

Control inhibitorio en perros domésticos: ¿qué sabemos hasta ahora?

Inhibitory Control in Domestic Dogs: What do we Know so Far? Controle inibitório em cachorros domésticos: o que sabemos até agora?

Jesica Fagnani*, Gabriela Barrera*, Mariana Bentosela**

*Instituto de Ciencias Veterinarias del Litoral, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina. **Instituto de Investigaciones Médicas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Doi: <http://dx.doi.org/10.12804/apl34.3.2016.11>

Resumen

Este trabajo revisa el estado actual de la literatura sobre el control inhibitorio en perros domésticos (*Canis familiaris*). Para tal fin, previamente se pretende definir los dos paradigmas vigentes para evaluar el control inhibitorio, ejemplificarlos con algunas tareas que han sido utilizadas en perros, y finalmente revisar cuáles son los aportes y las áreas aún no estudiadas sobre la temática en estos animales. Se concluye que, a pesar de que el perro es un buen modelo de estudio, existen pocos trabajos que midan específicamente el fenómeno y sus resultados aún no son lo suficientemente concluyentes. Esta revisión aportará de modo general al conocimiento de los procesos de control inhibitorio, particularmente en perros domésticos. En el ámbito práctico, estudiar este fenómeno es de utilidad tanto para la mejora de las

estrategias de aprendizaje y adiestramiento en las áreas de trabajo, como búsqueda y rescate o terapia asistida, como para el valioso papel que tienen como mascotas, siendo por tanto de gran apoyo al bienestar humano.

Palabras clave: perros; inhibición; impulsividad; auto-control; comunicación.

Abstract

This paper examines the current literature of inhibitory control in domestic dogs (*Canis familiaris*). To this end, we previously define the two existing paradigms to evaluate inhibitory control, illustrate them with examples of some tasks that have been used in dogs, and finally detect which are the contributions and the areas not yet studied on the subject in these animals. We conclude that although dogs are a good comparative model, there are

* Jesica Fagnani, Gabriela Barrera, Grupo de Investigación del Comportamiento en Cánidos (ICOC), Instituto de Ciencias Veterinarias del Litoral (ICiVet Litoral), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina; **Mariana Bentosela, Grupo de Investigación del Comportamiento en Cánidos (ICOC), Instituto de Investigaciones Médicas (IDIM), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

La correspondencia relacionada con este artículo debe ser dirigida a Mariana Bentosela, Instituto de Investigaciones Médicas (IDIM) CONICET-UBA, Combatientes de Malvinas 3150 (1426), Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: marianabentosela@gmail.com

Cómo citar este artículo: Fagnani, J., Barrera, G., & Bentosela, M. (2016). Control inhibitorio en perros domésticos: ¿qué sabemos hasta ahora? *Avances en Psicología Latinoamericana*, 34(3), 587-603. doi: <http://dx.doi.org/10.12804/apl34.3.2016.11>

few studies that specifically measure this phenomenon, and these results are not yet conclusive. This review will contribute in a general level to the knowledge of inhibitory control processes, and particularly in domestic dogs. At an applied level, it is useful for improving learning strategies and training in the areas of assistance and therapy, and in the valuable role as pets, thus being very supportive to human welfare.

Keywords: dogs; inhibition; impulsivity; self-control; communication.

Resumo

Este trabalho revisa o estado atual da literatura sobre o controle inibitório em cachorros domésticos (*Canis familiaris*). Para tal fim, previamente se pretende definir os dois paradigmas vigentes para avaliar o controle inibitório, exemplifica-los com algumas tarefas que têm sido utilizadas em cachorros, e finalmente revisar quais são os apores e as áreas ainda não estudadas sobre a temática nestes animais. Conclui-se que, apesar do cachorro é um bom modelo de estudo, existem poucos trabalhos que meçam especificamente o fenômeno, e os seus resultados ainda não são suficientemente conclusivos. Esta revisão apontará de modo geral ao conhecimento dos processos de controle inibitório, e particularmente em cachorros domésticos. No nível aplicado, estudar este fenômeno é de utilidade para a melhora das estratégias de aprendizagem e adestramento nas áreas de trabalho como busca y resgate ou terapia assistida, e no valioso papel como animal de estimação, sendo, portanto, de grande apoio ao bem-estar humano.

