad con la norma NOM-062-ZOO-1999 “Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio”.

Aparatos

Se utilizaron seis cámaras de condicionamiento operante (MED Associates, Inc., Model ENV008-VP) de 30.5cm (largo) x 24.5cm (ancho) x 21cm (alto). Cada cámara contaba con dos paneles idénticos colocados como paredes frontal y trasera. Al centro de cada panel se encontraba un comedero (MED Associates, Inc., Model ENV-200R2M) alimentado por un dispensador de pellets (MED Associates, Inc., Model ENV-203M) que entregaba pellets de 45mg (Bio-Serv, Product F0165), y dentro de cada comedero había un sensor infrarrojo para detectar respuestas de entrada. A ambos lados de cada comedero se colocó una palanca retráctil (4 en total, MED Associates, Inc., Model ENV-112CM), y encima de cada palanca había un triple estimulador no utilizado para los propósitos de este experimento. Arriba de cada comedero había un nosepoke (MED Associates, Inc., Model ENV-114BM) con sensor infrarrojo y luz. El suelo de la cámara estaba formado por diecinueve barras de acero de 0.48 cm de diámetro. Cada cámara estaba contenida en una caja sonoamortiguada (MED Associates, Inc., Model ENV-022M) con un ventilador encendido para producir ruido blanco y mantener el flujo de aire. La figura 5 muestra una fotografía de una de las cajas utilizadas.



Figura 5- Fotografía de caja operante modificada.

El registro de datos y la presentación de estímulos fueron controlados por una computadora personal en una habitación contigua, utilizando el lenguaje de programación MedState.

Procedimiento

Habitación, entrenamiento a comedero y nosepoke

Tras la reducción al 85% del peso *ad libitum*, se realizó una sesión de habituación a la cámara de condicionamiento en la que se presentaron 30 pellets repartidos entre los dos comederos. La sesión era considerada exitosa para cada sujeto si tras 20 minutos había consumido la totalidad del alimento disponible. De lo contrario se realizaba una sesión más de habituación.

Terminada esta fase comenzó el entrenamiento a comedero. En esta etapa los sujetos fueron colocados dentro de las cajas de condicionamiento en un programa de tiempo fijo 45s, variando de forma cuasi-aleatoria el dispensador activado (frontal o trasero), entregando un total de 30 pellets. De nuevo, la sesión fue considerada exitosa si los sujetos consumían la totalidad de los pellets entregados, seguido de lo cual comenzó un procedimiento de automoldeamiento que no estuvo directamente relacionado con los propósitos de este proyecto, pero en el cual los sujetos fueron entrenados para presionar dos de las palancas de la caja (la posición de las palancas fue contrabalaceada). Finalizado el automoldeamiento, comenzó una fase de entrenamiento a *nosepoke*, en la cual se presentó a los sujetos un programa de razón fija 1 en el que la operante reforzada fue la entrada de la cabeza del animal en uno de los dos *nosepokes* (frontal o trasero). El *nosepoke* activo en cada ensayo era señalado por el encendido de su luz, y su presentación fue variada de forma cuasi-aleatoria. Esta fase fue considerada como finalizada cuando los animales obtuvieron 50 pellets en una sesión, la mediana de la latencia de entrada a ambos *nosepokes* (medida desde el encendido de su luz hasta el registro de una respuesta) para cada rata en una sesión fue menor a 2.5 segundos, y la diferencia entre ambas latencias no fue mayor a 1 segundo.

Procedimiento de elección subóptima

Todos los animales fueron colocados en un programa de cadenas concurrentes en el cual el *nosepoke* frontal estaba asociado con la alternativa con valor condicionado diferencial (de baja densidad); y el trasero, con la alternativa sin valor diferencial (de alta densidad). Al comienzo de un ensayo podían encenderse uno o ambos *nosepokes* de acuerdo con el tipo de ensayo programado (variado aleatoriamente). Una respuesta en el *nosepoke* frontal resultaba en el apagado de su luz y la presentación de la palanca *izquierda frontal* con probabilidad .2, seguida

tras 10 segundos de la entrega de 10 pellets; o la palanca *derecha frontal* con probabilidad .8, seguida de una demora adicional de 10 segundos previa al intervalo entre ensayos. Una respuesta en el *nosepoke* trasero resultaba en la presentación de la palanca *izquierda trasera* con probabilidad .2, o la palanca *derecha trasera* con probabilidad .8, ambas seguidas tras 10 segundos por la entrega de tres pellets. El intervalo entre ensayos fue de 10 segundos, y hubo un total de 60 ensayos por sesión, de los cuales 20 fueron ensayos forzados a la alternativa con valor diferencial (sólo se iluminó el *nosepoke* frontal), 20 forzados a la alternativa sin valor diferencial (sólo se iluminó el *nosepoke* trasero) y 20 de elección (ambos *nosepokes* se iluminaron simultáneamente). Las sesiones continuaron hasta alcanzar relativa estabilidad en la proporción de elección por la alternativa con valor diferencial, seguido de lo cual se realizó una fase de reversión en la cual el panel trasero pasó a ser la alternativa con valor diferencial; y el frontal, la alternativa sin valor diferencial. Dada una tendencia encontrada en los índices de discriminación de un grupo de ratas, esta fase se prolongó 10 sesiones más que la fase anterior con el objetivo de encontrar estabilidad.

Condición control

Al finalizar el procedimiento de elección subóptima comenzó una nueva fase en el experimento en la cual se incrementó la probabilidad de aparición de la palanca que anuncia la entrega de 10 pellets en la alternativa con valor condicionado diferencial a .5, de manera que su tasa global de reforzamiento fuese mayor que en la alternativa sin valor diferencial y, por lo tanto, se convirtiera en la opción “óptima”. De igual forma, se presentaron 20 ensayos de cada tipo de manera aleatoria. El objetivo de esta nueva fase fue definir si acaso la elección de los sujetos estaba determinada por un efecto de aversión al riesgo más que por la tasa global de reforzamiento de cada alternativa.

El registro de datos incluyó, además de la elección de los sujetos, las respuestas emitidas en las palancas y comederos durante los ensayos.

Resultados

Pre-entrenamiento

Todos los sujetos terminaron con la fase de habituación pasada la segunda sesión, y la de entrenamiento a comedero pasada la primera. La fase de automoldeamiento se prolongó durante 16 sesiones, aunque sus resultados no están directamente relacionados con los propósitos de este experimento. Finalmente, la fase de entrenamiento a *nosepoke* se prolongó durante tres sesiones, después de las cuales todas las ratas cumplieron con el criterio de tener latencias de respuesta menores a 2.5 segundos, y una diferencia entre las latencias de ambos *nosepokes* menor a 1 segundo.

Procedimiento de elección subóptima

Para cada sujeto fue calculada la proporción de elección por la alternativa con valor condicionado diferencial, definida como el cociente de la división del número de ensayos libres en que cada animal respondió en el *nosepoke* asociado con la alternativa con valor diferencial sobre el número total de ensayos libres. Este indicador podía tomar valores de 0 a 1, donde una proporción de 0 significaría elección exclusiva de la alternativa sin valor diferencial, lo que podría interpretarse como optimalidad; y 1, elección exclusiva de la alternativa con valor diferencial, entendible como suboptimalidad.

En las Figuras 6 a 8 se muestran las proporciones de elección separadas por cepa.

