

EVALUANDO MEMORIA DE TRABAJO Y DE REFERENCIA EN HÁMSTERES DORADOS (*MESOCRICETUS AURATUS*): UNA TAREA DE MEMORIA ESPACIAL

*ASSESSING WORKING AND REFERENCE MEMORY IN GOLDEN HAMSTERS (*MESOCRICETUS AURATUS*): A SPATIAL-MEMORY TASK*

FELIPE CABRERA¹

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO

RESUMEN

La memoria de referencia y de trabajo en la conducta de búsqueda de alimento son mecanismos supuestamente básicos que permiten ahorrar energía al organismo al encontrar el alimento. La memoria de referencia permite que el animal identifique las invariantes existentes en el arreglo ambiental que indican lugares de abundancia o de escasez de recursos, y la memoria de trabajo permite identificar las fuentes de alimento que el animal mismo ha agotado al ir recorriendo las diferentes localidades. En este experimento, cuatro hámsteres dorados buscaron alimento en un espacio cerrado que proveyó de alimento continuamente en algunos lugares, pero manteniendo un lugar constante sin alimento. Los resultados mostraron que los sujetos tendieron a omitir el lugar sin alimento sistemáticamente, incrementando tal

1. Este estudio recibió financiamiento por parte del proyecto PROMEP UDG-PTC-316. Agradezco a François Tonneau por los valiosos consejos para la realización del experimento y a tres revisores anónimos por sus valiosas sugerencias para la versión final del documento. Dirigir correspondencia a: Universidad de Guadalajara, Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento, Francisco de Quevedo 180. Col. Arcos Vallarta, Guadalajara Jalisco México, CP 44130 o al correo electrónico: fcabrera@cencar.udg.mx.

omisión a lo largo de las sesiones, además de que tendieron a no regresar a lugares previamente visitados en un mismo ensayo.

Palabras clave: *memoria de referencia, memoria de trabajo, memoria espacial, espacio cerrado, hámster.*

ABSTRACT

Reference and working memory in foragers are supposedly a foremost processes mechanism to gain energy while searching for food. These processes allows the animal to identify invariable arrangements in the environment indicating rich and lean places containing food, and those places that the organism itself has depleted. In this experiment, four hamsters hoarded for food in an enclosure that continually provided food in some places, but never offered food in one particular location of the enclosure. Hamsters should identify the non-baited place in order leave it out and avoid the previously visited patches where the food was depleted. Results showed that subjects omitted select the non-baited location, increasing systematically this trend throughout the sessions.

Keywords: *reference memory, working memory, spatial memory, enclosure, hamster*

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

Procedimientos en la investigación de orientación espacial

El creciente interés en estudiar la orientación espacial ha llevado a la creación y adaptación de diversos aparatos que permiten estudiar tal o cual as-

pecto del fenómeno (véase Papini, Hermitte, Mustaca & Hout, 1989). Aunque muchas de las observaciones concernientes a la conducta espacial se han realizado en escenarios naturales, en referencia a la migración de aves (Able, 1995; Helms & Drury, 1960), peces y otras especies (Gallistel, 1990), en el ámbito de la psicología experimental algunos procedimientos predominan. Uno de ellos es el laberinto radial; dicha situación experimental consta de una plataforma central, de la cual se proyectan n brazos. El procedimiento típico involucra ocho brazos, y al final de cada uno se puede colocar de manera oculta una pieza de alimento. En cada ensayo el organismo es colocado en la plataforma central; para elegir los diferentes brazos el sujeto debe pasar por esta plataforma. Este procedimiento fue diseñado para evaluar la memoria de lugares previamente visitados (Olton & Samuelson, 1976); por esta razón la variable dependiente principal es el número de brazos nuevos visitados en las primeras ocho visitas. La ejecución de los organismos en esta situación está vinculada con la estrategia de cambiar-ganar (en inglés *win-shift*). Dember & Fowler (1958) describen que cuando más de dos opciones están disponibles, la alternación consiste en no elegir repetidamente las diferentes opciones en ensayos sucesivos. Numerosos estudios han utilizado variaciones de este procedimiento, con diferentes brazos disponibles, desde tres (Olton, Handelmann & Walker, 1979 citado en Olton, 1979) hasta 17 (Olton, Collison y Werz, 1977; Wilkie & Slobin, 1983), con variaciones en el tamaño del laberinto (Cole & Chappell-Stephenson, 2003; Lipp et al., 2001) y en el área de la plataforma central (Yoerg & Kamil, 1982). Se han utilizado diferentes especies como peces (Roitblat, Tham & Golub, 1982, citado en Braithwaite, 1998), gerbos (Wilkie & Slobin, 1983), hámsteres (Jones, McGhee & Wilkie, 1990) y aves (Lipp et al., 2001).