Palavras-chave: cachorros; inibição; impulsividade; autocontrole; comunicação.

El *control inhibitorio* —o función inhibitoria de las respuestas— puede ser entendido como el mecanismo ejecutivo regulador de un continuo que incluye a la *impulsividad* en uno de los extremos y al *autocontrol de los impulsos* en el extremo opuesto (Evenden, 1999; Stevens, 2010).

Dicho mecanismo constituye un rasgo de gran relevancia tanto para la vida cotidiana de los individuos como para diversas alteraciones que se presentan en la clínica, dado que afecta el desarrollo de comportamientos complejos e interviene significativamente en diferentes patologías (e.g. Evenden, 1999; Stahl et al., 2014). Por estos motivos ha sido un fenómeno psicológico ampliamente estudiado desde diversas disciplinas, como la psicología de la personalidad humana (e.g. Buss & Plomin, 1975), la psiquiatría (e.g. Cloninger, 1987) y la psicología comparada (e.g. Rachlin, 1995).

Esta última disciplina ha puesto mayor énfasis en la comparación entre los hombres y otros primates, dado su estrecho parentesco evolutivo. Sin embargo, en las últimas décadas surgió un creciente interés por el estudio de la cognición social en el perro doméstico. Pese a la distancia filogenética, los miles de años de domesticación junto al estrecho contacto social en la ontogenia pudieron favorecer el surgimiento de habilidades similares a las personas por procesos de evolución convergente (Miklósi, Topál, & Csányi, 2004). Más aún, este vínculo con las personas desde el comienzo de sus vidas les brinda a los perros innumerables oportunidades de aprendizaje sobre comportamientos humanos (Udell & Wynne, 2010), incluidos aquellos que no se producen inmediatamente y, por tanto, requieren de control inhibitorio por parte del animal. Por ejemplo, los perros frecuentemente deben esperar para recibir comida o un premio, a veces rechazan determinados alimentos si estiman que pueden obtener algo mejor, son capaces de esperar los preparativos de sus dueños cuando se resuelve dar un paseo, entre otras innumerables situaciones. Además, numerosos perros que cumplen diversas tareas en la comunidad están expuestos a entrenamientos complejos que exigen tolerar demoras antes de recibir un refuerzo (Jakovcevic & Bentosela, 2009), lo cual podría representar un buen modelo de la necesidad de desarrollar control inhibitorio.

Teniendo en cuenta esto, el objetivo de este trabajo es revisar los estudios sobre control inhibitorio

en perros domésticos, aportando al conocimiento teórico del fenómeno y a su impacto aplicado tanto en los perros como en las personas y su entorno inmediato. Para ello, previamente se pretende definir los dos paradigmas vigentes para evaluar el control inhibitorio en animales en general. Si bien cada uno de ellos involucra una serie de tareas que han sido utilizadas en una amplia variedad de especies, a los fines de nuestro trabajo, y considerando su extensión, sólo describiremos las tareas que han sido utilizadas en perros. Para el resto de los procedimientos se brindarán referencias apropiadas para ampliar la información. Luego se pretende revisar cuáles son los aportes y las áreas aún no estudiadas sobre la temática en perros, para finalmente establecer conclusiones y sugerir direcciones futuras de estudio.

El control inhibitorio en perros ha sido comúnmente abordado como rasgo de personalidad, pero se ha resaltado especialmente en el contexto de la conducta agresiva, quedando limitado al concepto de *agresión impulsiva* (Fatjó, Amat, & Manteca, 2005; Overall, 2001; Peremans et al., 2003). Ésta es definida como los comportamientos agresivos que ocurren en ausencia de señales de advertencia por parte del animal o con señales previas reducidas (Fatjó et al., 2005) y se considera asociada a una falla en el control inhibitorio de la conducta (Wright, Mills, & Pollux, 2012). Según Wright, Mills y Pollux (2011), estos estudios utilizan una visión restringida de las manifestaciones de la conducta impulsiva de los perros, sin considerar los contextos no-agresivos, siendo, por tanto, necesario una consideración más general del fenómeno. Teniendo en cuenta este aspecto, en esta revisión se abordará el control inhibitorio considerándolo de modo más amplio y general.