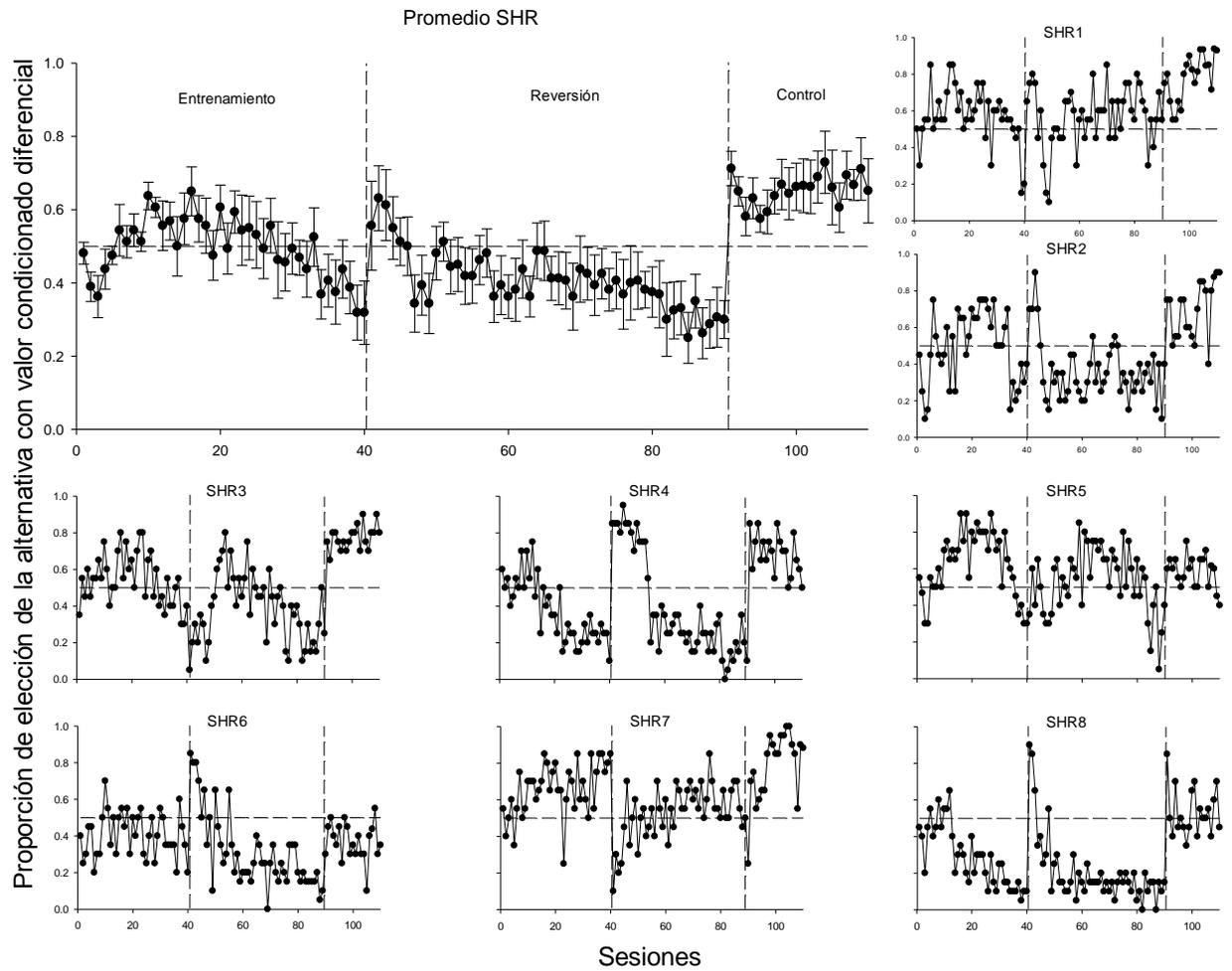


Figura 6 – Proporción individual y media grupal de elección de la alternativa con valor condicionado diferencial del grupo SHR. Las líneas punteadas horizontales representan la indiferencia entre alternativas (0.5); las verticales, un cambio de condición. Las barras en la gráfica grupal representan el error estándar de la media.

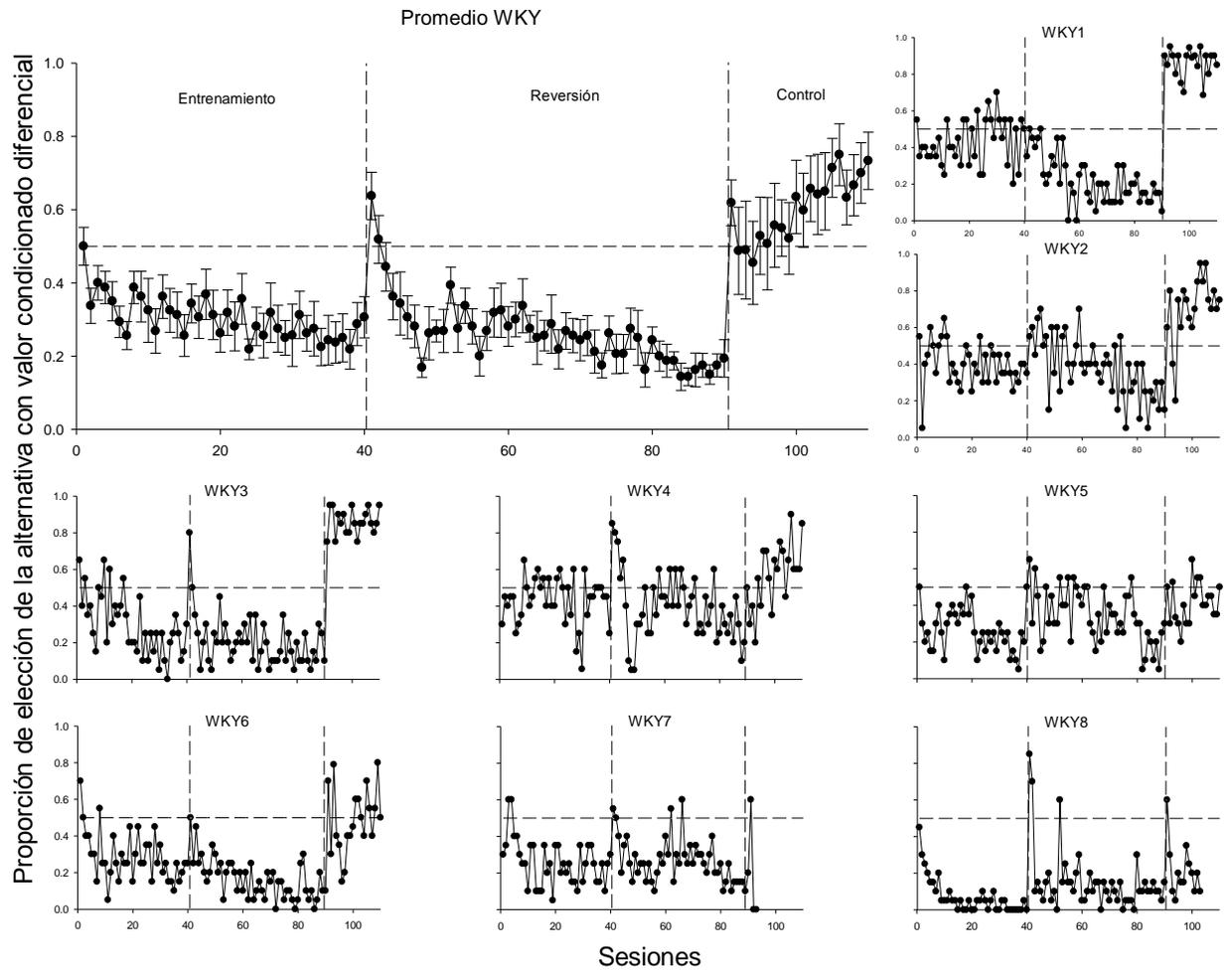


Figura 7 – Proporción individual y media grupal de elección de la alternativa con valor condicionado diferencial del grupo WKY. Las líneas punteadas horizontales representan la indiferencia entre alternativas (0.5); las verticales, un cambio de condición. Las barras en la gráfica grupal representan el error estándar de la media.

