
LA EVOLUCIÓN DE LA MEMORIA DE TRABAJO

PETER CARRUTHERS

ABSTRACT. Working memory (WM) is fundamental to many aspects of human life, including learning, speech and text comprehension, prospection and future planning, and explicit "system 2" forms of reasoning, as well as overlapping heavily with fluid general intelligence. WM has been intensively studied for many decades, and there is a growing consensus about its nature, its components, and its signature limits. Remarkably, given its central importance in human life, there has been very little comparative investigation of WM abilities across species. Consequently, much remains unknown about the evolution of this important human capacity. Some questions can be tentatively answered from the existing comparative literature. Even studies that were not intended to do so can nonetheless shed light on the WM capacities of nonhuman animals. However, many questions remain.

KEYWORDS. Attention, default network, episodic memory, mental rehearsal, primate.

La naturaleza de la memoria de trabajo (MT) del ser humano ha sido ampliamente investigada a través de miles de artículos y libros producidos sobre el tema durante el último medio siglo. Algunos de los descubrimientos principales de esta investigación serán esbozados brevemente. Sin embargo, no sabemos casi nada acerca de cómo evolucionó la MT. Por ello (si queremos ir más allá de especulaciones plausibles) necesitamos estudios comparativos detallados. No obstante, como veremos más adelante, muy pocos de tales estudios se han llevado a cabo. El creciente consenso acerca de la naturaleza de la MT humana nos permite enmarcar una serie de preguntas e hipótesis alternativas sobre las posibles diferencias entre la MT humana y la MT animal. Algunas de estas preguntas pueden responderse, al menos tentativamente, a partir de los resultados del trabajo existente. Además, éstas deberían ser usadas también para, en un futuro, enmarcar y guiar los experimentos comparativos.

Departamento de Filosofía, Universidad de Maryland, College Park, MD 20742. / pcarruth@umd.edu. / PC realizó la investigación y escribió el artículo.

Ludus Vitalis, vol. XXI, num. 40, 2013, pp. 99-124.

LA MEMORIA DE TRABAJO EN LOS HUMANOS

La MT es un subsistema de dominio-general de la mente que permite activar y sostener (algunas veces vía el ensayo activo) un conjunto de representaciones mentales para su posterior manipulación y procesamiento. En general, se piensa que los contenidos de la memoria de trabajo son conscientes. De hecho, muchos identifican los dos constructos, sosteniendo que las representaciones llegan a ser conscientes al obtener entrada en la MT (Baars 2002). Se considera generalmente que la MT cuenta con un componente ejecutivo que está distribuido en áreas de los lóbulos frontales y que trabajan junto con las regiones de la corteza sensorial en alguna de sus varias modalidades, las cuales interactúan a través de los procesos de atención (Postle 2006). También es ampliamente aceptado que la MT cuenta con una duración muy limitada, restringida a 3 o 4 fragmentos de información en un momento dado (Cowan 2001). Además, existen diferencias individuales importantes y estables en las habilidades de la MT entre las personas, las que se ha propuesto para predecir el rendimiento comparativo en muchos otros dominios cognitivos (Engle 2010). De hecho, ellas explican la mayoría (sino es que todas) las diversas variaciones en el flujo general de inteligencia, o factor *g* de inteligencia (Kane, Hambrick y Conway 2005).

Se considera que el mecanismo primario de la MT es la atención ejecutiva controlada (Postle 2006, Cowan, et al. 2005). Esto es fijar la atención en representaciones en áreas sensoriales que podrán tener entrada en la MT y, de la misma manera, pueden ser mantenidas ahí a través de la atención sostenida. Se cree que la atención en sí misma hace su trabajo al impulsar la actividad de grupos fijos de neuronas más allá del umbral en el cual la información que cargan llega a "transmitirse globalmente" a un amplio rango de sistemas conceptuales y afectivos a través del cerebro, mientras también suprime la actividad de poblaciones competidoras de neuronas (Baars 2002; Gazzaley, Cooney, McEvoy, Knight, D'Esposito 2005; Knudsen 2007). Estos sistemas de insumo para las representaciones de la MT pueden producir efectos que a su vez son agregados al contenido de la MT, o pueden influir en los procesos ejecutivos y en la dirección de la atención. Es a través de tales interacciones que la MT puede apoyar secuencias extendidas de procesos del tipo de dominio-general.

También se acepta ampliamente que la MT y la memoria a largo plazo (en especial la episódica) están íntimamente relacionadas. De hecho, muchos sostienen que las representaciones sostenidas en la MT son memorias a largo plazo activadas (Unsworth y Engel 2007). Esto podría parecer inconsistente con la afirmación de que las representaciones de la MT están acompañadas sensorialmente. Sin embargo, las dos visiones pueden ser reconciliadas si se subraya que la mayoría de los modelos mantiene que las memorias a largo plazo no están almacenadas en una región separada

del cerebro [aunque el hipocampo sí juega un papel especial en unir representaciones seleccionadas en otras regiones (Squire 1992)]. Más bien, la información está almacenada donde es producida (frecuentemente en áreas sensoriales de la corteza). Además, aunque la atención dirigida a áreas sensoriales de nivel medio del cerebro parece ser necesaria (y quizá suficiente) para que las representaciones entren a la MT, la información de un tipo conceptual más abstracto puede estar unida a aquellas representaciones en el proceso de trasmisión global (Kosslyn 1994). Como resultado, lo que aparece en la MT es con frecuencia un compuesto de representaciones sensoriales-conceptuales, tal como el sonido de una palabra junto con su significado, o la visión de una cara experimentada como la cara de la mamá de alguien.

Un último factor a enfatizar es que la MT también está íntimamente relacionada con los procesos motores, probablemente con mecanismos exaptados que modelan anticipadamente la acción y que inicialmente evolucionaron para el control motor en línea (*online*) (Wolpert y Ghahramani 2000, Jannerod 2006). Siempre que son producidas instrucciones motoras, una copia eferente de esas instrucciones es enviada a un conjunto de sistemas emuladores para construir lo que se denomina los "modelos de anticipación" (*forward models*) de la acción que debería resultar. Estos modelos son contruidos usando códigos sensoriales múltiples (principalmente propioceptivo, auditivo y visual), de modo que puedan ser alineados con representaciones aferentes sensitivas producidas por la acción misma como ella se lleva a cabo. Si la acción no está procediendo como se esperaba, se comparan los dos conjuntos de representaciones, lo que provoca instrucciones motoras alteradas. Esos mismos sistemas están empleados en los ensayos mentales de la acción, y cuentan con instrucciones de supresión muscular. Los modelos de anticipación sensorial resultantes, cuando son dirigidos por la atención, pueden obtener entrada en la MT. De ahí que uno pueda imaginarse a uno mismo decir algo y "escuchar" el resultado en la denominada "habla interna", o uno pueda imaginarse a uno mismo haciendo algo y "ver" o "sentir" los resultados en la imaginación visual o propioceptiva.

Antes de que procedamos a considerar la evidencia de la MT en los animales, es importante distinguir a la MT de otras dos formas de memoria con las que algunas veces está combinada. Una de ellas es la memoria sensorial a corto plazo, la cual puede retener información en las cortezas sensoriales por alrededor de 2 segundos en ausencia de atención. Estas representaciones pueden dar lugar a efectos de imprimación sin ser alguna vez conscientes (Dehaene, Changeux, Naccache, Sackur y Sergent 2006). (No obstante, pueden llegar a ser conscientes si la atención es dirigida hacia ellos antes de que finalicen. Considérese el famoso ejemplo de notar únicamente la marcación del reloj a la tercera campanada, mientras al

mismo tiempo se recuerda las dos marcaciones anteriores.) Estas representaciones de la memoria sensorial a corto plazo también pueden ser usadas para una guía de la acción en línea en la ausencia de atención (Milner y Goodale 1995). Los contenidos de la MT, en cambio, son tanto dependientes de la atención, como conscientes, y pueden ser sostenidos en un estado activo en la medida en que la atención es dirigida a ellos. (Sin embargo, nótese que la atención es altamente sensible a la interferencia, por lo que mantener una representación en la MT por un periodo prolongado de tiempo no es de ninguna manera algo fácil.)

Se podría pensar que algunos resultados experimentales con animales que apoyan la existencia de capacidades de la MT son de hecho mejor interpretados como pruebas de memoria sensitiva a corto plazo. Así, considérese el descubrimiento de que los chimpancés y los babuinos pueden recordar de manera confiable una secuencia aleatoria de posiciones espaciales de hasta un límite de 5 a 6 elementos (o en el caso de un animal, de 9 elementos) (Inoue y Matsuzawa 2007, Fagot y De Lillo 2011). Los retrasos temporales en estos experimentos son del orden de fracciones de un segundo, con las respuestas de los animales de una secuencia entera que es ejecutada generalmente de manera muy rápida por un periodo de alrededor de 2 segundos. De ese modo, aunque estas tareas podrían implicar a la MT, los datos pueden ser explicados en términos de sólo la memoria sensitiva de corto plazo.