Control inhibitorio: definiciones y factores asociados

El control inhibitorio es un componente crucial y bien estudiado de la función ejecutiva y participa

en diversos procesos de toma de decisiones (e.g. Tangney, Baumeister, & Boone, 2004). Siendo de suma importancia dado su potencial impacto en muchas funciones biológicamente relevantes que van desde el éxito reproductivo hasta la eficiencia de forrajeo (MacLean et al., 2014).

Puede ser definido como el conjunto de procesos que permiten a los individuos, primero, decidir o elegir sobre diversos objetivos a largo plazo —rechazar una opción inmediata menos valiosa para elegir una que requiere esperar cierto tiempo pero que se considera más valiosa—, y, segundo, mantener y perseguir estos objetivos demorados sin ser interrumpidos o interferidos por otros impulsos preponderantes (Stahl et al., 2014). El éxito para lograr el primer y segundo paso se denominan *elección* y *acción autocontrolada*, respectivamente, mientras la incapacidad de lograrlos se define como *elección* y *acción impulsiva* (Broos et al., 2012). Como se puede apreciar en esta definición, el control inhibitorio involucra el éxito o fracaso del mecanismo regulador, respectivamente, autocontrol e impulsividad.

En este sentido, se encuentran investigaciones que abordan la temática desde el concepto más amplio de control inhibitorio (e.g. Bray, MacLean, & Hare, 2014), pero otras lo realizan desde la impulsividad (e.g. Wright et al., 2011) o bien desde el autocontrol (e.g. Miller, Pattison, DeWalt, Rayburn-Reeves, & Zentall, 2010), no resultando fácilmente intuitivo el criterio de selección de uno u otro término. Si bien hay desacuerdo en cuanto a la definición del concepto de impulsividad (e.g. Evenden, 1999; Stahl et al., 2014), hay consenso en definirlo como un constructo multidimensional, entendiéndose por esto que refleja distintos procesos cognitivos, emocionales y neuronales subyacentes que se supone actuarían en conjunto (Stahl et al., 2014). Entre ellos se encuentran: la inhibición de las respuestas (Soubrié, 1986), la resistencia a la demora del reforzamiento (Logue, 1988), la flexibilidad comportamental (Ho, Al-Zahrani, Al-Rumaitea, Bradshaw & Sza-badi, 1998), la respuesta

prematura y la ausencia de persistencia (Evenden, 1999), entre otros. Esto resulta razonable puesto que, si se lo considera como componente de las funciones ejecutivas, éstas engloban en sí varios procesos que incluyen, por ejemplo, la memoria de trabajo, el razonamiento, la flexibilidad, la resolución de problemas, la planificación y la ejecución (Chan, Shum, Touloupoulou, & Chen, 2008). Siguiendo a Stahl et al. (2014), se considera que la impulsividad consta de varios componentes pero no existe acuerdo de cuáles y cuántos son, lo cual, a su vez, dificulta la elección de un paradigma adecuado para medirla.

Un fenómeno asociado al control inhibitorio en las elecciones (impulsivas versus autocontroladas) es el *descuento temporal* (Mazur, 1987), el cual puede explicar por qué los individuos eligen con mucha frecuencia las recompensas inmediatas (e.g. Stevens, 2010; Stevens & Stephens, 2009). Al parecer los animales no sólo consideran el valor de un reforzador en función de su tamaño o cantidad, sino que también lo consideran inversamente asociado con la cantidad de tiempo que tienen que esperar para obtenerlo. El descuento temporal sigue una función hiperbólica en humanos y varios animales (e.g. Rosati, Stevens, Hare, & Hauser, 2007), lo cual significa que a medida que aumenta la duración de una demora el valor subjetivo de la recompensa disminuye y aumenta la probabilidad de que algún evento interrumpa su obtención, reduciendo de esta manera la disposición a esperar (Mazur, 1987). De este modo, se entiende que a veces resultaría adaptativa una elección impulsiva de refuerzos inmediatos por parte de un individuo que ha realizado una evaluación de los riesgos presentes en el entorno. Este dato permite argumentar la posibilidad de que el control inhibitorio pueda estar influenciado por variables contextuales que favorecen u obstaculizan las respuestas.