Otra situación experimental en los estudios de orientación y memoria espacial es la de los espacios cerrados. Una característica de estas situaciones es que el desplazamiento de los organismos no está restringido por paredes estrechas, como ocurre en el caso de los laberintos. Precisamente por tener espacios más amplios para la locomoción, se ha utilizado para el estudio e identificación de patrones de exploración en roedores (Cabrera, 2008; Poucet, Chapuis, Durup & Thinus-Blanc, 1986; Renner & Rosenzweig, 1986; Renner & Seltzer, 1991). Además, por su amplitud permite mayor variación de procedimientos, por ejemplo con una sola meta (Biegler & Morris, 1996a y b; Tommasi & Vallortigara, 2000), un gran número de ellas (Brown, DiGello, Milewski, Wilson & Kozak, 2000; Cabrera, 2008; Mellgren, 1982) o con variaciones en la posición de las señales ambientales (Biegler & Morris, 1996a; b; Greene & Cook, 1997). Con estos procedimientos también se ha evaluado el aprendizaje espacial en diversas especies, tales como aves (Spetch & Edwards, 1986), peces (Braithwaite, 1998; Pear, Silva & Kincaid, 1989), ratas

(Biegler & Morris, 1996a) y hámsteres (Poucet et al., 1986; Thinus-Blanc et al., 1987).

Memoria espacial

Con los procedimientos antes descritos, entre otros fenómenos, se ha estudiado lo que se conoce como "memoria espacial", aludiendo a la identificación de ciertos lugares que han sido relevantes para el animal en el pasado (regresar al nido, encontrar y recuperar alimento, etc.), a partir de señales ambientales. Aunque el área de la memoria espacial está vinculada directamente con términos como "mapa cognoscitivo", una descripción conductual alude al control del estímulo identificable en ciertos lugares particulares, el cual disminuye en función de la demora en forma exponencial negativa (para descripciones conductuales acerca de la memoria véase Branch, 1977; McCarthy & White, 1987; Wixted, 1989).

En los procedimientos típicos en los que se usa el laberinto radial y se estudia la memoria espacial (Olton & Samuelson, 1976), una característica a resaltar es que el criterio para una respuesta correcta es que el organismo no elija los lugares previamente visitados. Se dice entonces que el sujeto recuerda qué lugares ya ha visitado, por lo que tenderá a dirigirse sólo a aquellos que quedan sin visitar (Olton & Samuelson, 1976). Esta estrategia de respuesta también es conocida como *cambiar-ganar* (Olton, 1982; Stephens & Krebs, 1986) y representa una extensión de la alternación espontánea (véase Dember & Richman, 1989). Según esta estrategia, los sujetos tenderán a dirigirse siempre a los lugares que quedan sin visitar, en donde es más probable encontrar alimento. Los resultados en diversos experimentos han mostrado esta tendencia a elegir estaciones no visitadas anteriormente. Estos autores arguyen que el organismo mantiene en la memoria de trabajo información relevante para no regresar a los lugares visitados.

El presente experimento tuvo como finalidad evaluar en una misma situación experimental la memoria de referencia y la memoria de trabajo. Siguiendo la descripción de Honig (1991), las propiedades fijas de la estructura ambiental serán determinantes para la memoria de referencia, dado que estas propiedades ambientales controlan la conducta consistentemente a través de los ensayos. Por otro lado, los aspectos transitorios y cambiantes en el ambiente son los relevantes para la memoria de trabajo, dado que estos aspectos controlan la conducta momento a momento dentro del ensayo, y pierden efecto al término de cada ensayo. En este experimento se evaluó si los sujetos efectivamente aprenden a omitir elegir una estación que no ha proveído alimento durante la fase experimental (memoria de referencia), mientras que tienden a visitar sólo una vez durante el ensayo las estaciones que sí proveen alimento (memoria de trabajo).

Aunque ya existen procedimientos experimentales que han evaluado la memoria de referencia y la memoria de trabajo en laberintos radiales (Roberts & Roberts, 2002; Suzuki, Augerinos & Black, 1980), existe evidencia divergente al utilizar hámsteres como sujetos experimentales en tareas de memoria espacial (Cabrera & Maldonado, 2006; Sinclair & Bender, 1978). Por otro lado, en los estudios que se utilizan laberintos radiales la elección de un brazo puede estar determinada, al menos parcialmente, por la ubicación del brazo del cual el animal está saliendo; esto es, hay una escasa probabilidad elegir el brazo del cual se está saliendo y una muy alta probabilidad de elegir uno de los brazos adyacentes (véase Yoerg & Kamil, 1982), por lo que calcular la probabilidad de elegir un determinado brazo no será completamente homogénea (Bond, Cook & Lamb, 1981). Por estos motivos, en el presente estudio el experimentador reintrodujo al sujeto a la caja de inicio después de cada elección (véase más abajo), por lo que todas las opciones se encontraron con una probabilidad más homogénea de ser elegidas. Finalmente, utilizar un espacio cerrado sin brazos permite a los sujetos desplazarse en cualquier dirección en su trayecto a las estaciones.