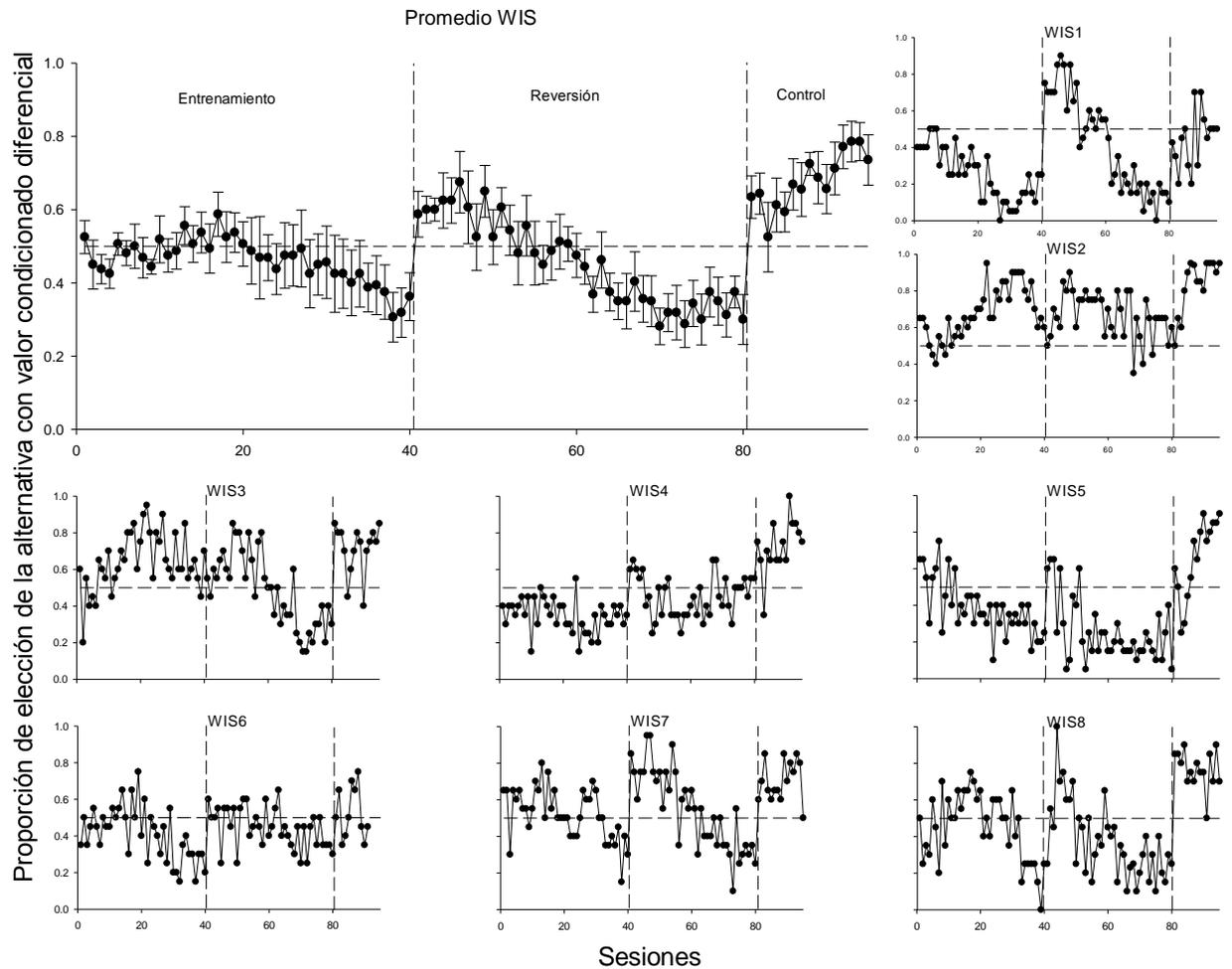


Figura 8 – Proporción individual y media grupal de elección de la alternativa con valor condicionado diferencial del grupo WIS. Las líneas punteadas horizontales representan la indiferencia entre alternativas (0.5); las verticales, un cambio de condición. Las barras en la gráfica grupal representan el error estándar de la media.

Con el propósito de determinar si la elección de los sujetos era distinguible de la indiferencia se realizaron pruebas T de Student comparando los promedios grupales de proporción de elección de la alternativa con valor diferencial de las últimas 5 sesiones contra una proporción de 0.5 para cada condición. El resultado indicó que, para la primera condición, como grupo las ratas SHR no fueron estadísticamente distinguibles de la indiferencia ($t(7) = -1.8003, p = .114$), pero en la reversión se encontraron por debajo de ella ($t(7) = -3.6605, p < .01$); y en la condición control, por encima ($t(7) = 2.8009, p < .01$). Debe notarse que en la condición control la

alternativa con valor condicionado diferencial pasa a ser comparativamente óptima en tanto que entrega una mayor magnitud promedio de pellets, de modo que, en ella, una proporción por encima de la indiferencia significaría optimalidad; y una por debajo, suboptimalidad.

El mismo análisis fue realizado con la cepa WKY. Para este grupo, en la primera condición y en la reversión la media se encontró significativamente por debajo de la indiferencia ($t(7) = -5.0278, p < .01$ y $t(7) = -13.2859, p < .01$, respectivamente), y en la condición control se encontró por encima ($t(6) = 2.8079, p = .03$). Uno de los sujetos pertenecientes a este grupo, WKY 7, murió en el transcurso del experimento, de modo que sus datos son tomados en cuenta solamente para las primeras dos fases.

Por último, el análisis fue repetido para el grupo WIS. En este caso, la media no fue estadísticamente distinguible de la indiferencia en la primera condición ($t(7) = -2.2476, p = .059$), pero en la reversión se encontró por debajo de ella ($t(7) = -2.8227, p = .025$), y en la condición control se encontró por encima ($t(7) = 3.9951, p < .01$).

Para determinar si acaso existían diferencias estadísticamente significativas en las proporciones de elección entre las cepas -la pregunta que motivó esta investigación- se realizó un análisis de varianza mixto tomando en cuenta las últimas cinco sesiones de cada condición con la variable cepa como variable categórica, dividiendo los resultados entre condiciones. El análisis indicó la ausencia de diferencias significativas entre cepas ($F(2,21) = 2.048, p = .154$). Los efectos de condición ($F(1,21) = 3.973, p = .059$) y la interacción entre ambas variables ($F(2,21) = .757, p = .482$) tampoco fueron significativos.

Para definir si individualmente los sujetos eran distinguibles de la indiferencia se realizaron pruebas binomiales comparando la proporción de elección de las últimas cinco sesiones contra una probabilidad de elección de .5. Los resultados indicaron que en el grupo

SHR, en la primera condición, un sujeto fue indistinguible de la indiferencia y uno se encontró por encima de ella; los seis restantes se encontraron por debajo. En la reversión, dos sujetos fueron indistinguibles de la indiferencia y seis se encontraron por debajo. En la condición control, tres sujetos fueron indistinguibles de la indiferencia y el resto se encontró por encima de ésta.

En el grupo WKY, dos sujetos en la primera condición fueron indiferentes. El resto en esa condición, al igual que todos los sujetos en la reversión, se encontraron por debajo de la indiferencia. En la condición control, tres sujetos fueron indiferentes; el resto se encontró por encima de la indiferencia.

En el grupo WIS, en las primeras dos fases hubo un sujeto indiferente y uno por encima de la indiferencia. El resto se encontró por debajo. En la condición control, dos sujetos resultaron ser indiferentes y el resto se encontró por encima de la indiferencia (una tabla con los resultados de las pruebas binomiales puede encontrarse en los anexos).

Con el objetivo de garantizar que los resultados observados fuesen atribuibles a la discriminación de las contingencias asociadas a cada estímulo y alternativa, se calculó el índice de discriminación de las respuestas en palancas de cada cepa, que en el caso de la alternativa con valor condicionado diferencial fue definido como el cociente de la división del número de respuestas emitidas en presencia del estímulo predictor de reforzamiento dividido entre el número total de respuestas. Para la otra alternativa la división era la misma, con la diferencia de que los estímulos no anunciaban diferencialmente la entrega de reforzador. El índice podía tomar valores de 0 a 1, donde 1 significaría discriminación perfecta (emisión exclusiva de respuestas ante el estímulo predictor de reforzamiento), y 0.5 significaría ausencia de discriminación. Su promedio se presenta en las figuras 9 a 11.

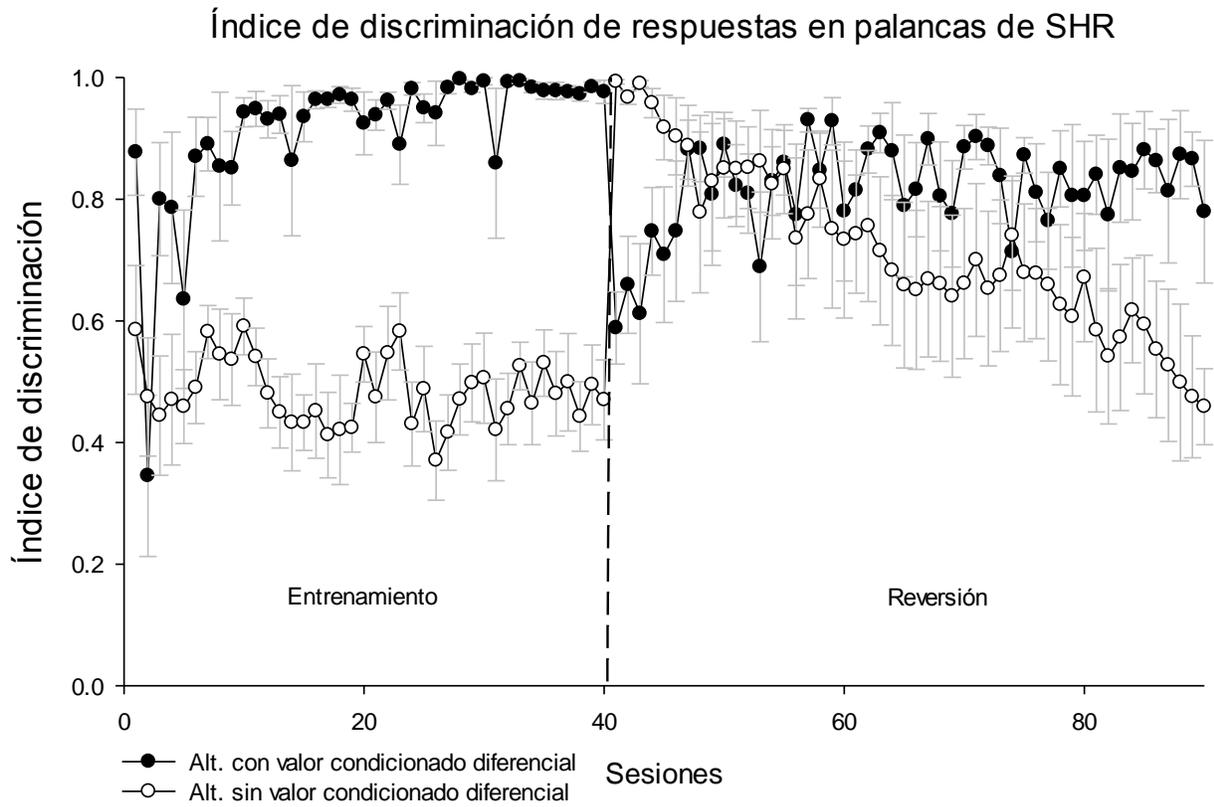


Figura 9 – Promedio del índice de discriminación de respuestas en palancas del grupo SHR. Las barras representan el error estándar de la media.