En cuanto a esto último, existe un debate en la literatura proveniente especialmente de estudios con humanos acerca de la variabilidad versus la consistencia contextual del control inhibitorio,

encontrándose cierto apoyo empírico para ambas (e.g. variabilidad: Bray et al., 2014; Evans et al., 2012; Tsukayama & Duckworth, 2010; consistencia: Baumeister, Bratslavsky, Muraven, & Tice, 1998; Duckworth & Seligman, 2005; Riemer, Mills, & Wright, 2013). Entonces, por un lado, podría ser que el control inhibitorio esté sujeto a interferencias de las demandas específicas de las tareas que imponen contextos diferentes, lo cual implica que el rendimiento de diferentes especies e individuos variaría a través de las diferentes situaciones, dependiendo, por ejemplo, de qué habilidades cognitivas específicas son requeridas para resolver un problema o decisión particular. Por otro lado, si se considera que los animales podrían necesitar control inhibitorio para producir resultados adaptativos a través de los contextos, se podría plantear que es un mecanismo altamente generalizado y relativamente estable a través de diferentes contextos de toma de decisiones. Dentro de las dimensiones estudiadas hasta ahora para evaluar la consistencia de la respuesta entre los contextos se encuentran, por ejemplo, el grado de certidumbre en que la recompensa demorada aparecerá (e.g. Stevens, 2010; McGuire & Kable, 2012); la presencia o no de objetos dentro del contexto que pudieran usarse como distractores y mejorar la habilidad de autocontrol (e.g. Evans & Beran, 2007); la visibilidad del refuerzo (e.g. Evans, Beran, Paglieri, & Addessi, 2012), entre otros. Este debate se encuentra actualmente abierto y no se han encontrado datos, dentro de los estudios consultados, que arrojen resultados concluyentes.

Finalmente, otro fenómeno asociado al control inhibitorio es el *agotamiento del yo*, el cual demuestra que la habilidad para el autocontrol de los impulsos podría ser un recurso limitado, puesto que ejercerlo genera un agotamiento y los esfuerzos posteriores para controlar el comportamiento se deterioran (e.g. Miller et al., 2010; Miller, DeWall, Pattison, Molet, & Zentall, 2012). Este fenómeno será ejemplificado más adelante a partir de un estudio con perros.

Paradigmas de estudio del control inhibitorio

Los estudios sobre control inhibitorio en animales humanos y no humanos cuentan con antecedentes de larga data (e.g. Rachlin & Green, 1972), y si bien son abordados desde una gran variedad de modelos, en parte porque son investigados desde diferentes disciplinas (Osvath & Osvath, 2008), podrían clasificarse dos paradigmas generales típicamente utilizados para medirlo (Evenden, 1999): tolerancia a la demora del reforzamiento e inhibición de respuestas. La diferencia más importante entre uno y otro podría ser que el primero mide especialmente la elección impulsiva versus autocontrolada, y el segundo la acción impulsiva versus autocontrolada, involucrándose así a los dos elementos esenciales de la definición de control inhibitorio.

Dentro del paradigma de tolerancia, las tareas usadas miden la elección de un animal entre un reforzador pequeño e inmediato y un reforzador grande y demorado, la duración del mantenimiento de la elección de un refuerzo demorado, y la tolerancia a la demora de un refuerzo. La tarea de *elección demorada* es una de las más comúnmente utilizadas, la cual consiste en darles a elegir a los sujetos entre una recompensa inmediata y menos apetitiva —generalmente de menor tamaño, pero también podría darse de menor calidad— y otra recompensa demorada pero más apetitiva y valorada (ver revisión en Stevens & Stephens, 2009).