MÉTODO

Sujetos

Se emplearon cuatro hámsteres dorados (*mesocricetus auratus*) de nueve meses de edad al inicio del experimento. Los sujetos fueron alojados individualmente en cajas de acrílico de 25 x 25 x 20 cm, con libre acceso al agua y acceso limitado al alimento durante 18 horas. El experimentador extrajo el alimento que los hámsteres almacenaban en su nido seis horas antes de iniciar las sesiones experimentales. Los sujetos ya habían participado en una tarea experimental de discriminación espacial.

Aparatos

El espacio cerrado consistió de cuatro paredes de madera forradas de aluminio y piso de acero galvanizado, cubierto con pintura gris mate. El área total de la plataforma fue de 110 x 110 cm con paredes de 42 cm de altura (véase Figura 1). En la plataforma se trazó una cuadrícula de 81 cuadrantes (nueve cuadrantes por lado) con marcador indeleble. Cada cuadrante se numeró del 1 al 9 por cada eje ("X" y "Y") para poder registrar la posición. Cuatro cortinas negras fueron colocadas al perímetro del aparato sostenidas desde una estructura metálica tubular de 167 cm de altura, construida alrededor de la caja experimental. En el lado sur, la cortina se mantuvo parcialmente abierta para que el experimentador pudiera observar y manipular a los sujetos. Esta característica pudo fungir como señal para los sujetos. La parte superior de esta

estructura metálica fue cubierta por tablas de madera pintadas de negro y se colocó una luz blanca de 10 watts y una bocina que producía ruido blanco.

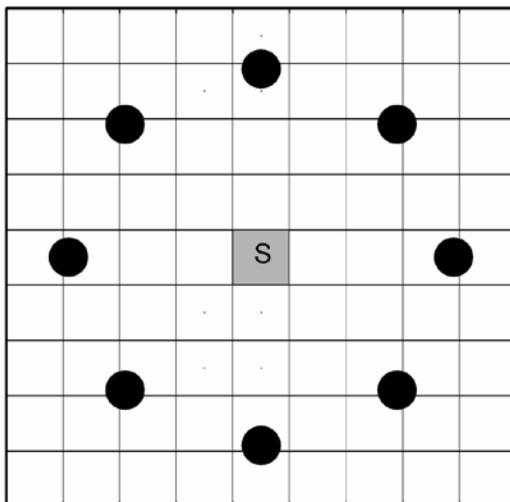


Figura 1. Ubicación de las estaciones (círculos negros) y de la caja de inicio (cuadro gris) en la plataforma experimental. Véanse detalles en texto principal.

Ocho cilindros metálicos de 11 cm de diámetro y 13 cm de altura fueron colocados sobre la superficie, formando un círculo de 74 cm de diámetro con una separación entre cada cilindro de 20 cm (ver Figura 1). Los cilindros contenían 5 cm de cemento endurecido, por lo que el alimento (una pieza de arroz inflado) se encontró a 8 cm de profundidad respecto del borde superior del cilindro. Los sujetos tenían que subir al cilindro e introducirse completamente al interior del mismo para obtener la pieza de alimento. En el centro del círculo se colocó la caja de inicio que consistió en un cubo construido de acrílico transparente y que medía 14 x 14 x 14 cm. En el lado superior del cubo se encontraba una puerta deslizante que el experimentador abría para que los sujetos salieran a la plataforma. La distancia entre el centro de la caja de inicio y el borde de los cilindros fue de 37 cm.

Procedimiento

El experimentador colocó al hámster dentro de la caja de inicio (ubicada en el centro de la circunferencia formada por las estaciones) al empezar cada ensayo. El sujeto salía de la caja de inicio y podía desplazarse por la plata-

forma en cualquier dirección; eventualmente el sujeto trepaba a una estación y se introducía para obtener la pieza de alimento. Una vez que el sujeto elegía una estación, el experimentador tomaba el cilindro con el hámster en el interior y lo regresaba a la caja de inicio; después de colocar al cilindro en su lugar, el experimentador abría la puerta de la caja de salida para permitir salir nuevamente al sujeto. Esta operación se repitió hasta ocho veces (ocho elecciones). En la línea base (15 sesiones) todas las estaciones contuvieron alimento. En la fase experimental, de entre las ocho estaciones disponibles en la plataforma se asignó una estación a cada sujeto (estación blanco) que en ningún momento del experimento tuvo alimento. Esta estación blanco permaneció en el mismo lugar para cada sujeto a través de los ensayos, designándose diferentes ubicaciones para cada sujeto; al Sujeto HF1 se asignó la estación ubicada al norte de la plataforma, al Sujeto HF2 se asignó la estación del este, al Sujeto HF3 se asignó la estación sur y al Sujeto HF4 se asignó la estación oeste. Se realizaron quince sesiones en días consecutivos, una sesión al día. En cada sesión se corrieron tres ensayos y cada ensayo constó de ocho elecciones. Si el sujeto no realizaba una elección en tres minutos, se terminaba el ensayo. Al término de cada ensayo, la superficie de la caja se limpió con una franela húmeda. Los sujetos fueron expuestos de manera alternada a la situación experimental. Las sesiones experimentales no pudieron ser videograbadas por un problema técnico.