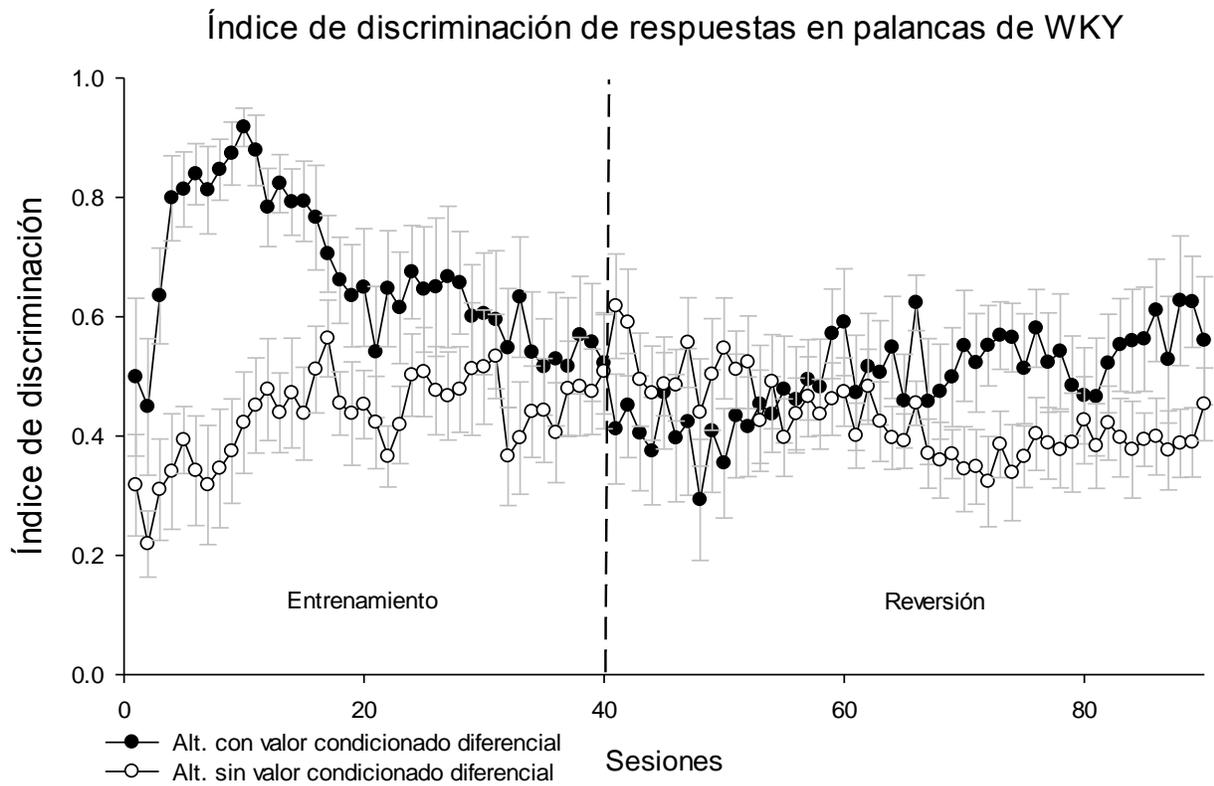


Figura 10 – Promedio del índice de discriminación de respuestas en palancas del grupo WKY.

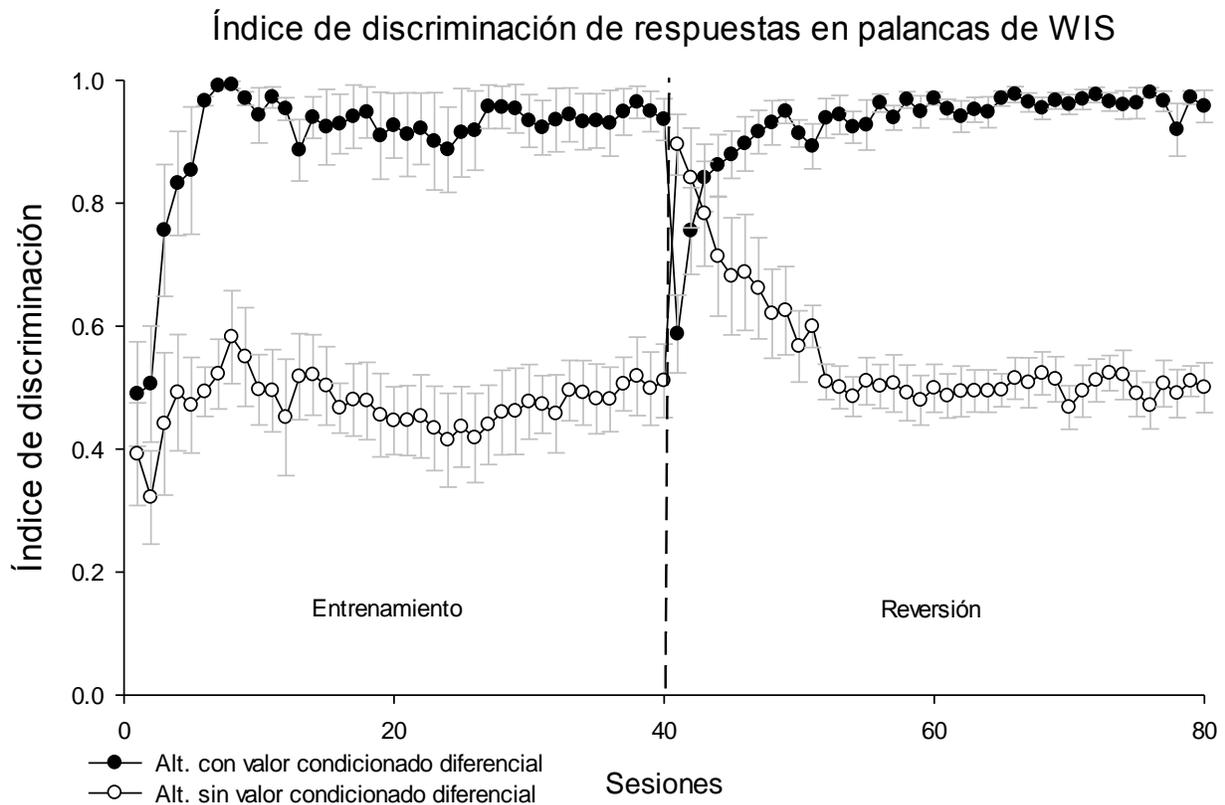


Figura 11 – Promedio del índice de discriminación de respuestas en palancas del grupo WIS.

Con el propósito de determinar si existían diferencias estadísticamente significativas en los índices de discriminación entre alternativas y entre cepas se realizaron análisis de varianza para la condición 1 y la reversión tomando en cuenta las últimas cinco sesiones de cada condición. Los resultados indicaron que los efectos de cepa, alternativa y su interacción fueron todos significativos en la condición 1 ($F(2, 21) = 6.3495, p < .01$; $F(1, 21) = 76.250, p < .01$; $F(2, 21) = 12.272, p < .01$; respectivamente). Un análisis *post hoc* de Bonferroni reveló la existencia de diferencias significativas entre los índices de ambas alternativas para los grupos SHR ($p < .01$) y WIS ($p < .01$). Tal no fue el caso para el grupo WKY ($p = 1$). El grupo WKY resultó ser, para ambas alternativas, indistinguible de la ejecución de los dos grupos restantes en la alternativa sin valor condicionado diferencial ($p = 1$), lo que es indicador de una pobre discriminación.

El mismo análisis fue realizado en la reversión. En este caso, los efectos de cepa y alternativa fueron estadísticamente significativos ($F(2, 21) = 6.8803, p < .01$; $F(1, 21) = 30.202, p < .01$, respectivamente); pero la interacción, no ($F(2, 21) = 1.7477, p = .19851$). El análisis *post hoc* mostró la presencia de diferencias significativas entre alternativas solamente para el grupo WIS ($p < .01$). Los grupos SHR y WIS mostraron índices indistinguibles entre ambas alternativas ($p = .058$ y $p = 1$, respectivamente). Sin embargo, para este último caso una prueba T mostró que el índice de discriminación del grupo SHR en las últimas cinco sesiones para la alternativa con valor condicionado diferencial fue distinto de la indiferencia ($t(7) = 4.2751, p < .01$), y no lo fue para la alternativa sin valor condicionado diferencial ($t(7) = 0.0265, p = .97$).