Otro grupo de tareas miden el *mantenimiento de la demora del refuerzo*, ya que requieren que la decisión de esperar se mantenga durante todo el intervalo de demora; se le presentan a los sujetos las recompensas accesibles, lo cual demanda una continua inhibición comportamental de la respuesta preponderante de comer la recompensa (Paglieri et al., 2013). La diferencia con la tarea de elección demorada es que aquella requiere una decisión única en el inicio de la prueba y los sujetos no tienen otra oportunidad de modificar sus respuestas

hasta terminada la demora del ensayo (Shiffman, 2009), en cambio en ésta las dos opciones permanecen accesibles y los sujetos pueden revertir su decisión (Vick, Bovet, & Anderson, 2009). Se encontraron algunos subtipos principales de tareas de mantenimiento: la clásica *prueba del malvavisco* (ver revisión en Mischel, 2014), la *tarea de acumulación de comida* (e.g. Paglieri et al., 2013; Pelé, Micheletta, Uhlrich, Thierry, & Dufour, 2011), y la *tarea de intercambio demorado* (e.g. Brosnan & Beran, 2009; Leonardi, Vick, & Dufour, 2012). Así mismo, se encontró un desarrollo reciente llamado *tarea de demora híbrida* (Paglieri et al., 2013) que combina en un mismo protocolo las características de las tareas de elección y de mantenimiento. Hasta nuestro conocimiento, entre estos subtipos sólo el intercambio demorado se ha probado en perros; tal procedimiento consiste en darles a los sujetos un alimento y luego ofrecerles la opción de cambiarlo por otro que difiere en mayor calidad o cantidad, de modo que el requisito es conservar pero no consumir una recompensa durante todo el ensayo con el fin de hacer el intercambio con el experimentador (Leonardi et al., 2012).

Dentro del paradigma de inhibición, las tareas evalúan la capacidad del sujeto para inhibir, retrasar o interrumpir voluntariamente la conducta en respuesta a estímulos (e.g. Eagle & Robins, 2003). Una prueba bastante estandarizada y frecuentemente utilizada en varias especies es la *tarea A-no-B* (e.g. Amici, Aureli, & Call, 2008; Bray et al., 2014; MacLean et al., 2014; Topál, Gergely, Erdohegyi, Csibra, & Miklósi, 2009). Los sujetos observan tres tazas alineadas y una recompensa que se coloca en una de las dos tazas ubicadas en la posición exterior A, y se les permite recuperar el refuerzo por tres ensayos consecutivos. En el cuarto ensayo, los sujetos observan cómo el experimentador inmediatamente quita el refuerzo de A y lo pasa a la otra taza exterior B; luego se les permite a los sujetos buscar la recompensa, evaluando si logran inhibir la respuesta preponderante de buscar en un lugar A previamente reforzado (Amici et al., 2008).

Otro procedimiento usualmente empleado en este paradigma es la *tarea del cilindro*, en la que los sujetos aprenden primero a buscar comida escondida en el interior de un cilindro opaco por una serie de ensayos, y luego de un intervalo se inicia el mismo procedimiento pero se sustituye el cilindro opaco por uno transparente. Esta tarea demanda inhibir el impulso de llegar a la comida directamente —chocar con el cilindro— en favor de la respuesta desvío o rodeo (MacLean et al., 2014). En otros estudios se suele utilizar una caja en vez de un cilindro (e.g. Boogert, Anderson, Peters, Searcy, & Nowicki, 2011) pero el procedimiento es el mismo.

Estas dos tareas inhibitorias se han evaluado en perros, no obstante, dentro del paradigma de inhibición de respuesta, el espectro de tareas es amplio y existen otras pruebas comúnmente utilizadas, por ejemplo: *tarea de recompensa inversa* (ver revisión en Shifferman, 2009); *tarea de la taza del medio*, *tarea de los agujeros en el plexiglás* (e.g. Amici et al., 2008); *tarea de la puerta batiente* (Vlamings, 2006); *la tarea hacer-no-hacer* (ver revisión en Wright, Lipszyc, Dupuis, Thayaparajah, & Schachar, 2014), y *la tarea de la señal de parada* (ver revisión en Lipszyc & Schachar, 2010).