El otro contraste es con lo que algunas veces es denominado en la literatura relacionada con el ser humano “la memoria de trabajo a largo plazo” (Ericsson y Kintsch 1995). Las representaciones de la memoria de trabajo a largo plazo son aquellas que no se encuentran entre el contenido activo de la MT (ya que están fuera de foco durante demasiado tiempo), pero que permanecen fácilmente accesibles a los procesos de la MT. Algunas veces esas representaciones han sido recientemente activadas desde la memoria a largo plazo, aunque algunas veces conciernen a estímulos que fueron previamente codificados dentro de la MT pero que fueron olvidados en un periodo de pocos minutos. Se considera que la MT de largo plazo es importante en el habla y en la comprensión de textos, así como porque subyace en fenómenos como la habilidad de los conductores de autobuses para saber cuáles de las docenas de pasajeros en el autobús ya ha pagado su boleto y cuáles han subido por primera vez.

En este contexto es importante notar que numerosos estudios comparativos con animales, como aquellos que hacen uso del laberinto de brazos radiales con roedores, emplean el término “memoria de trabajo”, cuando lo que realmente está siendo medido es una forma de MT de largo plazo. Las escalas de tiempo involucradas, así como el número de ítems que pueden ser recordados, exceden por mucho las habilidades de la MT. De hecho, algunos autores son muy explícitos en que en tales estudios la

“memoria de trabajo” debería ser definida como una memoria que es usada dentro de una sesión de prueba (que frecuentemente dura minutos u horas) pero no de manera típica entre sesiones de pruebas (tal como al día siguiente) (Dudchenko 2004, Shettleworth 2010).

La MT puede distinguirse empíricamente de otras formas de memoria a largo plazo debido a su sensibilidad a interferencias de atención. La información sostenida en la MT se perdería si los sujetos son distraídos o su atención cambia completamente a otras cuestiones. Las memorias de largo plazo, en cambio, se deterioran en un rango normal en tales circunstancias. Los autores del estudio de la memoria de posición serial en chimpancés descrito anteriormente (Inoue y Matsuzawa 2007), por ejemplo, señalan que en algunas ocasiones los sujetos de las pruebas fueron interrumpidos por unos cuantos segundos por una fuerte perturbación en una jaula vecina, y sin embargo fueron capaces de completar la secuencia. Aunque los autores sugieren que este comportamiento manifiesta la operación de la MT, de hecho es poco probable (Inoue y Matsuzawa 2007). El que el rendimiento no disminuya, después de la distracción constante y completa, es una señal de que la MT a largo plazo estaba involucrada.

LA MEMORIA DE TRABAJO EN LOS ANIMALES

Como hemos visto, hay un número de aspectos o componentes de la función normal de la MT en los humanos que incluye las capacidades para mantener, ensayar y manipular las representaciones activas, con un límite distintivo de 3 a 4 ítems o fragmentos de información. También sabemos que la MT es dependiente de la atención y gira críticamente sobre las capacidades para resistir la interferencia de representaciones en competencia. Además, sabemos que la MT juega un papel central en muchos aspectos de la vida humana inteligente. Como resultado, hay un rango de posibles posiciones que uno puede tener relacionadas con la psicología comparativa de la MT. Éstas son enlistadas más abajo, organizadas, a grandes rasgos, en términos de qué tan grande es el abismo que se contempla entre las habilidades de la MT de los animales y de nosotros mismos. A partir de allí, serán discutidas las capacidades de manera individual y serán evaluadas a la luz de la evidencia disponible.

- 1) Los animales carecen por completo de habilidades de memoria de trabajo. Los animales (como los humanos) tienen formas de memoria sensitiva a corto plazo que pueden retener información repetida dentro de las cortezas sensoriales durante unos 2 segundos después de la eliminación del estímulo, pero no tienen la capacidad de mantener o actualizar por más tiempo tales representaciones.

2) Los animales sí tienen la capacidad de mantener una representación de un objeto o un evento por un espacio de más de 2 segundos en una memoria sensorial a corto plazo, pero es una capacidad muy limitada —que se restringe quizá a 1 o 2 fragmentos de información en comparación con el límite de tres a cuatro segundos en los humanos.

3) Los animales, como los humanos, pueden mantener de 3 a 4 fragmentos de información en la MT, pero sólo en ausencia de interferencias. Sus habilidades colapsan (o son mucha más débiles) cuando se requiere que emprendan una tarea dual o ignoren ítems que intervienen como distractores.

4) Los animales tienen capacidades para mantener representaciones que han sido activadas de manera ascendente, pero carecen de la capacidad para activar una representación *ab initio*, que hace uso de atención descendente para insertarla en un área de trabajo global. En pocas palabras, los animales carecen de imaginación.

5) Los animales pueden crear, mantener y ensayar representaciones en la MT, pero carecen de cualquier capacidad para usar ensayos mentales de una acción que genere contenidos para la MT. [Algunos investigadores usan el término “ensayo” para referirse al proceso de actualización que mantiene a las representaciones sensoriales de corto plazo en la MT (Jonides, et al. 2008). Haré uso de este término (como es común hacerlo) para los ensayos fuera de línea (*off-line*) de esquemas de acción que pueden ser usados para poblar y mantener algunos de los contenidos de la MT.]

6) Los animales pueden crear, mantener y ensayar representaciones en la MT, pero tienen capacidades limitadas para manipular tales representaciones, transformarlas y organizarlas en secuencias efectivas para solucionar problemas de una manera controlada.

7) Los animales tienen capacidades para mantener, ensayar y manipular representaciones en la MT tanto como nosotros mismos. Sin embargo, los humanos son únicos, en el modo en que emplean sus habilidades de la MT. Más específicamente, los humanos de manera frecuente usan la MT de formas que son irrelevantes para cualquier tarea actual (lo que constituye la así llamada “red por defecto”), mientras que el uso de la MT de los animales es siempre o generalmente dirigida hacia una tarea.

8) Los animales tienen habilidades de la MT tanto como nosotros mismos, y podrían incluso hacer uso habitual de tales habilidades. Sin embargo, difieren en el tipo de representación que pueden emplear en la MT (en particular, al carecer de habilidades lingüísticas, los animales no pueden generar un habla interna) y su más limitado repertorio conceptual restringe el alcance al que la ejecución de la MT puede acceder por medio de la recodificación (*chunking*).

Actualmente carecemos de la evidencia necesaria para llevar a cabo una evaluación completa de cualquiera de estas hipótesis más allá de las opciones 1 y 8 de la lista. Con todo, existen datos que guardan relación directa con algunas de ellas, y algunas son más plausibles que otras sobre bases teóricas. Es necesario un esfuerzo de investigación sostenido por los psicólogos comparativos para resolver estas cuestiones.

1. ¿No hay capacidad para actualizar y mantener información?

La posición más extrema es negar por completo que los animales tienen capacidades de la MT. Sin embargo, los animales tienen formas de memoria a largo plazo, así como memoria sensorial de corto plazo. No tienen capacidad para actualizar y mantener actividad sensorial en ausencia de un estímulo, o para mantener representaciones activas y disponibles por largos periodos de tiempo.

Existe gran cantidad de datos que son suficientes para excluir esta posibilidad, y muchos de éstos emplean tareas de apareamiento y desapareamiento. (Recuérdese que los datos de experimentos con animales que emplearon el laberinto radial involucran escalas de tiempo muy grandes para servir como una prueba directa de la habilidad de la MT.) Estas tareas hacen que el animal recuerde la identidad o localización de un estímulo por más de unos pocos segundos. Por supuesto, por sí mismos estos resultados, no pueden distinguir entre las contribuciones de la MT y la MT a largo plazo, y no hay duda sobre intervalos extendidos que son parte de la memoria a largo plazo que está implicada. También sabemos de tales estudios que hay neuronas de contenido específico en la corteza prefrontal que muestran actividad sostenida durante intervalos de retención que son de por lo menos 5 segundos de duración (Goldman-Rakic 1995). Además, una gran parte de lo que conocemos acerca de la neurofisiología de los sistemas humanos de atención y la MT se deriva inicialmente del trabajo de este tipo llevado a cabo con monos (Goldman-Rakic, Funahashi y Bruce 1990; Luck, Chelazzi, Hillyard y Desimone 1997; Baluzh e Itti 2011). Así, podemos estar seguros de que los mecanismos que subyacen a las ejecuciones de la MT en tareas de apareamiento se conservan entre los primates, y tal vez más ampliamente.

En otros estudios se ha hecho que los animales mantengan activa una representación de un estímulo fijo por un espacio de más de 2 segundos en la memoria sensorial a corto plazo. Algunos han usado pruebas paralelas de desplazamiento de objetos con primates y niños humanos, con resultados muy similares entre todos los grupos (Barth y Call 2006). Otros han probado tanto en primates como perros para ver si continúan buscando un ítem que ha sido colocado en una "copa mágica", después de que inesperadamente ha sido recuperado un ítem de diferente tipo, con resultados positivos (Bräuer y Call 2011).