Análisis de datos

La probabilidad de hacer una elección correcta fue calculada a partir de la sumatoria de elecciones correctas dividida entre el total de elecciones realizadas. Para calcular la proporción de omisiones, se sumaron las veces en las que los sujetos no eligieron (omitieron) la estación blanco en las primeras siete elecciones, dividido entre el total de omisiones a las estaciones disponibles.

Resultados

La figura 2 muestra la probabilidad de elegir una estación correcta en función del número de elección (promedio de grupo). Durante las cuatro primeras elecciones los hámsteres no cometieron errores (i.e. siempre eligieron una estación diferente), con un ligero número de errores durante las elecciones 5 y 6 ($p=.95$). Fue hasta las elecciones 7 y 8 que cometieron la mayoría de los errores ($p= .72$ y $.51$) de elegir una estación correcta, muy superior a lo esperado por el azar ($p=.25$ y $.125$, respectivamente), según indica la línea punteada.

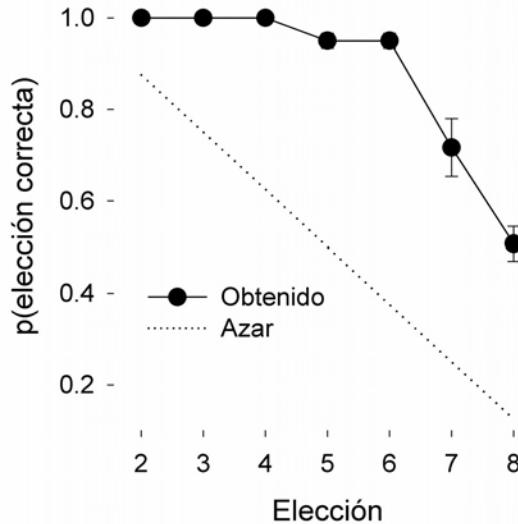


Figura 2. Probabilidad de elegir una estación correcta en función del número de elección. La línea con círculos negros representa el promedio la probabilidad obtenida de los cuatro hámsteres. La línea punteada representa la probabilidad al azar. Las barras muestran el error estándar de la media.

Con el fin de detectar si los sujetos visitaron las estaciones siguiendo alguna secuencia determinada, se calculó la proporción de elecciones de cada estación según la posición que guardaba respecto de la última estación visitada. Si el sujeto elegía una estación adyacente (sea la derecha o a la izquierda), su distancia respecto a la última estación visitada fue de $+ - 1$ (el '+' indicando la estación derecha y el '-' indicando la estación izquierda); si se elegía una estación separada por la estación adyacente su distancia era de $+ - 2$, la siguiente de $+ - 3$, y finalmente, la estación ubicada en la posición opuesta su distancia fue de $+ - 4$. Estos resultados se representan para cada sujeto (diferentes símbolos) en la figura 3. Se muestra que ninguna elección ocurrió en la estación previamente visitada (Distancia 0), teniendo la mayor proporción de elecciones la estación contigua a la previamente elegida ($+ - 1$, excepto el sujeto HF4), con una tendencia a disminuir según incrementaba la distancia, siendo muy pocas veces elegida la estación ubicada en la dirección opuesta (posición $+ - 4$). Sólo el sujeto HF4 tuvo una mayor proporción de elecciones a la estación ubicada a una distancia de $+ - 2$.

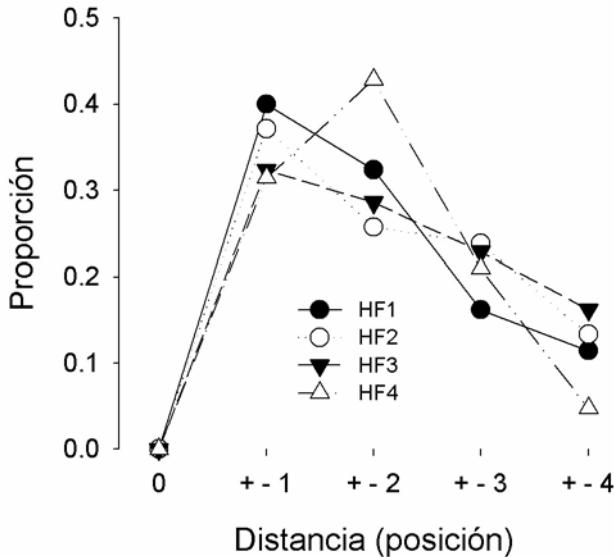


Figura 3. Proporción de elecciones en función de la posición a la estación previamente elegida. 0 = estación previamente elegida; + -1 = estaciones adyacentes; + -2 = estaciones separadas por una estación; + -3 = estaciones separadas por dos estaciones; y + -4 = estación opuesta. Los datos son el promedio de las últimas cinco sesiones.