Discusión

Este experimento tuvo por propósito determinar si la cepa de ratas espontáneamente hipertensas resultaría tener una mayor tendencia hacia la suboptimalidad que dos cepas control en el procedimiento de elección subóptima de magnitudes propuesto por Zentall y Stagner (2011) dada la evidencia que correlaciona los resultados en esta preparación en palomas con una ejecución etiquetada como *impulsiva* en elección intertemporal (Laude, et al., 2014), misma que se ha encontrado en una medida mayor en SHR que en ratas Wistar (Orduña & Mercado, 2017) y WKY (Fox et al., 2008).

Si bien las diferencias en la ejecución de ratas Wistar y palomas en el procedimiento de elección subóptima se han intentado explicar apelando a variables procedimentales, por ejemplo, diferencias en la saliencia de incentivo de los estímulos discriminativos (Chow et al., 2017), no puede descartarse sin experimentación la hipótesis de que una posible explicación resida en una o más variables dependientes del sujeto. Una de tales variables puede ser la *impulsividad*, definida como la tendencia a elegir una recompensa pequeña e inmediata por encima de una grande y

demorada. Dada la relación encontrada en humanos entre la *impulsividad* y la tendencia al juego patológico (Reynolds, 2006), sumada a la propuesta de Zentall (2011) del procedimiento de elección subóptima como posible modelo de conducta de juego, la idea de que la cepa utilizada como modelo de impulsividad resulte tener una tendencia mayor hacia la elección subóptima es verosímil. Así, encontrar evidencia que indique un mayor grado de suboptimalidad en la cepa SHR aportaría a la vez validez al uso de esta cepa como modelo de impulsividad y de la tarea de elección subóptima de magnitudes como modelo de conducta de juego patológico.

Sin embargo, los resultados de este experimento no apoyan a esa hipótesis: las ratas de la cepa SHR no resultaron tener una mayor tendencia hacia la suboptimalidad que los grupos control al finalizar cada condición, tal como reveló un análisis de varianza. Las tres cepas evaluadas mostraron una clara tendencia hacia la optimalidad. No obstante, existe una disparidad en la rapidez con la cual fue adquirida la tendencia entre WKY y las dos cepas restantes en la primera condición: las ratas del grupo WKY adquirieron una preferencia estable tras aproximadamente 10 sesiones de entrenamiento, en tanto que los grupos SHR y WIS la adquirieron solamente hacia el final de la condición. Este resultado es interesante en tanto que parece ser similar a lo encontrado por Laude y colaboradores (2012) y Pattison y colaboradores (2013) con respecto a manipulaciones que afectan la rapidez con la cual la conducta subóptima es adquirida por palomas. En sus experimentos, manipular el nivel de privación y el enriquecimiento ambiental resulta en un retraso en la adquisición de la suboptimalidad. Así, de la misma manera en que ciertas variables retrasan temporalmente la adquisición de la conducta subóptima en las palomas, es posible que sensibilidad diferencial a esas u otras variables aún no identificadas retrase la adquisición de la conducta óptima en SHR y Wistar, o la adelante en WKY.

Aunque la inspección visual indica que los tres grupos finalizaron el entrenamiento y la reversión con una tendencia hacia la optimalidad, esta tendencia sólo resultó ser significativamente distinta de la indiferencia en la primera condición para las ratas del grupo WKY. En la reversión la diferencia fue significativa para los tres grupos. Si bien, esta diferencia encontrada en la primera condición entre el grupo WKY y los otros dos podría ser indicador de una disminuida tendencia hacia la optimalidad en SHR y WIS, o de una tendencia exacerbada en WKY, el análisis de los índices de discriminación de respuestas en palancas del grupo WKY muestra una pobre discriminación de las contingencias asociadas a cada estímulo de la alternativa con valor condicionado diferencial (de baja densidad), en la cual se esperaría encontrar una discriminación robusta.

Se podría argumentar que la tendencia incrementada en WKY encontrada en la primera condición podría explicarse dada la no-discriminación de los estímulos de la alternativa de baja densidad, debido a que en el pasado se ha reportado que, en palomas, al eliminar la función discriminativa de los estímulos de la alternativa de baja densidad, la preferencia suele revertirse hacia la alternativa “óptima” de alta densidad (Zentall & Stagner, 2011). Aunque podría objetarse que esto hace que cualquier similitud o diferencia encontrada no sea interpretable, la utilización de una segunda cepa de referencia, las ratas Wistar, probó ser un acierto en tanto que permite hacer una comparación con el grupo que ha sido realmente utilizado en preparaciones previas con el procedimiento de elección subóptima de probabilidades. Además, existían problemas previsibles derivados del hecho de que la cepa WKY tiene características conductuales propias distintas de las de ratas Wistar estándar (e.g., Paré & Redei, 1993), lo que añade una complicación adicional a la interpretación. Por este motivo, el análisis deberá enfocarse en la comparación entre las cepas SHR y WIS. Sin embargo, es posible que la evaluación de las tres

cepas en una condición sin estímulos discriminativos en la alternativa de baja densidad permita discernir si acaso la totalidad de las diferencias entre WKY y las otras dos cepas se debe a la ausencia de discriminación o si existe otra variable implicada.

La evaluación de los índices de discriminación fue realizada para las dos cepas restantes con el objetivo de garantizar que su tendencia a la optimalidad fuese atribuible a la discriminación de las contingencias asociadas a cada estímulo. Los resultados indican una clara discriminación para ambos grupos en la condición 1. Durante la reversión apareció un sesgo en la alternativa sin valor condicionado diferencial en las ratas SHR consistente en una mayor emisión de respuestas en la palanca que en la condición previa anunciaba la entrega de reforzamiento. Debido a la tendencia a la baja observada en este índice en la sesión 80, se tomó la decisión de correr 10 sesiones adicionales antes de pasar a la condición control. Como resultado, ambas cepas finalizaron con una robusta discriminación en la alternativa con valor condicionado diferencial; y una casi nula en la alternativa sin valor diferencial, tal como era esperado.

Con base en estos resultados es posible afirmar que, distinguiéndose del comportamiento de las palomas, las ratas de ambas cepas prefieren consistentemente una alternativa asociada con una mayor densidad global de reforzamiento, y que esta preferencia no se debe a la ausencia de discriminación de los estímulos de la alternativa de baja densidad, sino a alguna otra variable, como podría ser una mayor sensibilidad a la tasa global de reforzamiento o un efecto diferencial de inhibición condicionada. Además, la implementación de la condición control aporta evidencia que indica que los resultados encontrados no se deben tampoco a un efecto de aversión al riesgo, en tanto que las ratas pasaron a elegir la alternativa riesgosa con valor condicionado diferencial

cuando su probabilidad de reforzamiento aumentó y se tornó comparativamente en la opción óptima.

Debe resaltarse que la tendencia a la optimalidad encontrada en las tres cepas se presentó a pesar de que los estímulos mostrados durante la demora tenían una alta saliencia de incentivo. Saliencia de incentivo hace referencia a la capacidad que tienen ciertos estímulos para 1) generar respuestas de orientación, 2) incrementar la fuerza de respuestas instrumentales y 3) funcionar como reforzadores condicionados (Flagel, Akil, & Robinson, 2009). Chow y colaboradores (2017) argumentaron que las diferencias encontradas entre los estudios con palomas y los primeros estudios con ratas en elección subóptima se debían a una diferencia en la función que las luces en ese momento usadas como estímulos discriminativos en ambos casos, tenían para cada especie. Específicamente, plantearon que, mientras que en el caso de las palomas las luces tenían una alta saliencia de incentivo, como sugiere la tendencia de las palomas al *sign-tracking* al presentarse luces como estímulos condicionados (e.g., Silva, Silva, & Pear, 1992), ésta era más bien baja en el caso de las ratas, que, al recibir luces como estímulos condicionados, muestran una tendencia al *goal-tracking* (e.g., Beckmann & Chow, 2015). Sin embargo, los resultados de este y otros estudios (Alba et al., 2018; Martínez et al., 2017) sugieren que el uso de palancas, las cuales se presume que tienen una alta saliencia de incentivo para las ratas dada la tendencia que generan al *sign-tracking* (e.g. Chang, 2014), no tiene un efecto determinante sobre la conducta de elección subóptima.

Una posible explicación para la ausencia de diferencias detectables entre la cepa SHR y los dos grupos control podría residir en la existencia de distintas subpoblaciones dentro de la cepa SHR. Adriani y colaboradores (2003) descubrieron evidencia que sugiere la presencia de variabilidad en términos de impulsividad dentro de la cepa: encontraron al menos dos

subpoblaciones, sólo una de las cuáles mostró niveles de elección impulsiva elevados al compararla con la cepa WKY. Así, no es inverosímil pensar que, por azar, una gran proporción de las ratas SHR utilizadas en este experimento pertenezca a una subpoblación de SHR que, siendo evaluada en elección intertemporal, resultaría ser menos “impulsiva”. Se presume que sujetos provenientes de esta subpoblación tendrían una menor tendencia hacia la conducta subóptima. De este modo, una propuesta para la futura extensión del conocimiento podría ser evaluar inicialmente a un grupo de sujetos de la cepa SHR en un procedimiento de elección intertemporal con el objetivo de identificar a las dos subpoblaciones, y, posteriormente, evaluarlo también en el procedimiento de elección subóptima. Una aproximación diferente podría consistir en la inclusión de una mayor cantidad de sujetos con el objetivo de disminuir la probabilidad de un sesgo derivado de la composición de la muestra.