La sugerencia de que las capacidades básicas de la MT están muy extendidas entre los animales recibe apoyo adicional de la neurobiología, dada la estrecha conexión entre el sistema de la MT y la memoria episódica. (Esto será nuevamente discutido más adelante en la sección *¿Falta de imaginación?*, donde revisaremos la evidencia conductual de la memoria similar-a-la-episódica en los animales. Nótese aquí, sin embargo, que la MT es el espacio de trabajo dentro del que las memorias episódicas son activadas y mantenidas por sistemas de atención descendentes. Y ya hemos señalado que las redes de atención son homólogas, al menos, entre los primates.) Esto es así porque los mecanismos cerebrales que apoyan a la memoria similar-a-la-episódica están ampliamente compartidos entre los mamíferos. En especial, todos los mamíferos comparten estructuras homólogas hipocampales y parahipocampales, organizadas en subregiones homólogas, las cuales tienen fuertes conexiones recíprocas con áreas de la corteza frontal (Allen y Fortin 2013). Estas estructuras sirven para integrar y almacenar información acerca de qué ocurre, dónde ocurre y cuándo ocurre (Eichenbaum 2013). De hecho, incluso las aves parecen compartir una red similar y, al menos, parcialmente homóloga (Allen y Fortin 2013).

2. *¿Un límite de uno o dos ítems?*

Algunos afirman que los primates no humanos tienen una MT que tiene como límite 2 ítems, en cambio la MT humana tiene un límite de 3 a 4 fragmentos de información (Read 2008). Sin embargo, esta afirmación está fundada en un análisis cuestionable de los requisitos de la MT en varias tareas que los primates no pueden resolver y asume que la falla no es resultado de otras fuentes, tales como la falta de entendimiento de las fuerzas físicas y sus efectos. En contraste, el trabajo experimental con animales sugiere que los límites de su MT caen bajo el rango humano. Por ejemplo, considérese un prueba de memoria de posición serial dirigida a un macaco, modelado sobre pruebas que han sido usadas con humanos (Botvinick, et al. 2009). Los intervalos de retención exigidos en esta prueba son de alrededor de 4 segundos para el primer ítem en la secuencia, que se incrementa hasta 11 segundos para la cuarta, que lo ubica directamente en el dominio de la MT. El macaco tuvo éxito en recordar los primeros 3 ítems en una secuencia, pero no tuvo suerte con el cuarto. El experimento también demostró un perfil muy similar de efectos de primacía, latencia y otros más encontrados en los humanos, lo que sugiere que ambas especies emplean un mecanismo homólogo de la MT con límites muy similares.

Se debería enfatizar, sin embargo, que el trabajo sobre la MT humana que demuestra que tiene un límite de capacidad de 3 a 4 fragmentos de información (en lugar del número mágico de Miller 7 ± 2 (Miller 1956)) se ha centrado en la función de mantenimiento de la memoria (*"memory-sus-*

taining function") de la MT. Se ha tenido mucho cuidado en excluir otras estrategias para mantener las representaciones en la MT, tales como un ensayo mental encubierto o la recodificación de información, que puede extenderse sobre su capacidad general todavía más lejos (Cowan 2001). En la prueba de memoria serial recién descrita, por el contrario, los monos podrían haber usado ensayos mentales de sus movimientos planeados para apoyar su MT en la secuencia de posiciones, de ese modo extienden los límites de su mantenimiento de memoria. Lo anterior sería consistente con el límite demandado de la MT de uno a dos ítems.

No es tan fácil criticar otros datos con animales que sugieren que los límites de la MT están en el rango de los seres humanos. Por ejemplo, usando los paradigmas que han sido previamente empleados con infantes humanos, se ha mostrado que los monos pueden rastrear de 3 a 4 ítems de comida ubicados secuencialmente entre 1 o 2 contenedores opacos (dentro de los cuales los ítems permanecen fuera de la vista en un periodo de por lo menos unos pocos segundos). Los monos distinguen de manera confiable entre los contenedores que cuentan con 2 ítems frente a los que tienen 3 ítems, y también entre los que cuentan con 3 frente a los que tienen 4, pero no los que tienen 3 frente a los que tienen 5 (Hauser, Carey y Hauser 2000). Ahora bien, uno podría preguntarse por qué esos datos no demuestran que los monos tienen un límite de MT de 7 ítems (3 en un contenedor y 4 para el otro) en lugar de 4. La respuesta es que estas comparaciones entre contenedores se benefician de la recodificación, y no sólo reflejan los límites crudos de la retención. (Se puede sostener un punto similar con respecto a los datos en los infantes.)

Pruebas similares han sido llevadas a cabo con caballos, las que muestran que pueden distinguir entre un cubo en el que han sido colocadas 2 manzanas y un cubo en el que han sido colocadas 3 manzanas, mientras que fallan al distinguir entre cubos que contienen 4 manzanas y 6 manzanas respectivamente (Uller y Lewis 2009). En tales experimentos parece poco probable que los animales puedan beneficiarse de la recodificación, debido a que todos los ítems son del mismo tipo. De manera similar es poco claro cómo formas no verbales de ensayos de conducta pueden ayudar con la tarea (de manera especial en el caso de los caballos, cuyo repertorio de acciones se difiere muy ampliamente de su auxiliar humano). Así, el límite de 3 a 4 ítems aquí mostrado parece, más probablemente, reflejar su capacidad de retención de la pura MT. Pero hasta que los psicólogos comparativos empleen pruebas directas de las habilidades de retención de la MT simple, que puedan ser llevadas a cabo en paralelo con humanos adultos, niños y miembros de otras variedades de especies animales, no lo podremos saber de manera segura.

Estos resultados dan lugar a un enigma, pues como se señaló anteriormente, las variaciones en la habilidad de la MT en los humanos son

predictores confiables del factor *g* de inteligencia. Hasta ahora parece que incluso los monos tienen un alcance de la MT en el rango humano*. Esto podría conducir a esperar habilidades similares de aprendizaje general entre todos los primates, lo cual es claramente falso. Una posible solución al enigma surge cuando notamos que el componente de retención simple de la MT *no* es un indicador confiable del factor *g* de inteligencia humana (ni es estable dentro de un mismo individuo a lo largo de pruebas separadas). Más bien, las tareas de amplitud (*span tasks*) complejas y las tareas denominadas “*n-back*” conducen a resultados estables en el tiempo y son indicadores confiables del factor *g* de inteligencia (Engle 2010). (En un prueba de amplitud compleja se tiene que realizar alguna otra prueba, tal como juzgar si una oración presentada al mismo tiempo tiene sentido o llevar a cabo una operación aritmética simple, mientras se retiene un lista no relacionada en la MT. En una tarea *n-back*, se tiene que continuar el rastro de *n*-número de ítems previos en series presentadas continuamente, lo que requiere que se resistan las interferencias de memorias similares.) Por otra parte, parece que es el entrenamiento en las tareas *n-back* —y no simplemente tareas de espectro— lo que facilita las mejoras en el factor *g* de inteligencia (Jaeggi, Buschkuhl, Jonides y Perrig 2008; Jaeggi, Buschkuhl, Jonides y Shah 2011, pero también Chooi y Thompson 2012).

Una posible interpretación de este conjunto de descubrimientos es que no hay diferencias estables en un espectro simple entre personas o bien a lo largo de las especies de primates. (Como resultado, las pruebas de amplitud simple miden la intromisión producto de factores endógenos o el ambiente.) Todas las diferencias estables entre personas (y entre especies) pueden yacer en la flexibilidad con la cual la atención es ubicada, en las estrategias de retención usadas y en la capacidad de ignorar las fuentes de interferencia con las representaciones objeto de la MT.

*Un enigma similar surge en el contexto del desarrollo humano que muestra que la capacidad de la MT incrementa en los años de niñez (Cowan, AuBuchon, Gilchrist, Ricker y Sauls 2011). En particular, de los 6 a los 9 años de edad tienen un alcance de 2 o menos ítems en esos experimentos, mientras que los adultos jóvenes tienen un alcance de 3 ítems. Sin embargo, en otros experimentos, los infantes de tan solo 11 meses parecen tener un alcance similar al adulto de 3 ítems (Feigenson y Carey 2005). Una posible explicación es que la velocidad de presentación difiere entre los dos paradigmas. En los experimentos con niños los ítems-a-recordar son presentados en un rango de un ítem por segundo. En los experimentos con infantes, en cambio, la presentación de cada ítem toma pocos segundos durante el cual el experimentador llama la atención del niño diciendo “mira esto”. Otra posible explicación es que los infantes participaron en sólo un ensayo, mientras que los niños tuvieron que mantener una atención a la tarea a lo largo de múltiples presentaciones. Quizá lo que cambia a través de los años de niñez es la capacidad de mantener centrada la atención, más que la capacidad de la MT como tal. Sin embargo, podría ser que ambas explicaciones realmente equivalgan a una misma cosa, debido a que la primera explicación puede ser descrita en términos de la diferencia entre dirigir la atención hacia un evento (de acuerdo con los requisitos de una tarea) y que se tenga la atención ocupada en un evento.