La figura 4 muestra, para los cuatro sujetos, la proporción de omisiones (estaciones no elegidas en las primeras siete elecciones) en cada una de las estaciones disponibles en la caja experimental (los datos representados en esta figura corresponden a los últimos cinco días de la fase experimental). La estación blanco para cada hámster está señalada por una flecha debajo de la etiqueta correspondiente en la abscisa de cada panel. En los cuatro hámsteres se observa que la proporción de omisiones es mayor en las estaciones blanco que en aquellas estaciones que sí contenían alimento. Además, todos los sujetos muestran un incremento en la proporción de omisiones, ya sea en uno (sujetos HF2 y HF3) o en los dos (sujetos HF1 y HF4) extremos de la abscisa, correspondiente a las estaciones ubicadas a mayor distancia de la estación blanco.

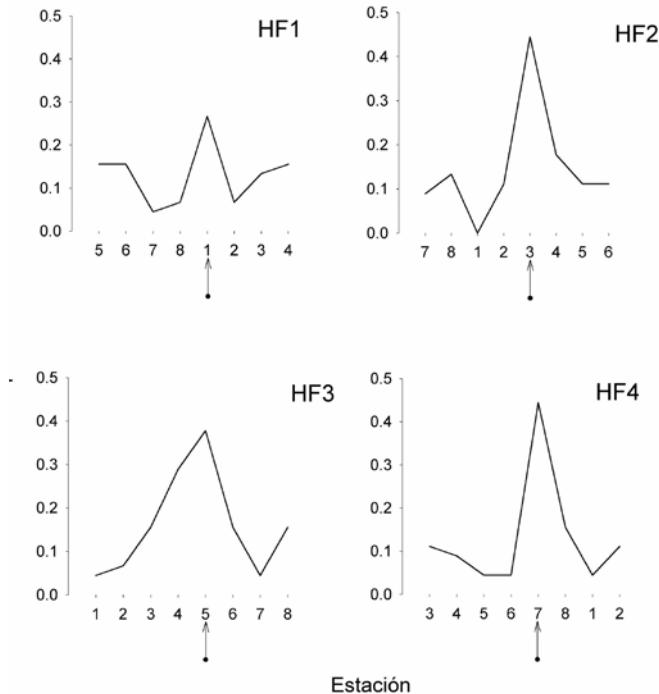


Figura 4. Proporción de omisiones de elección a cada estación. Nótese que el eje de las X tiene diferente orden, colocándose al centro de la estación blanco (señalada por la flecha).

Con el objetivo de detectar la adquisición de la omisión a la estación blanco, los datos se agruparon en bloques de cinco sesiones (sesiones 1 a 5, 6 a 10 y 11 a 15). La proporción promedio de omisiones en cada grupo de sesiones se representó en la figura 5 (datos de grupo) en función de la distancia a la estación blanco. Las últimas cinco sesiones de la línea base se representan por la línea punteada, mostrando una distribución variable en la proporción de omisiones en todas las estaciones y no muestra una tendencia a omitir más la estación blanco. Durante las primeras cinco sesiones (línea entrecortada), el número de omisiones a la estación blanco incrementó ligeramente respecto de las demás estaciones. En las sesiones 6 a 10 (línea cortada con puntos) el perfil se hace más agudo en la estación blanco, hasta alcanzar el máximo de omisiones en la estación blanco en las sesiones 11 a 15 (línea continua).

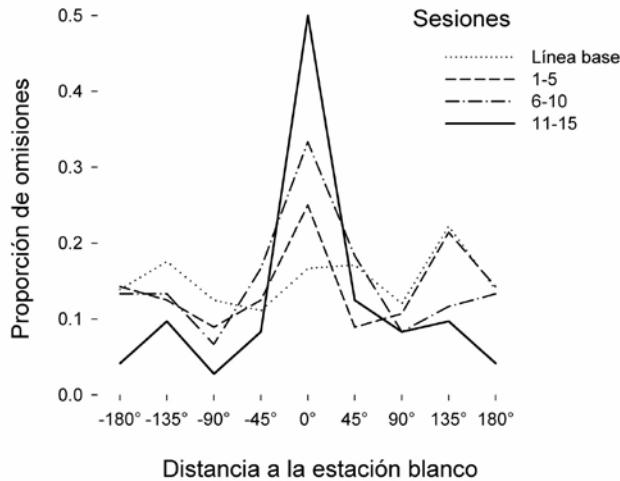


Figura 5. Proporción promedio de omisiones en función de la distancia (en grados) a la estación sin alimento: 0° = estación blanco; números positivos = estaciones siguiendo la dirección de las manecillas del reloj, números negativos = estaciones en orden opuesto a las manecillas del reloj. Las diferentes líneas indican conjuntos de cinco sesiones. Véanse detalles en texto principal.