Esta riqueza de tareas permite poner a prueba a los sujetos en diferentes contextos experimentales para apreciar mejor sus capacidades (Pelé et al., 2011). Sin embargo, se encontró que existe un debate en cuanto a la validez convergente entre las tareas, encontrándose, por un lado, investigaciones que muestran obstáculos al momento de comparar el desempeño de diferentes especies en una misma tarea (e.g. Broos et al., 2012; MacLean et al., 2014; Pelé et al., 2011), y, por otro lado, investigaciones cuyos resultados muestran ausencia o escasa correlación entre las distintas pruebas aplicadas a individuos de una misma especie (e.g. Bray et al., 2014; Vick et al., 2009). Finalmente, el problema de correlación se presenta asimismo entre un paradigma y otro (e.g. Paglieri et al., 2013). Este debate es un tema arduo que requiere aún de

numerosas evidencias empíricas pero que excede a los objetivos de esta revisión, por lo que no se ahondara en éste.

En síntesis, los dos paradigmas más utilizados en el estudio del control inhibitorio son la tolerancia a la demora del reforzamiento y la inhibición de respuestas. Dentro de cada uno de ellos se encontraron variadas tareas relativamente estandarizadas y utilizadas con frecuencia para evaluar a diferentes especies. Hasta el momento sólo un número menor de ellas ha sido usado en perros.

Control inhibitorio en perros domésticos

Existen ciertos antecedentes de estudios clásicos en los que se evaluaba a los perros en tareas de inhibición comportamental, pero el objetivo no era la evaluación del control inhibitorio en sí mismo, sino otros fenómenos de interés para la época, como la herencia, la domesticación y el aprendizaje (e.g. Frank & Frank, 1983; Scott & Fuller, 1965; Scott, Shepard, & Werboff, 1967). Así mismo, existen antecedentes de cuestionarios de reporte de dueños que incluyen un componente de control inhibitorio pero en el marco de un interés de evaluación de la personalidad general o en combinación con otros constructos (e.g. Escala TDAH para perros de Vas, Topál, Pách, & Miklósi, 2007; Escala Comportamental de Actividad Impulsividad AIBS de Kubinyi et al., 2012). A continuación, se describen las investigaciones halladas hasta la fecha en perros domésticos.

Estudios en perros desde el paradigma de tolerancia a la demora del reforzamiento

El estudio de Wright et al. (2012) aparece como uno de los más interesantes dada la variedad de medidas tomadas, su integración y resultados. Los autores tomaron medidas fisiológicas y comportamentales de impulsividad y las correlacionaron con la Escala de Evaluación de la Impulsividad en Perros (DIAS, Wright et al., 2011). Esta escala fue

desarrollada previamente con el objetivo de evaluar la impulsividad como rasgo de temperamento; a partir de los reportes de 571 dueños, se generó una estructura de tres factores (regulación del comportamiento, agresión y respuesta a la novedad, y capacidad de respuesta), mostrando fiabilidad y validez como medida psicométrica (Wright et al., 2011). Las medidas comportamentales de Wright et al. (2012) consistían en una tarea de elección de objeto que utilizaba como estímulos dos paneles de madera de distinto color que el perro podía presionar con la pata o el hocico. Un panel dispensaba un pellet de comida en forma inmediata y el otro tres pellets con una demora de 3 segundos. Si los perros elegían presionar la palanca demorada, ésta se incrementaba un segundo para el próximo ensayo. La demora máxima tolerada en este test tuvo un rango desde 7 a 27 segundos ($M = 15,86$ s, $SD = 5,130$; $N = 22$). Un detalle interesante es que incorporaron un componente de mantenimiento de la demora, dado que el perro podía revertir su decisión: una vez presionada la palanca de refuerzo demorado, podía arrepentirse y presionar la de refuerzo inmediato y recibía el reforzador, pero la opción demorada se cancelaba. Las medidas fisiológicas incluían el análisis de metabolitos de serotonina y dopamina en muestras de orina.