3. *¿Incapacidad para resistir interferencias?*

No existen experimentos controlados que comparen las habilidades de los humanos y otros animales para resistir interferencias con las representaciones de la MT. Claramente, los tipos de tareas de espectro complejo que han sido usadas con los humanos no son adecuadas para este propósito porque la mayoría requiere de habilidades lingüísticas. Sin embargo, existen algunas pruebas usadas con ratones que introducen algo muy similar, y algunas de éstas pueden ser adaptadas con el propósito de hacer comparaciones entre especies.

Los estudios actuales con ratones han identificado un factor de inteligencia general que explica cerca del 40 por ciento de variación entre un rango de diferentes tareas de aprendizaje (Matzel, et al. 2003). Además, aunque el factor *g* de inteligencia no está correlacionado significativamente con las medidas de la simple retención de la MT, sí está fuertemente correlacionado con la ejecución de tareas de la MT más complejas, en el cual los animales tienen que resistir interferencias de memorias en competencia (Kolata, et al. 2005). En ambos casos, los animales fueron entrenados en dos laberintos de brazos radiales visualmente distintos localizados en el mismo espacio. En la prueba de retención de la MT, los animales estuvieron confinados a un compartimento central de uno de los laberintos en un intervalo fijo de 60 a 90 segundos, antes de permitirles completar su búsqueda una vez hechas sus primeras 4 elecciones correctas. En la prueba de interferencia de la MT, en contraste, los animales fueron sacados del primer laberinto, habiendo hecho 3 elecciones correctas y fueron colocados en un segundo laberinto; después de 3 elecciones correctas en este último, fueron devueltos al primer laberinto hasta que hicieron otras 3 elecciones correctas y así sucesivamente. El hecho de que el rendimiento de las pruebas de interferencia de la MT, pero no en la prueba de retención de MT, se correlacione con la medida del factor *g* de inteligencia en los ratones, es sugerente con relación a los mecanismos homólogos de la MT con aquellos de los humanos.

Uno se podría preguntar si este u otros experimentos conducidos en el mismo laboratorio están midiendo de manera genuina la MT activa en lugar de la MT de largo plazo. ¿Cómo podríamos saber que los ratones mantienen en su foco de atención una representación activa de los brazos del laberinto ya visitado? De hecho, en experimentos con ratas que usan un laberinto radial de 8 brazos, éstas comúnmente muestran una ejecución cercana a la perfección al final del cuarto brazo del laberinto, siguiendo demoras de un número de horas después de visitar los primeros 4 brazos del laberinto, lo que nos permite estar muy seguros de que la memoria a largo plazo está involucrada (Shettleworth 2010). Sin embargo, reflexionando sobre ello, podemos estar seguros de que la MT activa también está siendo usada. Así, aunque la prueba podría no ser la adecuada para medir

la amplitud de la MT (puesto que tanto la MT de corto como largo plazo están implicadas), podría permitirnos esbozar conclusiones acerca de la relación entre la MT y el factor g de inteligencia.

¿Por qué las pruebas que hacen uso de una búsqueda interrumpida en el laberinto de brazo radial muestran interacciones entre la MT a corto y a largo plazo? Cuando se inicia una búsqueda seguida de una interrupción, el animal necesitará acceder a representaciones de largo plazo de los 4 brazos del laberinto previamente visitados, las mantiene activas en la MT por el tiempo suficiente para seleccionar un quinto brazo y, a partir de entonces, para las últimas 3 elecciones, el animal necesitará hacer uso de pistas de recuperación espacial para acceder a la memoria de largo plazo para cada uno de los brazos del laberinto inicialmente visitados, mientras se mantiene activa en la MT las selecciones inmediatas previas y mientras el animal se orienta de manera apropiada para hacer otra elección. Además, en la condición de interferencia de los experimentos descritos anteriormente (en los cuales los ratones se cambian una y otra vez entre los 2 laberintos), las memorias irrelevantes tendrán que ser suprimidas, lo que hace que los ratones pongan cuidadosa atención en línea (*online*) a las pistas que individualizan los brazos de los 2 laberintos. Al menos podemos estar seguros que esta tarea exige demandas importantes sobre el uso de la atención selectiva de los animales, el cual está en el centro de las habilidades de la MT de los humanos.

Un estudio de correlación subsecuente entre las habilidades de la MT y el factor g de inteligencia en los ratones intenta ir más allá (Kolata, Light, Grossman, Hale y Matzel 2007). El estudio involucra pruebas sobre el tiempo de retención de la MT, la capacidad de retención de la MT y las capacidades para la atención selectiva. El primer experimento midió los límites temporales de la capacidad del animal para recordar cuál de los 2 brazos en un laberinto en T había visitado previamente. La prueba de la capacidad de la MT usó una versión no especial de un laberinto de brazos radiales, en el que las pistas unidas a tazas cebadas, al final de cada brazo, fueron aleatoriamente revueltas después de cada elección, de modo que los ratones necesitaban tener en mente las pistas (y aquellas que ya habían sido seleccionadas) sin confiar en la posición espacial. Por último, la prueba de atención selectiva usó 2 tareas de discriminación distintas (una en la que intervenían formas y otra en la que intervenían olores) que había sido aprendida inicialmente en contextos separados. A lo largo de la prueba, se presentaron a los animales todas las pistas de ambos tipos en uno u otro de los 2 contextos, para que los ratones ignoraran uno de los conjuntos de pistas en el cual habían sido previamente entrenados a favor del otro. Los resultados de este experimento fueron que el tiempo de retención no se correlacionó con el factor g de inteligencia en absoluto y que la capacidad de la MT se correlacionó moderadamente con el factor g de inteligencia,

mientras que la atención selectiva estuvo fuertemente correlacionada con el factor *g* de inteligencia. Lo anterior también es lo que se hubiera predicho a partir de lo que sabemos de la MT humana.

Quizás el conjunto más impresionante de resultados de esta serie de estudios con ratones es el descubrimiento de que el entrenamiento en la MT mejora el factor *g* de inteligencia, justo como parece ocurrir en los humanos (Light, et al. 2010, Jaeggi, Buschkuhl, Jonides y Perrig 2008). En el primero de estos experimentos, los animales que recibieron entrenamiento en el uso de dos laberintos de brazos radiales que se alternaban tuvieron un puntaje significativamente alto con relación a los animales control en las subsiguientes pruebas de habilidades de aprendizaje general, del mismo modo tuvieron un puntaje más alto sobre una prueba de atención selectiva. El segundo experimento mostró, además, que es específicamente el componente atencional de la MT el que conduce a un mejoramiento en el factor *g* de inteligencia. Este experimento usó 3 grupos de ratones. Un grupo recibió entrenamiento en 2 laberintos de brazos radiales que se alternaban y eran visualmente similares, ubicados dentro de un mismo espacio, lo que hacía que los ratones atendieran las diferencias mínimas en las pistas provistas por el contexto espacial, para poder discriminar los brazos de los 2 laberintos. Un segundo grupo también recibió entrenamiento en los 2 laberintos de brazos radiales que se alternaban, pero en esta ocasión estaban ubicado en espacios separados, así colocaban menos demandas atencionales en los animales. El tercer grupo fue el grupo de control y no recibió entrenamiento de la MT. Los descubrimientos fueron que el grupo que se le pedía mayor demanda de atención mostró los mayores incrementos en el factor *g* de inteligencia, el segundo grupo también mostró mejoras significativas con relación a los animales de control.

Si tomamos lo anterior en su conjunto, esta serie de experimentos con ratones sugiere que las habilidades de la MT en esta especie son altamente dependientes de capacidades de atención (justo como sucede en los humanos) y los ratones no sólo cuentan con una capacidad simple para retener información sobresaliente más allá de la ventana temporal de la memoria a corto plazo, sino también (como los humanos) pueden hacer eso frente a interferencias. Podría ser, entonces, que la estructura básica de la MT es al menos homóloga entre los mamíferos. Sin embargo, no sabemos en qué medida (si la hay) difieren las capacidades de los humanos y otros mamíferos para dirigir y controlar la atención, así como para resistir interferencias. Dado que tales capacidades son aspectos de la función ejecutiva, y dado que supuestamente los humanos en general sobresalen en tareas de función ejecutiva, uno podría predecir diferencias significativas. Sin embargo, la situación requiere urgentemente poner a prueba de

manera directa las habilidades de atención y las complejas capacidades de la MT entre las especies.

4. ¿Falta de imaginación?