DISCUSIÓN

A través de las sesiones, los hámsteres aprendieron tanto a no elegir a las estaciones previamente visitadas como a omitir elegir la estación blanco. Este resultado es consistente con la distinción que Honig (1991) señala entre la *memoria de referencia* y la *memoria de trabajo*, según la cual el primer tipo de memoria corresponde a aquellos aspectos del ambiente que son permanentes a través de los ensayos y que el sujeto tiene que recordar para ejecutar correctamente su tarea. El segundo tipo de memoria corresponde a los aspectos cambiantes en cada ensayo (véase Dallal & Meck, 1990; Suzuki et al., 1980), y que el sujeto debe recordar para minimizar errores en cada ensayo. Los resultados de este experimento complementan los hallazgos de experimentos anteriores (Etienne, Sitbon, Dahn-Hurni & Maurer, 1994; Jones et al., 1990) en los que se observa una gran eficiencia de la memoria de trabajo en hámsteres. Además, aunque en este experimento no se implementó una señal proximal más saliente que identificara la estación sin alimento (Reed & Adams, 1996), la sola ubicación respecto a señales distales (ex-

ternas al laberinto) fue suficiente para que los sujetos omitieran elegirla. En este experimento, la señal que permaneció constante respecto a la estación blanco fue la cortina semiabierta en la parte sur de la caja, en donde se ubicó el experimentador. Aparentemente, la persistencia de esta señal a través de los ensayos permitió la formación de la memoria de referencia y pudo haber facilitado la memoria de trabajo (Honig, 1991).

Otros estudios en los que se contrastó la memoria de trabajo y la memoria de referencia (Roberts, 1988; Roberts & van Veldhuizen, 1985; Spetch & Edwards, 1986) han mostrado que los sujetos omiten entrar a lugares que no contienen alimento (Roberts & Ilersich, 1989) o incluso visitan en orden, primero los lugares con más alimento y después los de menor cantidad de alimento (Hulse & O'Leary, 1982; Roberts, 1992). Dichos resultados y los descritos en este experimento son consistentes con las predicciones de los modelos sobre búsqueda óptima de alimento (Stephens & Krebs, 1986), en los que se asume que los organismos *conocen* los rasgos constantes del ambiente en el cual buscan el alimento (véase también Tinbergen, 1932/1975, 1935/1975; Tinbergen & Kruyt, 1938/1975). Esta asunción de los modelos de búsqueda óptima de alimento respecto a que los organismos "*conocen* los rasgos del ambiente" podemos entenderla, desde una perspectiva ecológica (Gibson, 1986), como la percepción de ciertas invariantes o persistencias en el arreglo ambiental que el organismo identifica como relevantes para optimizar la obtención de su alimento. Las invariantes del arreglo ambiental serían, además de la estructura del encierro, la ubicación de la estación blanco relativa a las señales ambientales distales, y el continuo agotamiento del alimento en las estaciones previamente visitadas. Es precisamente la percepción de dicho patrón del arreglo ambiental a lo que en este estudio se denomina como "memoria de referencia" y "memoria de trabajo" (véase Gibson, 1986; Wilcox & Katz, 1981).

Por otro lado, con el procedimiento utilizado se pudo identificar un patrón de elección similar al encontrado en estudios de laberinto radial, en donde hay una alta tendencia a elegir los brazos contiguos, declinando esta tendencia según los brazos se alejan de aquél más recientemente elegido (Timberlake & White, 1990; Yoerg & Kamil, 1982). En los estudios en los que es el animal mismo que regresa a la plataforma central para realizar su siguiente elección, ya sea en laberinto radial o en espacios cerrados (Cole & Chapell-Stephenson, 2003), esta tendencia ha complicado el análisis de la memoria espacial, dado que existe la posibilidad de que los animales, en lugar de recordar los lugares previamente visitados, utilicen algún patrón de locomoción (i.e. visitar siempre el brazo contiguo) que resulte en una alta tendencia de elegir lugares no visitados. En cambio, en este experimento, al reingresar al sujeto a la caja de inicio después de cada elección, este patrón de locomoción fue menos probable que tuviera un efecto. Sin embargo, en tres de los

cuatro sujetos existió una mayor tendencia a visitar las estaciones contiguas, disminuyendo esta tendencia conforme mayor distancia había respecto a la estación más recientemente elegida. Este hallazgo puede ayudar a simplificar el modelo propuesto por Bond et al. (1981; véase también Kolata, en prensa), en el que se debe estimar un subconjunto de lugares a elegir por el animal, dado que el patrón de locomoción altera la probabilidad de que se elija un determinado brazo.