Estos autores encontraron que los puntajes altos de impulsividad correlacionaban significativamente con el comportamiento ($r = -0,646$, $p < 0,001$; a mayor impulsividad puntuada en la escala, menor demora tolerada en la prueba comportamental) y con niveles más bajos de serotonina y dopamina ($r = -0,452$, $r = -0,484$, $p < 0,05$). Con respecto a esto último, el vínculo con los niveles bajos de estos neurotransmisores es acorde a otros hallazgos previamente informados en humanos y otros animales (e.g. Soubrié, 1986). Con respecto a la prueba comportamental, una posible crítica es que, si bien incorporaron medidas de mantenimiento de la demora, luego en los resultados no se reporta un análisis de éstas en cuanto a su relación con la conducta de elección, perdiéndose así una compa-

ración valiosa. Así mismo, que un buen número de perros no haya logrado completar el entrenamiento ($n = 11$) podría estar indicando un elevado nivel de dificultad de la prueba, lo cual pudo interferir con una evaluación adecuada del control inhibitorio. Finalmente, la fuerza de las asociaciones encontradas es débil por lo que no permite considerar los resultados como concluyentes.

Riemer et al. (2013) realizaron un seguimiento de los estudios de Wright et al. (2011, 2012), que fueron conducidos originalmente en el 2006. Riemer et al. (2013) evaluaron la estabilidad longitudinal de la impulsividad en un periodo de 6 años, aplicando a los mismos perros del estudio de Wright et al. (2012) la misma escala de reporte de dueños y la misma prueba de comportamiento. Las puntuaciones de la escala DIAS resultaron significativamente correlacionadas a través de los años (coeficiente de correlación entre clases = 0,76, $n = 13$, $p = 0,002$). La demora máxima alcanzada en la prueba de comportamiento en el 2013 también correlacionó con las medidas del 2006 (0,80, $n = 10$, $p < 0,001$), con un rango de 10 a 25 segundos, comparado a los 7 a 23 segundos obtenidos en el 2006. Si bien estos coeficientes de correlación son más elevados que en otros rasgos de personalidad reportados en perros adultos (e.g. Fratkin, Sinn, Patall, & Gosling, 2013), el tamaño de muestra sugiere la necesidad de más investigaciones al respecto.

Por otra parte, Leonardi et al. (2012) aplicaron una tarea social de intercambio cooperativo en la que entrenaron a cinco perros para intercambiar objetos con el experimentador. Todos los sujetos intercambiaron sistemáticamente las recompensas de menor valor por las de mayor valor, aunque hubo considerable variación individual en la demora tolerada previa al intercambio (entre 10 segundos y 10 minutos). Se observó que los perros ejecutaban diferentes comportamientos durante la espera (desde quedarse quietos hasta dar vueltas sobre sí mismos), que los autores atribuyen a posibles estrategias de afrontamiento. Si bien estos resultados

coinciden con los reportados previamente en primates no humanos (e.g. Bramlett, Perdue, Evans, & Beran, 2012), deben tomarse con cautela ya que el tamaño de la muestra fue pequeño y los animales estaban altamente adiestrados, por lo que estos datos no serían concluyentes. A su vez, surge la pregunta de si las conductas desplegadas por los perros son realmente estrategias de afrontamiento o se trata simplemente de respuestas al estrés frente a la ausencia de refuerzo o de algún otro factor, cuestión que permanece sin resolver.