Hay dos maneras básicas en las que las representaciones fuera de línea (*offline*) pueden tener entrada en la MT. Una es a través de los ensayos mentales de acción, que serán discutidos en la sección 5 más abajo. La otra es a través de procesos descendentes de atención ejecutiva. Por ejemplo, se puede buscar, y activar en la MT, una imagen visual de la mamá de alguien o una imagen auditiva del sonido de su voz. También se puede buscar y activar el recuerdo episódico específico de la graduación de alguien o de la cena de cumpleaños más reciente. Parece que muy probablemente estas dos formas de habilidad van emparejadas. No obstante, sería posible afirmar que una creatura puede tener una capacidad de formar imágenes semánticas genéricas sin hacer uso de la memoria episódica, quizá porque las representaciones de episodios específicos nunca están almacenadas en la memoria por completo. Aun si los animales fueran incapaces de hacer viajes mentales en el tiempo (que incluyan la rememoración episódica), como algunos han afirmado (Suddendorf y Corballis 2007), esto impediría mostrar que son incapaces de hacer uso de recursos de atención para generar contenido cargado de imágenes para la MT de un modo fuera de línea (*offline*). En contraste, si los animales son capaces de la rememoración episódica, entonces seguramente también serán capaces de la formación de imágenes genéricas, porque sería difícil concebir qué más podría ser requerido en estas últimas que no esté presente ya en la rememoración episódica.

La mayoría de pruebas en animales sobre viajes mentales en el tiempo se ha centrado en la proyección al futuro (discutida más adelante en la sección 5). Sin embargo, ha habido experimentos con córvidos que muestran que estas aves por lo menos son capaces de rememorar y razonar de manera apropiada sobre componentes del qué, dónde y cuándo de la memoria episódica (Clayton, Yu y Dickinson 2003). Hay que reconocer que de lo anterior no se sigue que estas aves se estén proyectando a sí mismas de manera experiencial al pasado en episodios específicos de acumulación de comida. Aunque sí parece probable que estén activando representaciones cuasi-episódicas en la MT de tipos de comida y su localización, junto con alguna clase de representación del tiempo transcurrido. De cualquier forma, esta es la manera en que los humanos resolverían un problema de esta clase si estuvieran obligados a hacerlo de un modo no verbal. Por supuesto, esta consideración proveería un argumento más fuerte si los córvidos no estuvieran tan evolutivamente alejados de nosotros. A pesar de este alejamiento, señalamos anteriormente que las aves poseen redes cerebrales que son similares, o al menos parcialmente homólogas, a los

soportes de la memoria episódica en los humanos y otros mamíferos (Allen y Fortin 2013). Además, los experimentos con ratas muestran que también forman representaciones estrechamente integradas del qué, dónde y cuándo (Ergorul y Eichenbaum 2004; Babb y Crystal 2005). Tales datos sugieren que las representaciones de la memoria de tipo episódico están extendidas entre los animales. En cualquier caso parece que los animales deben al menos ser capaces de activar representaciones en la MT usando control de atención descendente.

Téngase en mente los experimentos con roedores que hacen uso de una búsqueda interrumpida en un laberinto de brazos radiales, discutidos anteriormente en la sección 3. Aunque no hay nada en los datos que sugiera que en la segunda fase de los experimentos los animales están teniendo acceso a memorias episódicas de anteriores visitas a algunos de los brazos del laberinto, seguramente están activando al menos representaciones semánticas de algún tipo; por ejemplo, podría ser la representación de un brazo que carece de una recompensa. En los humanos, tal memoria necesitaría ser buscada en el uso de una combinación de pistas medioambientales y el control de atención descendente, que tiene como resultado que la representación sea activada en la MT. Es por tal motivo razonable asumir que lo mismo ocurre con los roedores.

Existen razones tentativas, entonces, para pensar que otros animales son capaces de usar una activación descendente de representaciones en la MT. Más razones serán discutidas más adelante en la sección 5, porque es poco probable que el uso de la MT para la prospección dependa solamente de la activación del esquema motor sin ningún enriquecimiento de la memoria semántica o episódica. En efecto, sabemos que los sistemas de memoria a largo plazo y las capacidades de prospección están estrechamente ligados, en donde el hipocampo está fuertemente implicado en cada uno de éstos (Buckner 2010). De hecho, algunos han argumentado que la estructura de los sistemas de memoria a largo plazo ha sido específicamente adaptada y moldeada al servicio del razonamiento prospectivo (Schacter, Addis y Buckner 2007).

Además, se podría pensar, bajo bases puramente teóricas, que cualquier creatura capaz de selección de atención descendente de estímulos debería también ser capaz de la activación descendente de representaciones similares en un modo fuera de línea (*offline*). Ocurriría pues, como señalamos anteriormente, la atención opera por la estimulación de la actividad neuronal de algún grupo de neuronas, mientras simultáneamente suprime la actividad de poblaciones competidoras, lo que da como resultado una emisión de información codificada en el primero conjunto. Los mismos mecanismos deberían entonces ser capaces de operar en la presencia de niveles inferiores de activación neuronal en la ausencia de estímulos

externos, que resultan en la activación endógena de representaciones en un área de trabajo global.

5. ¿Incapacidad de ensayar mentalmente una acción?

La evidencia para el ensayo mental de una acción proviene de estudios de planeación a largo plazo en animales. Sabemos que en los humanos tal planeación es conducida en gran medida a través del ensayo de acciones alternativas, con sujetos que responden afectivamente a las representaciones de la MT resultantes (Damasio 1994; Gilber y Wilson 2007). Aunque existe fuerte evidencia para la planeación a futuro en los córvidos (Correia, Dickinson y Clayton 2007; Taylor, Elliffe, Hunt y Gray 2010), me enfocaré en datos sobre primates, en donde es más fuerte el argumento a favor de mecanismos homólogos subyacentes.

Un estudio ha documentado cuidadosamente el comportamiento de un chimpancé alfa macho en zoológico (Osvath 2009; Osvath y Karvonen 2012). El chimpancé comenzó a recoger y almacenar montones de piedras muy temprano por la mañana, para lanzarlas a los visitantes del zoológico durante el día como parte de una muestra de amenaza agresiva. Cuando los vigilantes del zoológico reaccionaron para prevenir esto, removiendo cada día sus escondites antes de que el zoológico abriera, el chimpancé se mostró muy hábil al disimular sus escondites y al manufacturar más tarde proyectiles rompiendo piezas de concreto quebradizo de las paredes de su reserva. Nótese que en el momento en que recogía y encubría sus escondites se encontraba en un estado de calma, en ausencia del estímulo (los visitantes humanos) que provocarían posteriormente su enfado. Tal comportamiento en un humano estaría probablemente causado por la imaginación de la presencia posterior de la audiencia así como por el ensayo mental de las acciones involucradas en asir y lanzar proyectiles, dando como resultado una respuesta afectiva positiva que a su vez motiva la recolección de algunas piedras. Es razonable asumir que procesos similares tuvieron lugar en la mente del chimpancé.

Los datos experimentales con los chimpancés apuntan hacia la misma conclusión. En uno de los experimentos, los chimpancés no sólo seleccionaron y llevaron consigo a su dormitorio una herramienta que necesitarían el siguiente día para acceder a una recompensa deseada, sino que también recordaban traerla de vuelta con ellos a su regreso (Mulclay y Call 2006). En una réplica conceptual de este experimento por otro laboratorio, los chimpancés también seleccionaron una herramienta que necesitaban para recuperar una recompensa posterior y recordaron llevar consigo la herramienta a su regreso (Osvath y Osvath 2008). Además, los animales fueron capaces de resistir a una pequeña recompensa al momento (una uva), seleccionado en su lugar una herramienta que les permitiría acceder posteriormente a una recompensa más valiosa (un recipiente de jugo).

Asimismo, cuando se les presenta un número de objetos no familiares (mientras se les previene de tocarlos), los chimpancés seleccionaron y tomaron de manera confiable la herramienta más adecuada para obtener la próxima recompensa. Nótese que los humanos resolverían una tarea de este tipo ensayando mentalmente algunas acciones dirigidas a obtener el recipiente de jugo que involucra varios objetos, advirtiendo cuáles podrían resultar adecuados.

Esta evidencia de chimpancés en cautiverio es por completo consistente con lo que sabemos del comportamiento de los chimpancés en la vida silvestre. Por ejemplo, los chimpancés en el Congo regularmente recogen termitas de nidos tanto a nivel del suelo como subterráneos, cada uno de los cuales requiere de un conjunto distinto de herramientas. Los nidos subterráneos requieren, en especial, una vara perforada, firme y puntiguda, la cual es hecha de ramas de una especie particular de árbol. Los chimpancés nunca llegan a un sitio en el que hay un nido subterráneo sin llevar consigo tal vara, a menos que hubieran dejado previamente una en tal sitio. Y lo anterior es cierto aun cuando el árbol apropiado más cercano estuviera diez metros alejado en el bosque, desde el cual el lugar del nido no puede ser visto (Sans, Morgan y Gulick 2004). Tal comportamiento en los humanos involucraría la imaginación del objetivo junto con el ensayo mental de las acciones que se necesitan para alcanzarlo, tanto la imaginación como el ensayo mental motivan a alguien a desviarse del camino para encontrar la especie apropiada de árbol.