REFERENCIAS

- Able, K. P. (1995). Orientation and navigation: A perspective on fifty years of research. *The Condor*, 97, 592-604.
- Biegler, R. & Morris, G. M. (1996a). Landmark stability: Studies exploring whether the perceived stability of the environment influences spatial representation. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 187-193.
- Biegler, R. & Morris, G. M. (1996b). Landmark stability: Further studies pointing to a role in spatial learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49B, 307-345.
- Bond, A. B., Cook, R. G. & Lamb, M. R. (1981). Spatial memory and the performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, 9, 575-580.
- Braithwaite, V. A. (1998). Spatial memory, landmark use and orientation in fish. En S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 86-102). Oxford: Oxford University Press.
- Branch, M. N. (1977). On the role of memory in the analysis of behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 28, 171-179.
- Brown, M. F., DiGello, E., Milewski, M., Wilson, M. & Kozak, M. (2000). Spatial pattern learning in rats: Conditional control by two patterns. *Animal Learning and Behavior*, 28, 278-287.
- Cabrera, F. (2008). Búsqueda de alimento en hámsteres dorados (*mesocricetus auratus*): el efecto de la distancia entre múltiples fuentes de alimento. *Universitas Psychologica*, 7, 125-138.
- Cabrera, F. & Maldonado, C. G. (2006). Efecto de la exposición a diferentes ambientes en una tarea de memoria espacial con hámsteres. *Revista Mexicana de Psicología, Número Especial, Memorias del XIV Congreso Mexicano de Psicología*, 259-260.
- Cole, M. R. & Chappell-Stephenson, R. (2003). Exploring the limits of spatial memory in rats, using very large mazes. *Learning and Behavior*, 31, 349-368.
- Covich, A. P. (1987). Optimal use of space by neighboring central place foragers: When and where to store surplus resources. En L. Green & J. H. Kagel (Eds.), *Advances in behavioral economics* (vol.1, pp. 249-294). New Jersey: Ablex Publishing Corporation.

- Dallal, N. L. & Meck, W. H. (1990). Hierarchical structures: Chunking by food type facilitates spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 69-84.
- Dember, W. N. & Fowler, H. (1958). Spontaneous alternation behavior. *Psychological Bulletin*, 55, 412-428.
- Dember, W. N. & Richman, C. L. (1989). *Spontaneous alternation behavior*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1979). *Etología*. Barcelona: Omega.
- Etienne, A. S., Sitbon, S., Dahn-Hurni, C. & Maurer, R. (1994). Golden hamsters on the eight-arm maze in light and darkness: The role of dead reckoning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 47B, 401-425.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge: MIT Press.
- Gibson, J. J. (1986). *The ecological approach to visual perception*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Greene, C. M. & Cook, R. G. (1997). Landmark geometry and identity controls spatial navigation in rats. *Animal Learning and Behavior*, 25, 312-323.
- Helms, C. W. & Drury, W. H. (1960). Winter and migratory weight and fat field studies on some North American buntings. *Journal of Ornithological Investigation*, 31, 1-40.
- Honig, W. K. (1991). Structure and function in the spatial memory of animals. En W. C. Abraham, M. C. Corballis, & K. G. White (Eds.), *Memory mechanisms* (pp. 293-313). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Hulse, S. H. & O'Leary, D. K. (1982). Serial pattern learning: Teaching an alphabet to rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 260-273.
- Jones, C. H., McGhee, R. & Wilkie, D. M. (1990). Hamsters (*Mesocricetus auratus*) use spatial memory in foraging for food to hoard. *Behavioural Processes*, 21, 179-187.
- Kolata, W. (en prensa). Random sampling with memory and the radial arm maze. *Journal of Mathematical Psychology*.
- Lipp, H. P., Pleskacheva, M. G., Gossweiler, H., Ricceri, L., Smirnova, A. A., Garin, N. N., Perepiolkina, O. P., Voronkov, D. N., Kuptsov, A. & Dell'Omo, G. (2001). A large outdoor radial maze for comparative studies in birds and mammals. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 25, 83-99.
- McCarthy, D. & White, K. G. (1987). Behavioral models of delayed detection and their application to the study of memory. En M. L. Commons, J. E. Mazur, J. A. Nevin & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. v. The effect of delay and of intervening events on reinforcement value* (pp. 29-54). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Mellgren, R. L. (1982). Foraging in a simulated natural environment: There's a rat loose in the lab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 93-100.
- Menzel, E. W. (1978). Cognitive mapping in chimpanzees. En S. H. Hulse, H. Fowler & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior* (pp. 375-422). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Olton, D. S. (1979). Mazes, maps, and memory. *American Psychologist*, 34, 583-596.