Si bien como grupo las cepas SHR y WIS fueron indistinguibles de la indiferencia en la primera condición, individualmente 6 de los 8 sujetos de cada grupo mostraron proporciones significativamente por debajo de ella, es decir, optimalidad, tanto en la primera condición como en la reversión. Este resultado es congruente con lo encontrado en un procedimiento distinto que pretende modelar la conducta de juego patológico: una adaptación para roedores de la *Iowa Gambling Task* (IGT). Al evaluar a ratas Wistar con esa metodología se ha encontrado una proporción similar de sujetos (25%) que escoge confiablemente la alternativa más desfavorable (Rivalan, Ahmed, & Dellu-Hagedorn, 2009). Es posible que los mismos sujetos que están más alejados de la optimalidad en la tarea de elección subóptima resulten ser también quienes escogen las alternativas más desfavorables en IGT. De ser así, podría hablarse de un mecanismo compartido subyacente en ambos resultados. En caso contrario, se abriría el camino para la búsqueda de más de una fuente de conducta subóptima.

En una línea similar, si acaso hay más de una variable relacionada con la conducta subóptima, existe la posibilidad de que las ratas SHR se distingan de la cepa Wistar en una característica que no es capturada por la tarea de elección subóptima propuesta por Zentall y Stagner (2011), pero que potencialmente sería capturada por una tarea distinta.

La evidencia que señala a la cepa SHR como más impulsiva que sus grupos control se ha enfocado en el componente de acción impulsiva del constructo de impulsividad. Sin embargo, los resultados con respecto al componente de elección impulsiva -el componente evaluado por la tarea de elección subóptima- son mucho menos claros (e.g. Adriani et al., 2003; Fox et al., 2008; Garcia & Kirkpatrick, 2013; Orduña & Mercado, 2017). De este modo, una comparación congruente podría darse entre la ejecución de las cepas usadas en este estudio en otra tarea que pueda evaluar la elección impulsiva, pero que permita capturar variables distintas de aquellas determinantes de la tarea de elección subóptima. Una propuesta para tal tarea podría ser, justamente, la *Iowa Gambling Task*, que además comparte con la tarea de elección subóptima la característica de tener una ejecución afectada por el enriquecimiento ambiental (Pattison et al., 2013; Zeeb, Wong, & Winstanley, 2013), lo que genera un prospecto prometedor acerca de la posible concordancia entre los resultados de ambas preparaciones. Así, evaluar a la cepa SHR en esta tarea podría probar ser enriquecedor para el debate sobre el origen de la tendencia a la suboptimalidad y sobre el uso de SHR como modelo de impulsividad.

Aunque la hipótesis que dirigió esta investigación no fue confirmada, los datos encontrados son ricos y dan pie a discusión. Las principales aportaciones de este estudio se encuentran (1) en la demostración de que la cepa SHR no es diferenciable de las cepas WKY y WIS mediante la tarea de elección subóptima, y que, al menos en el caso de las cepas SHR y WIS, la tendencia a la optimalidad no es atribuible a la no discriminación de los estímulos; (2) en

la aportación adicional de evidencia que indica que la saliencia de incentivo de los estímulos discriminativos no es una variable determinante para la conducta de elección subóptima; y, finalmente, (3) en la sugerencia de líneas de investigación futuras, como la utilización de la *Iowa Gambling Task* para capturar las posibles diferencias que se presume tiene la cepa SHR, la evaluación de las tres cepas usadas en este procedimiento en una preparación sin señalización diferencial de la entrega de reforzamiento en la alternativa de baja densidad, y el uso de una muestra mayor en el grupo SHR dada su variabilidad reportada.

Los resultados de esta y otras investigaciones indican que la discusión con respecto a la explicación detrás de la conducta subóptima está lejos de agotarse, y con seguridad en el futuro cercano surgirá nueva evidencia que permita enriquecer el debate.

Referencias

- Adriani, W., Caprioli, A., Granstrem, O., Carli, M., & Laviola, G. (2003). The spontaneously hypertensive-rat as an animal model of ADHD: evidence for impulsive and non-impulsive subpopulations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 27(7), 639–651. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2003.08.007>
- Alba, R., Rodríguez, W., Martínez, M., & Orduña, V. (2018). Rats' preferences in the suboptimal choice procedure: Evaluating the impact of reinforcement probability and conditioned inhibitors. *Behavioural Processes*, 157, 574–582. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.04.013>
- Beckmann, J. S., & Chow, J. J. (2015). Isolating the incentive salience of reward-associated stimuli: Value, choice, and persistence. *Learning and Memory*, 22(2), 116–127. <https://doi.org/10.1101/lm.037382.114>
- Belke, T. W., & Spetch, M. L. (1994). Choice between reliable and unreliable reinforcement alternatives revisited: Preference for unreliable reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 62(3), 353–366. <https://doi.org/10.1901/jeab.1994.62-353>
- Blanchard, T. C., Hayden, B. Y., & Bromberg-Martin, E. S. (2015). Orbitofrontal cortex uses distinct codes for different choice attributes in decisions motivated by curiosity. *Neuron*, 85(3), 602–614. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.050>
- Caraco, T. (1981). Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(3), 213–217. <https://doi.org/10.1007/BF00299833>
- Caraco, T. (1983). White-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*): foraging preferences in a risky environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12(1), 63–69. <https://doi.org/10.1007/BF00296934>
- Chang, S. E. (2014). Effects of orbitofrontal cortex lesions on autoshaped lever pressing and reversal learning. *Behavioural Brain Research*, 273, 52–56. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.07.029>
- Chow, J. J., Smith, A. P., Wilson, A. G., Zentall, T. R., & Beckmann, J. S. (2017). Suboptimal choice in rats: Incentive salience attribution promotes maladaptive decision-making. *Behavioural Brain Research*, 320, 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.12.013>
- Dunn, R., & Spetch, M. L. (1990). Choice with uncertain outcomes: conditioned reinforcement effects. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 53(2), 201–218. <https://doi.org/10.1901/jeab.1990.53-201>
- Eckerman, D. A. (1973). Uncertainty Reduction and Conditioned Reinforcement. *The Psychological Record*, 23(1), 39–47. <https://doi.org/10.1007/BF03394135>
- Eisenberger, R., Masterson, F. A., & Lowman, K. (1982). Effects of previous delay of reward, generalized effort, and deprivation on impulsiveness. *Learning and Motivation*, 13(3), 378–389. [https://doi.org/10.1016/0023-9690\(82\)90016-9](https://doi.org/10.1016/0023-9690(82)90016-9)
- Fantino, E., Dunn, R., & Meck, W. (1979). Percentage reinforcement and choice. *Journal of the*

- Experimental Analysis of Behavior*, 32(3), 335–340. <https://doi.org/10.1901/jeab.1979.32-335>
- Flagel, S. B., Akil, H., & Robinson, T. E. (2009). Individual differences in the attribution of incentive salience to reward-related cues: Implications for addiction. *Neuropharmacology*, 56(SUPPL. 1), 139–148. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2008.06.027>
- Fox, A. T., Hand, D. J., & Reilly, M. P. (2008). Impulsive choice in a rodent model of attention-deficit/hyperactivity disorder. *Behavioural Brain Research*, 187(1), 146–152. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.09.008>
- Garcia, A., & Kirkpatrick, K. (2013). Impulsive choice behavior in four strains of rats: Evaluation of possible models of Attention-Deficit/Hyperactivity Disorder. *Behavioural Brain Research*, 238(1), 10–22. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.10.017>
- Gipson, C. D., Alessandri, J. J. D., Miller, H. C., & Zentall, T. R. (2009). Preference for 50% reinforcement over 75% reinforcement by pigeons. *Learning & Behavior*, 37(4), 289–298. <https://doi.org/10.3758/LB.37.4.289>
- Hansson, S. (1996). Decision theory: a brief introduction. *Harvard Heart Letter : From Harvard Medical School*, 133(February), 47–54. <https://doi.org/10.1080/00313831.2013.798836>
- Herrnstein, R. J. (1961). Relative and absolute strength of response as a function of frequency of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 4(3), 267–272. <https://doi.org/10.1901/jeab.1961.4-267>
- Herrnstein, R. J., & Vaughn, W. J. (1980). *The Allocation of Individual Behavior. Limits to action.*
- Ibias, J., & Pellón, R. (2011). Schedule-induced polydipsia in the Spontaneously Hypertensive Rat and its relation to impulsive behaviour. *Behavioural Brain Research*, 223(1), 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.04.017>
- Kendall, S. B. (1974). Preference for intermittent reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 21(3), 1333219. <https://doi.org/10.1901/jeab.1974.21-463>
- Kendall, S. B. (1985). A further study of choice and percentage reinforcement. *Behavioural Processes*, 10(4), 399–413. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(85\)90040-3](https://doi.org/10.1016/0376-6357(85)90040-3)
- Kirkpatrick, K., Marshall, A. T., Smith, A. P., Koci, J., & Park, Y. (2014). Individual differences in impulsive and risky choice: Effects of environmental rearing conditions. *Behavioural Brain Research*, 269, 115–127. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.04.024>
- Laude, J. R., Beckmann, J. S., Daniels, C. W., & Zentall, T. R. (2014). Impulsivity affects suboptimal gambling-like choice by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 40(1), 2–11. <https://doi.org/10.1037/xan0000001>
- Laude, J. R., Pattison, K. F., & Zentall, T. R. (2012). Hungry pigeons make suboptimal choices, less hungry pigeons do not. *Psychonomic Bulletin and Review*, 19(5), 884–891. <https://doi.org/10.3758/s13423-012-0282-2>
- Laude, J. R., Stagner, J. P., & Zentall, T. R. (2014). Suboptimal choice by pigeons may result from the diminishing effect of nonreinforcement. *Journal of Experimental Psychology:*