Los datos conductuales sugieren, entonces, que otros primates (al menos) son capaces del ensayo mental de acciones y hacen tales cosas para propósitos de planeación a futuro, tal como lo hacen los humanos. Sin embargo, por ahora el argumento a favor de esta conclusión es de tipo analógico, y asume que formas similares de comportamiento entre especies relacionadas deberían ser explicadas en términos de procesos subyacentes similares. Sería bienvenida evidencia de un tipo más directo. En especial, necesitamos paradigmas experimentales que puedan crear correspondencias entre especies, cuyos parámetros puedan ser variados en paralelo para observar si los perfiles de ejecución también responden de manera similar. Un resultado positivo proveería evidencia mucho más fuerte sobre procesos homólogos.

6. ¿Habilidades manipulativas limitadas?

En cierto sentido, el componente manipulativo de la MT consiste en una habilidad para organizar y controlar secuencias de representaciones de modo que sean relevantes a las tareas. La evidencia de una planeación a futuro en los primates y los córvidos sugiere que son capaces de hacer justo eso. Ahora bien, en otro sentido, la manipulación supone tener como objetivo una imagen de una acción mentalmente ensayada, para así trans-

formarla. Esto ha sido ampliamente estudiado en humanos usando el paradigma de rotación visual (Kosslyn 1994). Se presenta a los participantes dos formas con orientaciones que varían y se les solicita juzgar si las figuras son o no las mismas. Los sujetos resuelven estas tareas al rotar mentalmente la imagen de una forma para coincidir con la orientación de la otra y responder dependiendo de si resultado encaja o no. Entre los descubrimientos clásicos en esta literatura están que los participantes ocupan más tiempo para juzgar formas cuyas orientaciones están más alejadas una de la otra, lo que sugiere que toma tiempo el movimiento de la imagen inicial a través del espacio intermedio.

Lo que sabemos de las imágenes cerebrales y de los estudios de estimulación magnética transcraneal que usan el paradigma de rotación visual es que esa actividad en la corteza motora o premotora precede y causa la transformación subsecuente de la imagen visual (Ganis, Keenan, Kosslyn y Pascual-Leone 2000). Parece que los sujetos imaginan actuar sobre la forma representada en una de las imágenes, que inicia en una acción fuera de línea (*offline*) de, por ejemplo, rotarla con un mano, y de ese modo causan que la figura representada cambie a través del proceso de modelar directamente una acción. Uno podría preguntarse, entonces, si los animales tienen capacidades similares. Los estudios llevados a cabo con babuinos y leones marinos sugieren que las tienen, los animales muestran mayores diferencias en el tiempo de reacción a las imágenes que necesitarían ser rotadas por ángulos más grandes para asegurar un ajuste, tal como los humanos lo hacen (Vauclair, Fagot y Hopkins 1993; Mauck y Dehnnardt 1997). Sin embargo, para justificar la afirmación de que los procesos son homólogos sería importante saber si las áreas de control motor en los cerebros de los animales están igualmente involucradas en los procesos.

Conclusiones similares están apoyadas por estudios de solución de problemas y de comprensión en los primates. Por ejemplo, al estar frente a un cacahuate en el fondo de un contenedor de vidrio demasiado profundo para alcanzarlo (y que está atado a las barras de la jaula), algunos animales dieron con la estrategia de coleccionar agua en sus bocas y escupirla en el contenedor hasta que el cacahuate flote en la superficie (Mendes, Rakoczy y Call 2008; Hanus, Mendes, Tennie, Call 2011). (La misma tarea fue presentada a niños humanos, con rangos similares de éxito entre niños de 4 y 6 años de edad, pero con una mejor frecuencia de éxito entre los 8 años de edad.) Para llegar a la solución de este problema se necesita ensayar mentalmente la acción de poner agua dentro del contenedor, que de ese modo transforma la representación mental sobre la posición del cacahuate y permite al sujeto predecir que la ejecución reiterada de la acción le permitirá alcanzarlo de manera exitosa. Sin embargo, una vez más el argumento para procesos homólogos es aquí sólo uno de analogía.

7. ¿Rareza de uso?

Aun si las capacidades de la MT de los animales son comparables a aquellas de los humanos en la mayoría de sus aspectos, podría ser que los animales hagan uso de la MT sólo cuando se enfrentan con problemas prácticos, de aprendizaje o razonamiento particulares. En cambio, los humanos hacemos uso frecuente de la MT en modos que son irrelevantes a cualquier tarea actual, que de ese modo constituye una red por defecto (*default*) (Buckner, Andrews-Hanna, Schacter 2008; Spreng, Mar y Kim 2009)*. Aun cuando no estemos frente a una tarea, nuestras mentes están ocupadas con fantasías, memorias episódicas, situaciones sociales imaginadas, conversaciones imaginadas, fragmentos de canciones, y así sucesivamente, todo lo cual involucra fuertemente la MT. De hecho, incluso cuando los humanos están ocupados en una tarea, son aptos para deslizarse en el así llamado “vagabundeo mental” (*mind wandering*), en el cual la MT está poblada de representaciones no relacionadas a la que la tarea demanda (Mason 2007).

Existen pocos datos comparativos relacionados directamente a esta cuestión. Sin embargo, la sugerencia de que los humanos podrían ser únicos a este respecto es por lo menos consistente con mucha mayor cantidad de creatividad, innovación y planeación a largo plazo. Mucho del tiempo que los humanos gastan en el vagabundeo mental está ocupado con revisar y explorar escenarios futuros así como problemas y éxitos futuros. Además, existe evidencia de que el vagabundeo mental está correlacionado significativamente con la creatividad, que implica, como lo hace, atención fuera de concentración combinada con control y selección ejecutivas (Baird, et al. 2012). También se ha sugerido que la única disposición humana para ocuparse en los juegos de simulación en la niñez es una adaptación para un incremento de creatividad en la edad adulta, que nos motiva a usar la MT para propósitos de la construcción de un escenario creativo (Picciuto y Carruthers 2013).

*Los estudios de imagen cerebral de la red por defecto raramente encuentran actividad en las cortezas sensoriales del tipo que uno esperaría acompañar el uso de la MT. En parte, esto podría ser un artificio de la metodología de la sustracción involucrada en estos estudios, porque las condiciones no aparejadas por defecto involucran generalmente atención a algunas tareas presentadas de modo perceptual. Sin embargo, podría ser también porque diferentes participantes (o el mismo participante en distintos tiempos) están usando recursos de distintos sistemas sensoriales, que ocupan el habla interna en algunas ocasiones y la imaginación visual en otras. Lo que generalmente se acepta es que la operación en modo-por-defecto consiste en el recordar episódico, la prospección a futuro, y así sucesivamente, que se sabe hacen uso de la MT, y, de hecho, aparejar tareas de percepción e imaginación en dos sistemas sensoriales distintos (audición y visión) muestra tanto una red central común implicada en cada sistema (la cual coincide en su mayoría con la red de modo-por-defecto), como una actividad de modalidad-específica en áreas sensoriales intermedias que varían por condición (Daselaar, Porat, Huijbers, Pennartz, 2010).

Los datos que sugieren que el vagabundeo mental podría no ser únicamente humano provienen de un estudio que compara las redes por defecto en los humanos y los chimpancés (Rilling, et al. 2007). Regiones similares del cerebro muestran mayor actividad en reposo en ambas especies, que incluyen la corteza prefrontal media y la corteza cingular posterior, lo que sugiere que los chimpancés, también pierden mucho de su tiempo reflexionando cuando no están ocupados en otras tareas. Estos datos necesitan ser tratados con cuidado, porque las redes en modo-por-defecto que se traslapan en los humanos han sido encontradas tanto en monos como en roedores bajo condiciones de anestesia general (Vincent, et al. 2007, Lu, et al 2012). Por ello la actividad en modo-por-defecto no implica el vagabundeo mental consciente, del tipo que implicaría los recursos de la MT. Más bien, la explicación para estos descubrimientos podría ser que los principales componentes de una red por defecto (especialmente las regiones medias tanto de la corteza prefrontal como de la corteza parietal) son importantes ejes de conexión dentro de la arquitectura del cerebro, y sirven para conectar otras regiones más modulares (Sporns 2011). Las cortezas prefrontal y parietal exhiben en general mayor actividad neuronal que las regiones que éstas conectan, justo como los aeropuertos que sirven como mayores distribuidores (*hubs*) de tráfico aéreo muestran mayor actividad de vuelos que otros. Sabemos que en los humanos estos distribuidores de tráfico de redes por defecto juegan un papel importante en el vagabundeo mental. No obstante, no se sigue que cualquier animal con una conectividad cerebral similar también hará uso de su MT en reposo para recrear el pasado y explorar el futuro en los modos en que los humanos lo hacen.