- Olton, D. S. (1982). Staying and shifting. Their effects on discrimination learning. En M. L. Commons, R. J. Herrnstein & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. II. Matching and maximizing accounts* (pp. 205-225). Cambridge: Ballinger Publishing Company.
- Olton, D. S. (1985b). A comparative analysis of memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 11, 480-484.
- Olton, D. S., Collison, C. & Werz, A. (1977). Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation*, 8, 289-314.
- Olton, D. S. & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 97-116.
- Papini, M. R., Hermitte, G., Mustaca, A. E. & Hout, G. (1989). Aprendizaje espacial en mamíferos marsupiales y placentarios. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 21, 57-66.
- Pear, J. J., Silva, F. J. & Kincaid, K. M. (1989). Three-dimensional spatiotemporal imaging of movements patterns: Another step toward analyzing the continuity of behavior. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 21, 568-573.
- Poucet, B., Chapuis, N., Durup, M. & Thinus-Blanc, C. (1986). A study of exploratory behavior as an index of spatial knowledge in hamsters. *Animal Learning and Behavior*, 14, 93-100.
- Reed, P. & Adams, L. (1996). Influence of salient stimuli on rats' performance in an eight-arm radial maze. *Learning and Motivation*, 27, 294-306.
- Renner, M. J. & Rosenzweig, M. R. (1986). Object interactions in juvenile rats (*Rattus norvegicus*): Effects of different experiential histories. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 229-236.
- Renner, M. J. & Seltzer, C. P. (1991). Molar characteristics of exploratory and investigatory behavior in the rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 326-339.
- Roberts, W. A. (1988). Foraging and spatial memory in pigeons. *Journal of Comparative Psychology*, 102, 108-117.
- Roberts, W. A. (1992). Foraging by rats on a radial maze: Learning memory and decision rules. En I. Gormezano, & E. A. Wasserman (Eds.), *Learning and memory: The behavioral and biological substrates* (pp. 7-23). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Roberts, W. A. & Ilersich, T. J. (1989). Foraging on the radial maze: The role of travel time, food accessibility, and the predictability of food location. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 15, 274-285.
- Roberts, W. A. & Roberts, S. (2002). Two tests of the stuck-in-time hypothesis. *The Journal of General Psychology*, 129, 415-429.
- Roberts, W. A. & Van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons in the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 241-260.
- Sinclair, J. D. & Bender, D. O. (1978). Compensatory behaviors: Suggestion for a common bias from deficits in hamsters. *Life Sciences*, 22, 1407-1412.

- Spetch, M. L. & Edwards, C. A. (1986). Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *Journal of Comparative Psychology*, *100*, 266-278.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Suzuki, S., Augerinos, G. & Black, A. H. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, *11*, 1-18.
- Thinus-Blanc, C., Bouzouba, K., Chaix, N., Chapuis, M., Durup, M. & Poucet, B. (1987). A study of spatial parameters encoded during exploration in hamsters. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavioral Processes*, *13*, 418-427.
- Timberlake, W. & White, W. (1990). Winning isn't everything: Rats need only food deprivation and not food reward to efficiently traverse a radial arm maze. *Learning and Motivation*, *21*, 153-163.
- Tinbergen, N. (1932/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*philanthus triangulum f.*) i. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 109-135). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, *16*, 305-334.
- Tinbergen, N. (1935/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora *philanthus triangulum f.* ii. El comportamiento en la caza. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 136-155). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, *21*, 699-716.
- Tinbergen, N., & Kruyt, W. (1938/1975). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*philanthus triangulum f.*) iii. Aprendizaje selectivo de señales. En Tinbergen (Ed.), *Estudios de etología* (pp. 156-210). Madrid: Alianza Editorial. Originalmente publicado en *Zs. Vergl. Physiol*, *25*, 292-334.
- Tommasi, L. & Vallortigara, G. (2000). Searching for the center: Spatial cognition in the domestic chick (*Gallus gallus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *26*, 447-486.
- Wehner, R. & Srinivasan, M. V. (1981). Searching behaviour of desert ants, genus *cataglyphis* (Formicidae, hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology-A*, *142*, 315-338.
- Wilcox, S. & Katz, S. (1981). A direct realistic alternative to the traditional conception of memory. *Behaviorism*, *9*, 227-239.
- Wilkie, D. M. & Slobin, P. (1983). Gerbils in space: Performance on the 17-arm radial maze. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *40*, 301-312.
- Wixted, J. T. (1989). Nonhuman short-term memory: A quantitative reanalysis of selected findings. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *52*, 409-426.
- Yoerg, S. I. & Kamil, A. C. (1982). Response strategies in the radial arm maze: Running around in circles. *Animal Learning and Behavior*, *10*, 530-534.