Animal Learning and Cognition, 40(1), 12–21. <https://doi.org/10.1037/xan0000010>

Martínez, M., Alba, R., Rodríguez, W., & Orduña, V. (2017). Incentive salience attribution is not the sole determinant of suboptimal choice in rats: Conditioned inhibition matters. *Behavioural Processes*, 142, 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.06.012>

Mazur, J. E. (1991). Choice with probabilistic reinforcement: effects of delay and conditioned reinforcers. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 55(1), 63–77. <https://doi.org/10.1901/jeab.1991.55-63>

Mazur, James E. (1995). Conditioned reinforcement and choice with delayed and uncertain primary reinforcers. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 63(2), 133–139. <https://doi.org/10.1901/jeab.1995.63-139>

Mazur, James E. (1996). Choice with certain and uncertain reinforcers in an adjusting-delay procedure. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 66(1), 63–73. <https://doi.org/10.1901/jeab.1996.66-63>

Molet, M., Miller, H. C., Laude, J. R., Kirk, C., Manning, B., & Zentall, T. R. (2012). Decision making by humans in a behavioral task: Do humans, like pigeons, show suboptimal choice? *Learning & Behavior*, 40(4), 439–447. <https://doi.org/10.3758/s13420-012-0065-7>

Okamoto, K., & Aoki, K. (1963). Development of a strain of spontaneously hypertensive rats. *Japanese Circulation Journal*, 27(43), 282–293. Retrieved from <http://www.mendeley.com/research/geology-volcanic-history-eruptive-style-yakedake-volcano-group-central-japan/>

Orduña, V. (2015). Impulsivity and sensitivity to amount and delay of reinforcement in an animal model of ADHD. *Behavioural Brain Research*, 294, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.07.046>

Orduña, V., & Alba, R. (2019). Rats' optimal choice behavior in a gambling-like task. *Behavioural Processes*. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.02.002>

Orduña, V., & Mercado, E. (2017). Impulsivity in spontaneously hypertensive rats: Within-subjects comparison of sensitivity to delay and to amount of reinforcement. *Behavioural Brain Research*, 328, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.04.033>

Orduña, V., Valencia-Torres, L., & Bouzas, A. (2009). DRL performance of spontaneously hypertensive rats: Dissociation of timing and inhibition of responses. *Behavioural Brain Research*, 201(1), 158–165. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.02.016>

Paré, W. P., & Redei, E. (1993). Depressive behavior and stress ulcer in Wistar Kyoto rats. *Journal of Physiology-Paris*, 87(4), 229–238. [https://doi.org/10.1016/0928-4257\(93\)90010-Q](https://doi.org/10.1016/0928-4257(93)90010-Q)

Pattison, K. F., Laude, J. R., & Zentall, T. R. (2013). Environmental enrichment affects suboptimal, risky, gambling-like choice by pigeons. *Animal Cognition*, 16(3), 429–434. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0583-x>

Pyke, G. H., Pulliam, H., & Charnov, E. (1977). Optimal Foraging Theory: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2), 137–154. Retrieved from

<https://www.jstor.org/stable/2824020>

- Reynolds, B. (2006). A review of delay-discounting research with humans: Relations to drug use and gambling. *Behavioural Pharmacology*, *17*(8), 651–667. <https://doi.org/10.1097/FBP.0b013e3280115f99>
- Rivalan, M., Ahmed, S. H., & Dellu-Hagedorn, F. (2009). Risk-prone individuals prefer the wrong options on a rat version of the Iowa Gambling Task. *Biological Psychiatry*, *66*(8), 743–749. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2009.04.008>
- Roper, K. L., & Zentall, T. R. (1999). Observing Behavior in Pigeons: The Effect of Reinforcement Probability and Response Cost Using a Symmetrical Choice Procedure. *Learning and Motivation*, *30*(3), 201–220. <https://doi.org/10.1006/lmot.1999.1030>
- Sagvolden, T. (2000). Behavioral validation of the spontaneously hypertensive rat (SHR) as an animal model of attention-deficit/hyperactivity disorder (AD/HD). *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *24*(1), 31–39. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00058-5](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00058-5)
- Sagvolden, T., Johansen, E. B., Wøien, G., Walaas, S. I., Storm-Mathisen, J., Bergersen, L. H., ... Faraone, S. V. (2009). The spontaneously hypertensive rat model of ADHD – The importance of selecting the appropriate reference strain. *Neuropharmacology*, *57*(7–8), 619–626. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2009.08.004>
- Sagvolden, T., Metzger, M. A., Schiorbeck, H. K., Rugland, A.-L., Spinnangr, I., & Sagvolden, G. (1992). The spontaneously hypertensive rat (SHR) as an animal model of childhood hyperactivity (ADHD): changed reactivity to reinforcers and to psychomotor stimulants. *Behavioral and Neural Biology*, *58*(2), 103–112. [https://doi.org/10.1016/0163-1047\(92\)90315-U](https://doi.org/10.1016/0163-1047(92)90315-U)
- Silva, F. J., Silva, K. M., & Pear, J. J. (1992). Sign- versus goal-tracking: effects of conditioned-stimulus-to-unconditioned-stimulus distance. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *57*(1), 17–31. <https://doi.org/10.1901/jeab.1992.57-17>
- Sinervo, B. (1997). Optimal foraging theory: constrains and cognitive processes. <https://doi.org/10.1089/jpm.2017.0038>
- Smith, T. R., Beran, M. J., & Young, M. E. (2017). Gambling in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): The effect of cues signaling risky choice outcomes. *Learning & Behavior*, *45*(3), 288–299. <https://doi.org/10.3758/s13420-017-0270-5>
- Spetch, M. L., Belke, T. W., Barnet, R. C., Dunn, R., & Pierce, W. D. (1990). Suboptimal choice in a percentage-reinforcement procedure: effects of signal condition and terminal-link length. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *53*(2), 219–234. <https://doi.org/10.1901/jeab.1990.53-219>
- Spetch, M. L., Mondloch, M. V., Belke, T. W., & Dunn, R. (1994). Determinants of pigeons' choice between certain and probabilistic outcomes. *Animal Learning & Behavior*, *22*(3), 239–251. <https://doi.org/10.3758/BF03209832>
- Stagner, J. P., Laude, J. R., & Zentall, T. R. (2011). Sub-optimal choice in pigeons does not depend on avoidance of the stimulus associated with the absence of reinforcement. *Learning and Motivation*, *42*(4), 282–287. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2011.09.001>

- Stagner, J. P., Laude, J. R., & Zentall, T. R. (2012). Pigeons prefer discriminative stimuli independently of the overall probability of reinforcement and of the number of presentations of the conditioned reinforcer. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 38(4), 446–452. <https://doi.org/10.1037/a0030321>
- Stagner, J. P., & Zentall, T. R. (2010). Suboptimal choice behavior by pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review*, 17(3), 412–416. <https://doi.org/10.3758/PBR.17.3.412>
- Trujano, R. E., López, P., Rojas-Leguizamón, M., & Orduña, V. (2016). Optimal behavior by rats in a choice task is associated to a persistent conditioned inhibition effect. *Behavioural Processes*, 130, 65–70. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.07.005>
- Trujano, R. E., & Orduña, V. (2015). Rats are optimal in a choice task in which pigeons are not. *Behavioural Processes*, 119, 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.07.010>
- Tversky, A., & Kahneman, D. (1974). Judgment under Uncertainty: Heuristics and Biases. *Science*, 185(4157), 1124–1131. <https://doi.org/10.1126/science.185.4157.1124>
- Vasconcelos, M., Monteiro, T., & Kacelnik, A. (2015). Irrational choice and the value of information. *Scientific Reports*, 5(1), 13874. <https://doi.org/10.1038/srep13874>
- Wilton, R. N., & Clements, R. O. (1971). Observing responses and informative stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 15(2), 1333801. <https://doi.org/10.1901/jeab.1971.15-199>
- Zeeb, F. D., Wong, A. C., & Winstanley, C. A. (2013). Differential effects of environmental enrichment, social-housing, and isolation-rearing on a rat gambling task: Dissociations between impulsive action and risky decision-making. *Psychopharmacology*, 225(2), 381–395. <https://doi.org/10.1007/s00213-012-2822-x>
- Zentall, T. R., & Stagner, J. (2011). Maladaptive choice behaviour by pigeons: An animal analogue and possible mechanism for gambling (sub-optimal human decision-making behaviour). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1607>