Se podría proponer que tenemos evidencia directa de tal actividad de recreación en las ratas. Cuando están en reposo, o durante pausas en la exploración de una ruta, las células de lugar en el hipocampo de la rata se activan en secuencias correspondientes a porciones de la ruta ya recorrida o que está a punto de recorrer (Davidson, Kloosterman, Wilson 2009). Hay que señalar que aunque estas secuencias de activación toman lugar sobre intervalos que están linealmente relacionados con las distancias representadas, las tasas de activación son muy rápidas en comparación con la tasa normal de la rata en movimiento (que corresponden a tasas de cerca de 8 m/s). De hecho, la tasa del "recorrido mental" es 15-20 veces más rápida que el recorrido real. Esto contrasta claramente con el descubrimiento de que, cuando los humanos imaginan caminar a través de un cuarto, su recorrido imaginario toma lugar aproximadamente a la misma velocidad que el recorrido real (Decety, Jeannerod y Prablanc 1989). Esto sugiere que los procesos no son homólogos entre las dos especies y podrían servir a funciones muy distintas. De hecho, generalmente se piensa que la rápida activación de las células-de-lugar probablemente juega un papel

en la consolidación de la memoria (y, como tal, es probable que tenga lugar en los humanos así como en los roedores).

Parece entonces que actualmente no existe evidencia real que haga frente a la sugerencia de que los humanos son únicos en hacer uso frecuente de la MT para propósitos de reflexión y de vagabundeo mental. No obstante, esta sugerencia está apoyada (aunque muy débilmente) por una inferencia teórica de diferencias en la planeación a largo plazo y la creatividad.

8. Conducta y recursos conceptuales más limitados

Aun si los animales tienen capacidades de la MT que son en todos los aspectos similares a los nuestros, y que de manera similar hacen uso recurrente de éstas, podemos estar seguros de que tales capacidades son sistemáticamente diferentes de las nuestra en los contenidos que figuran en su MT. La principal razón para lo anterior es que sólo los humanos son capaces del habla. Esto quiere decir que existe un rango entero de acciones (a saber, los acciones de habla) que sólo los humanos pueden ensayar mentalmente. Además, el mucho mayor repertorio conceptual que poseen los humanos (resultado en parte de la comunicación oral previa) significa que los humanos tienen a su disposición muchas más maneras de agrupar información en la MT, lo que extiende de ese modo el alcance y flexibilidad de ésta.

Es en estos términos que podemos caracterizar el carácter único del así llamado "sistema 2" de razonamiento y toma de decisiones en los humanos. Los psicólogos que estudian el razonamiento humano han paulatinamente convergido en la hipótesis de que usamos dos distintos conjuntos de procesos cuando razonamos (Evans y Frankish 2009, Kahneman 2011, Evans 2010). El sistema 1 es rápido, inconsciente, intuitivo y se piensa que es ampliamente compartido con otros animales. El sistema 2 es reflexivo, serial, lento, sus operaciones son en gran parte conscientes y hace uso de los recursos limitados de la MT. Muchos procesos del sistema 2 (pero de ninguna manera todos) hacen uso de ensayos mentales de oraciones y frases en el habla interna, así a este respecto el sistema 2 es únicamente humano. Además, dado que la MT y el factor *g* de inteligencia coinciden, las diferencias en las capacidades de la MT explican una porción significativa de la variación entre las personas en pruebas sobre sus habilidades de razonamiento, con el resto de variación explicada por las diferencias tanto en la disposición de los sujetos para detenerse y reflexionar antes de responder, como en su conocimiento de normas de razonamiento, o su "programación mental" (*mindware*) (Stanovich 2009).

Si los estudios sobre animales revisados anteriormente han sido interpretados de manera correcta, entonces el sistema 2 como tal no sería únicamente humano. Sucedería que cualquier animal que esté ocupado

en la prospección, que concibe y responde afectivamente a las consecuencias de varias acciones a las cuales está abierto (que son ensayadas mentalmente en orden) y contará como tomando parte del sistema 2 de procesamiento. Lo que resultaría único en los humanos es nuestra habilidad de extender en forma considerable los objetos y formas del pensamiento reflexivo en el cual podemos estar ocupados en virtud de nuestra capacidad para ensayar el habla de manera mental.

CONCLUSIONES

Podemos estar seguros que otros primates, de cualquier modo, tienen sistemas de MT que en algunos aspectos son homólogos a los nuestros. Sólo podemos estar seguros de que los humanos son únicos en algunos de los usos que hacen de la MT, particularmente del habla interna. Sin embargo, entre estos dos ítems de conocimiento existe un espacio amplio de posibilidades acerca del que poco se sabe con certeza. Parece probable, sobre la evidencia actual, que otros primates (y quizá todos los mamíferos) tiene habilidades de retención puras, cuyos límites son similares a aquellos de los humanos. Además, mientras que los humanos no son en modo alguno los que tienen la capacidad de prospección y de planeación a futuro usando la MT, parece probable que los humanos sobrepasan en sus habilidades para apoyar inferencias y desarrollar atención y ensayos de manera flexible, que sirven para mantener y manipular representaciones en la MT. Asimismo, existen algunas razones para sospechar que los humanos podrían ser los únicos que de manera frecuente hacen uso de sus habilidades de MT en tareas independientes. Con todo, hasta que exista un esfuerzo sostenido por los psicólogos comparativos para idear y llevar a cabo pruebas de ajuste de la habilidad de la MT que involucre humanos y varias otras especies de animales, muchas de estas afirmaciones deben permanecer, al menos, como parcialmente especulativas.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, T., Fortin, N. (2013), "The evolution of episodic memory," *Proc Natl Acad Sci USA*, 10.1073/pnas.1301199110.
- Baars, B.J. (2002), "The conscious access hypothesis: Origins and recent evidence," *Trends Cogn Sci* 6(1): 47–52.
- Babb, S., Crystal, J. (2005), "Discrimination of what, when, and where: Implications for episodic-like memory in rats," *Learn Motiv* 36: 177–189.
- Baluch, F., Itti, L. (2011), "Mechanisms of top-down attention," *Trends Neurosci* 34(4): 210–224.
- Barth, J., Call, J. (2006), "Tracking the displacement of objects: A series of tasks with great apes and young children," *J Exp Psychol* 32: 239–252.
- Baird, B., et al. (2012), "Inspired by distraction: Mind wandering facilitates creative incubation," *Psychol Sci* 23(10): 1117–1122.
- Bräuer, J., Call, J. (2011), "The magic cup: Great apes and domestic dogs (*Canis familiaris*) individuate objects according to their properties," *J Comp Psychol* 125(3): 353–361.
- Botvinick, M.M., et al. (2009), "An analysis of immediate serial recall performance in a macaque," *Anim Cogn* 12(5): 671–678.
- Buckner, R.L., (2010), "The role of the hippocampus in prediction and imagination," *Annu Rev Psychol* 61: 27–48, C1–C8.
- Buckner, R.L., Andrews-Hanna, J.R., Schacter, D.L. (2008), "The brain's default network: Anatomy, function, and relevance to disease," *Ann N Y Acad Sci* 1124: 1–38.
- Chooi, W.-T., Thompson, L. (2012), "Working memory training does not improve intelligence in healthy young adults," *Intelligence* 40: 531–542.
- Clayton, N.S., Yu, K.S., Dickinson, A. (2003), "Interacting Cache memories: Evidence for flexible memory use by Western Scrub-Jays (*Aphelocoma californica*)," *J Exp Psychol Anim Behav Process* 29(1): 14–22.
- Correia, S.P., Dickinson, A., Clayton, N.S. (2007), "Western scrub-jays anticipate future needs independently of their current motivational state," *Curr Biol* 17(10): 856–861.
- Cowan, N. (2001), "The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity," *Behav Brain Sci* 24(1): 87–114.
- Cowan, N., et al. (2005), "On the capacity of attention: Its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes," *Cognit Psychol* 51(1): 42–100.
- Cowan, N., AuBuchon, A.M., Gilchrist, A.L., Ricker, T.J., Saults, J.S. (2011), "Age differences in visual working memory capacity: Not based on encoding limitations," *Dev Sci* 14(5): 1066–1074.
- Damasio, Anton (1994), *Descartes' Error*. New York: G. P. Putnam's Sons.
- Daselaar, S.M., Porat, Y., Huijbers, W., Pennartz, C.M. (2010), "Modality-specific and modality-independent components of the human imagery system," *Neuroimage* 52(2): 677–685.
- Davidson, T.J., Kloosterman, F., Wilson, M.A. (2009), "Hippocampal replay of extended experience," *Neuron* 63(4): 497–507.
- Decety, J., Jeannerod, M., Prablanc, C. (1989), "The timing of mentally represented actions," *Behav Brain Res* 34(1–2): 35–42.
- Dehaene, S., Changeux, J.P., Naccache, L., Sackur, J., Sergent, C. (2006), "Conscious, preconscious, and subliminal processing: A testable taxonomy," *Trends Cogn Sci* 10(5): 204–211.