Anexos

Prueba binomial

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
SHR1C1	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
SHR2C1	Grupo 1	31	.31	.50	.000
	Grupo 2	69	.69		
	Total	100	1.00		
SHR3C1	Grupo 1	41	.41	.50	.089
	Grupo 2	59	.59		
	Total	100	1.00		
SHR4C1	Grupo 1	25	.25	.50	.000
	Grupo 2	75	.75		
	Total	100	1.00		
SHR5C1	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
SHR6C1	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
SHR7C1	Grupo 1	82	.82	.50	.000
	Grupo 2	18	.18		
	Total	100	1.00		
SHR8C1	Grupo 1	10	.10	.50	.000
	Grupo 2	90	.90		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo SHR en condición 1.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
SHR1REV	Grupo 1	55	.55	.50	.368
	Grupo 2	45	.45		
	Total	100	1.00		
SHR2REV	Grupo 1	30	.30	.50	.000
	Grupo 2	70	.70		
	Total	100	1.00		
SHR3REV	Grupo 1	28	.28	.50	.000
	Grupo 2	72	.72		
	Total	100	1.00		
SHR4REV	Grupo 1	20	.20	.50	.000
	Grupo 2	80	.80		
	Total	100	1.00		
SHR5REV	Grupo 1	32	.32	.50	.000
	Grupo 2	68	.68		
	Total	100	1.00		
SHR6REV	Grupo 1	16	.16	.50	.000
	Grupo 2	84	.84		
	Total	100	1.00		
SHR7REV	Grupo 1	49	.49	.50	.920
	Grupo 2	51	.51		
	Total	100	1.00		
SHR8REV	Grupo 1	11	.11	.50	.000
	Grupo 2	89	.89		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo SHR en reversión.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
SHR1C2	Grupo 1	61	.87	.50	.000
	Grupo 2	9	.13		
	Total	70	1.00		
SHR2C2	Grupo 1	74	.77	.50	.000
	Grupo 2	22	.23		
	Total	96	1.00		
SHR3C2	Grupo 1	80	.80	.50	.000
	Grupo 2	20	.20		
	Total	100	1.00		
SHR4C2	Grupo 1	62	.62	.50	.021
	Grupo 2	38	.38		
	Total	100	1.00		
SHR5C2	Grupo 1	47	.51	.50	1.000
	Grupo 2	46	.49		
	Total	93	1.00		
SHR6C2	Grupo 1	39	.41	.50	.082
	Grupo 2	57	.59		
	Total	96	1.00		
SHR7C2	Grupo 1	79	.81	.50	.000
	Grupo 2	18	.19		
	Total	97	1.00		
SHR8C2	Grupo 1	54	.54	.50	.484
	Grupo 2	46	.46		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo SHR en condición control.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
WKY1C1	Grupo 1	40	.40	.50	.057
	Grupo 2	60	.60		
	Total	100	1.00		
WKY2C1	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
WKY3C1	Grupo 1	23	.23	.50	.000
	Grupo 2	77	.77		
	Total	100	1.00		
WKY4C1	Grupo 1	43	.43	.50	.193
	Grupo 2	57	.57		
	Total	100	1.00		
WKY5C1	Grupo 1	22	.22	.50	.000
	Grupo 2	78	.78		
	Total	100	1.00		
WKY6C1	Grupo 1	22	.22	.50	.000
	Grupo 2	78	.78		
	Total	100	1.00		
WKY7C1	Grupo 1	21	.21	.50	.000
	Grupo 2	79	.79		
	Total	100	1.00		
WKY8C1	Grupo 1	1	.01	.50	.000
	Grupo 2	99	.99		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo WKY en condición 1.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
WKY1REV	Grupo 1	13	.13	.50	.000
	Grupo 2	87	.87		
	Total	100	1.00		
WKY2REV	Grupo 1	22	.22	.50	.000
	Grupo 2	78	.78		
	Total	100	1.00		
WKY3REV	Grupo 1	18	.18	.50	.000
	Grupo 2	82	.82		
	Total	100	1.00		
WKY4REV	Grupo 1	31	.31	.50	.000
	Grupo 2	69	.69		
	Total	100	1.00		
WKY5REV	Grupo 1	18	.18	.50	.000
	Grupo 2	82	.82		
	Total	100	1.00		
WKY6REV	Grupo 1	9	.09	.50	.000
	Grupo 2	91	.91		
	Total	100	1.00		
WKY7REV	Grupo 1	15	.15	.50	.000
	Grupo 2	85	.85		
	Total	100	1.00		
WKY8REV	Grupo 1	11	.11	.50	.000
	Grupo 2	89	.89		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo WKY en reversión.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
WKY1C2	Grupo 1	87	.87	.50	.000
	Grupo 2	13	.13		
	Total	100	1.00		
WKY2C2	Grupo 1	74	.74	.50	.000
	Grupo 2	26	.26		
	Total	100	1.00		
WKY3C2	Grupo 1	88	.88	.50	.000
	Grupo 2	12	.12		
	Total	100	1.00		
WKY4C2	Grupo 1	71	.71	.50	.000
	Grupo 2	29	.29		
	Total	100	1.00		
WKY5C2	Grupo 1	42	.42	.50	.133
	Grupo 2	58	.58		
	Total	100	1.00		
WKY6C2	Grupo 1	56	.56	.50	.271
	Grupo 2	44	.44		
	Total	100	1.00		
WKY8C2	Grupo 1	58	.58	.50	.133
	Grupo 2	42	.42		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo WKY en condición control.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
WIS1C1	Grupo 1	20	.20	.50	.000
	Grupo 2	80	.80		
	Total	100	1.00		
WIS2C1	Grupo 1	68	.68	.50	.000
	Grupo 2	32	.32		
	Total	100	1.00		
WIS3C1	Grupo 1	59	.59	.50	.089
	Grupo 2	41	.41		
	Total	100	1.00		
WIS4C1	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
WIS5C1	Grupo 1	22	.22	.50	.000
	Grupo 2	78	.78		
	Total	100	1.00		
WIS6C1	Grupo 1	25	.25	.50	.000
	Grupo 2	75	.75		
	Total	100	1.00		
WIS7C1	Grupo 1	33	.33	.50	.001
	Grupo 2	67	.67		
	Total	100	1.00		
WIS8C1	Grupo 1	18	.18	.50	.000
	Grupo 2	82	.82		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo WIS en condición 1.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)	
WIS1REV	Grupo 1	12	.12	.50	.000
	Grupo 2	88	.88		
	Total	100	1.00		
WIS2REV	Grupo 1	61	.61	.50	.035
	Grupo 2	39	.39		
	Total	100	1.00		
WIS3REV	Grupo 1	32	.32	.50	.000
	Grupo 2	68	.68		
	Total	100	1.00		
WIS4REV	Grupo 1	52	.52	.50	.764
	Grupo 2	48	.48		
	Total	100	1.00		
WIS5REV	Grupo 1	23	.23	.50	.000
	Grupo 2	77	.77		
	Total	100	1.00		
WIS6REV	Grupo 1	36	.36	.50	.007
	Grupo 2	64	.64		
	Total	100	1.00		
WIS7REV	Grupo 1	31	.31	.50	.000
	Grupo 2	69	.69		
	Total	100	1.00		
WIS8REV	Grupo 1	26	.26	.50	.000
	Grupo 2	74	.74		
	Total	100	1.00		

Resultados de pruebas binomiales del grupo WIS en reversión.

	N	Proporción observada	Prop. de prueba	Sig. exacta (bilateral)
WIS1C2	Grupo 1	50	.50	1
	Grupo 2	50	.50	
	Total	100	1.00	
WIS2C2	Grupo 1	94	.94	.000
	Grupo 2	6	.06	
	Total	100	1.00	
WIS3C2	Grupo 1	77	.77	.000
	Grupo 2	23	.23	
	Total	100	1.00	
WIS4C2	Grupo 1	85	.85	.000
	Grupo 2	15	.15	
	Total	100	1.00	
WIS5C2	Grupo 1	83	.83	.000
	Grupo 2	17	.17	
	Total	100	1.00	
WIS6C2	Grupo 1	48	.48	.764
	Grupo 2	52	.52	
	Total	100	1.00	
WIS7C2	Grupo 1	74	.74	.000
	Grupo 2	26	.26	
	Total	100	1.00	
WIS8C2	Grupo 1	73	.73	.000
	Grupo 2	27	.27	
	Total	100	1.00	

Resultados de pruebas binomiales del grupo WIS en condición control.