- Dudchenko, P.A. (2004), "An overview of the tasks used to test working memory in rodents," *Neurosci Biobehav Rev* 28(7): 699–709.
- Eichenbaum, H. (2013), "Memory on time," *Trends Cogn Sci* 17(2): 81–88.
- Engle, R. (2010), "Role of working-memory capacity in cognitive control," *Curr Anthropol* 51: S17–S26.
- Ericsson, K.A., Kintsch, W. (1995), "Long-term working memory," *Psychol Rev* 102(2): 211–245.
- Ergorul, C., Eichenbaum, H. (2004), "The hippocampus and memory for "what," "where," and "when,"" *Learn Mem* 11(4): 397–405.
- Evans, J. (2010), *Thinking Twice*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Evans, J., Frankish, K. (eds.) (2009), *In Two Minds: Dual Processes and Beyond*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Fagot, J., De Lillo, C. (2011), "A comparative study of working memory: Immediate serial spatial recall in baboons (*Papio papio*) and humans," *Neuropsychologia* 49(14): 3870–3880.
- Feigenson, L., Carey, S. (2005), "On the limits of infants' quantification of small object arrays," *Cognition* 97(3): 295–313.
- Ganis, G., Keenan, J.P., Kosslyn, S.M., Pascual-Leone, A. (2000), "Transcranial magnetic stimulation of primary motor cortex affects mental rotation," *Cereb Cortex* 10(2): 175–180.
- Gazzaley, A., Cooney, J.W., McEvoy, K., Knight, R.T., D'Esposito, M. (2005), "Top-down enhancement and suppression of the magnitude and speed of neural activity," *J Cogn Neurosci* 17(3): 507–517.
- Gilbert, D.T., Wilson, T.D. (2007), "Prospection: Experiencing the future," *Science* 317(5843): 1351–1354.
- Goldman-Rakic, P.S. (1995), "Cellular basis of working memory," *Neuron* 14(3): 477–485. 23.
- Goldman-Rakic, P.S., Funahashi, S., Bruce, C.J. (1990), "Neocortical memory circuits," *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 55: 1025–1038.
- Hauser, M.D., Carey, S., Hauser, L.B. (2000), "Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys," *Proc Biol Sci* 267(1445): 829–833.
- Hanus, D., Mendes, N., Tennie, C., Call, J. (2011), "Comparing the performance of apes and human children in the floating peanut task," *PLoS ONE* 6: e19555.
- Inoue, S., Matsuzawa, T. (2007), "Working memory of numerals in chimpanzees," *Curr Biol* 17(23): R1004–R1005.
- Jaeggi, S.M., Buschkuhl, M., Jonides, J., Perrig, W.J. (2008), "Improving fluid intelligence with training on working memory," *Proc Natl Acad Sci USA* 105(19): 6829–6833.
- Jaeggi, S.M., Buschkuhl, M., Jonides, J., Shah, P. (2011), "Short- and long-term benefits of cognitive training," *Proc Natl Acad Sci USA* 108(25): 10081–10086.
- Jeannerod, M. (2006), *Motor Cognition*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Jonides, J., et al. (2008), "The mind and brain of short-term memory," *Annu Rev Psychol* 59: 193–224.
- Kane, M.J., Hambrick, D.Z., Conway, AR (2005), "Working memory capacity and fluid intelligence are strongly related constructs: Comment on Ackerman, Beier, and Boyle (2005)," *Psychol Bull* 131(1): 66–71.
- Kahneman, D. (2011), *Thinking, Fast and Slow*. New York: Farrar, Strauss and Giroux.
- Knudsen, E.I. (2007), "Fundamental components of attention," *Annu Rev Neurosci* 30: 57–78.

- Kolata, S., et al. (2005), "Variations in working memory capacity predict individual differences in general learning abilities among genetically diverse mice," *Neurobiol Learn Mem* 84(3): 241–246.
- Kolata, S., Light, K., Grossman, H.C., Hale, G., Matzel, L.D. (2007), "Selective attention is a primary determinant of the relationship between working memory and general learning ability in outbred mice," *Learn Mem* 14(1): 22–28.
- Kosslyn, S. (1994), *Image and Brain*. Cambridge: MIT Press.
- Light, K.R., et al. (2010), "Working memory training promotes general cognitive abilities in genetically heterogeneous mice," *Curr Biol* 20(8): 777–782.
- Lu, H., et al. (2012), "Rat brains also have a default mode network," *Proc Natl Acad Sci USA* 109(10): 3979–3984.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A., Desimone, R. (1997), "Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex," *J Neurophysiol* 77(1): 24–42.
- Mason, M.F., et al. (2007), "Wandering minds: The default network and stimulus-independent thought," *Science* 315(5810): 393–395.
- Mauck, B., Dehnhardt, G. (1997), "Mental rotation in a California sea lion (*Zalophus californianus*)" *J Exp Biol* 200(Pt 9): 1309–1316.
- Matzel, L.D., et al. (2003), "Individual differences in the expression of a "general" learning ability in mice," *J Neurosci* 23(16): 6423–6433.
- Mendes, N., Rakoczy, H., Call, J. (2008) "Ape metaphysics: Object individuation without language," *Cognition* 106(2): 730–749.
- Miller, G.A. (1956), "The magical number seven plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information," *Psychol Rev* 63(2): 81–97.
- Milner, D., Goodale, M. (1995), *The Visual Brain in Action*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Mulcahy, N.J., Call, J. (2006), "Apes save tools for future use," *Science* 312(5776): 1038–1040.
- Osvath, M. (2009), "Spontaneous planning for future stone throwing by a male chimpanzee," *Curr Biol* 19(5): R190–R191.
- Osvath, M., Karvonen, E. (2012), "Spontaneous innovation for future deception in a male chimpanzee," *PLoS ONE* 7(5): e36782.
- Osvath, M., Osvath, H. (2008), "Chimpanzee and orangutan forethought: Self-control and pre-experience in the face of future tool use," *Anim Cogn* 11: 661–674.
- Postle, B.R. (2006), "Working memory as an emergent property of the mind and brain," *Neuroscience* 139(1): 23–38.
- Picciuto, E., Carruthers, P. (2013), "The origins of creativity," in E. Paul E y S. Kaufman (eds.), *The Philosophy of Creativity*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Read, D.W. (2008), "Working memory: A cognitive limit to non-human primate recursive thinking prior to hominid evolution?," *Evol Psychol* 6: 676–714.
- Rilling, J.K., et al. (2007), "A comparison of resting-state brain activity in humans and chimpanzees," *Proc Natl Acad Sci USA* 104(43): 17146–17151.
- Sanz, C., Morgan, D., Gulick, S. (2004), "New insights into chimpanzees, tools, and termites from the Congo Basin," *Am Nat* 164(5): 567–581.
- Schacter, D.L., Addis, D.R., Buckner, R.L. (2007), "Remembering the past to imagine the future: The prospective brain," *Nat Rev Neurosci* 8(9): 657–661.
- Shettleworth, S. (2010), *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford: Oxford Univ Press.
- Sporns, O. (2011), *Networks of the Brain*. Cambridge, MA: MIT Press.

- Spreng, R.N., Mar, R.A., Kim, A.S. (2009), "The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: A quantitative meta-analysis," *J Cogn Neurosci* 21(3): 489–510.
- Squire, L.R. (1992), "Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys, and humans," *Psychol Rev* 99(2): 195–231.
- Suddendorf, T., Corballis, M.C. (2007), "The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans?," *Behav Brain Sci* 30(3): 299–313.
- Stanovich, K. (2009), *What Intelligence Tests Miss*. New Haven: Yale Univ Press.
- Taylor, A.H., Elliffe, D., Hunt, G.R., Gray, RD (2010), "Complex cognition and behavioural innovation in New Caledonian crows," *Proc Biol Sci* 277(1694): 2637–2643.
- Uller, C., Lewis, J. (2009), "Horses (*Equus caballus*) select the greater of two quantities in small numerical contrasts," *Anim Cogn* 12(5): 733–738.
- Unsworth, N., Engle, R.W. (2007), "The nature of individual differences in working memory capacity: Active maintenance in primary memory and controlled search from secondary memory," *Psychol Rev* 114(1): 104–132.
- Vauclair, J., Fagot, J., Hopkins, W. (1993), "Rotation of mental images in baboons when the visual input is directed to the left hemisphere," *Psych Sci* 4(2): 99–103.
- Vincent, J.L., et al. (2007), "Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain," *Nature* 447(7140): 83–86.
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z (2000), "Computational principles of movement neuroscience," *Nat Neurosci* 3(Suppl): 1212–1217.