Estudios en perros desde el paradigma de inhibición de las respuestas

Uno de los trabajos pioneros con la tarea A-no-B en perros es el de Topál et al. (2009), quienes tomaron los resultados obtenidos previamente con niños (Topál, Gersely, Miklósi, A., Erdohegyi, A., & Csibra, 2008) y los compararon con el desempeño de perros y lobos. Una de las preguntas fundamentales con respecto a esta tarea es acerca de los mecanismos por los cuales se produce en las diferentes especies el error perseverativo de buscar en el lugar previamente reforzado, aun observando que el refuerzo está en otra ubicación. Topál et al. (2009) realizaron un primer intento de evaluar esto presentándole a los sujetos tres condiciones: comunicativa (con presencia de claves ostensivas humanas), no comunicativa (sin claves ostensivas) y no social (sin experimentador que manipule el refuerzo). Los resultados indicaban que la sensibilidad a las señales comunicativas humanas era similar en perros y bebés humanos, puesto que ambas especies cometieron el error A-no-B en la condición comunicativa. Sin embargo, no fue así en las condiciones no comunicativas, interpretándose que el error proviene de una propensión a seguir las señales sociales humanas, y no de problemas de control inhibitorio o interferencias en la memoria de trabajo. No obstante, en lobos socializados no hubo diferencias, lo que sugiere una habilidad evo-

lutiva novedosa en el perro doméstico relacionada con el contexto social interespecífico de la tarea.

Estos hallazgos fueron vigorosamente criticados en aspectos metodológicos (Fiset, 2010; Marshall-Pescini, Passalacqua, Valsecchi, & Prato-Previdel, 2010) y replicados con minuciosas variaciones en el procedimiento con el objeto de resolver dichos problemas (Kis et al, 2012; Sümegei, Kis, Miklósi, & Topál, 2013; Topál, Miklósi, Sumegi, & Kis, 2010). Se sostiene que el error podría explicarse más parsimoniosamente por insuficiencias en la atención (Fiset, 2010) o bien por realce local —aprendizaje de lugar— (Marshall-Pescini et al., 2010). Para resolver estas cuestiones se publicaron trabajos cuyas conclusiones se inclinan a respaldar la hipótesis de la propensión a seguir las señales sociales humanas, por ejemplo que los perros cometen este error aun cuando no son reforzados en el primer lugar y sólo se emiten claves comunicativas en esa posición (Kis et al., 2012). No obstante, no se niega la influencia de otros factores que podrían estar actuando en combinación, como la atención, la memoria de trabajo y el realce local (Kis et al, 2012; Sümegei et al., 2013; Topál et al., 2010). Desde nuestra óptica, si bien muchas preocupaciones ya se han abordado y dan apoyo a la hipótesis de las claves ostensivas, las preguntas acerca del rol del control inhibitorio en este tipo de tareas, los mecanismos que en realidad miden, y el peso de la domesticación y el aprendizaje, siguen abiertas a futuras investigaciones.

Por otro lado, Bray et al. (2014) aplicaron tres tareas inhibitorias para evaluar si el control inhibitorio es estable o variable a través de diferentes contextos: la tarea A-no-B, la tarea del cilindro y una tarea social. En esta última los perros primero fueron expuestos a la reputación de un experimentador “tacaño” que nunca compartía comida y uno “generoso” que sí compartía. Luego, en los ensayos de prueba, los perros debían aprender a evitar acercarse al experimentador tacaño cuando este individuo ofrecía —pero no entregaba— una

comida de mayor valor que el generoso. Los autores concluyen que, si bien los perros mostraron control inhibitorio en las tres tareas, los resultados individuales no se correlacionaron entre ellos, lo que sugiere que el fenómeno no es estable a lo largo de los diferentes contextos que demanda cada tarea. Respecto a la tarea A-no-B, casi todos los perros se desempeñaron con éxito, lo cual podría estar limitando la capacidad para detectar una correlación entre las tareas (Bray et al., 2014). Si bien los autores son conscientes de este posible efecto de techo, a nuestro parecer estos resultados son un aporte importante al debate sobre la convergencia en las tareas, mostrando que las diferentes demandas de cada tarea —e.g. la discriminación de cantidad, inferencias de reputación, el aprendizaje, resolución de problemas físicos— podrían influir en gran medida en el desempeño.

Otro grupo de investigadores (Miller et al., 2010) se propusieron evaluar si en los procesos de autocontrol de los perros rige el fenómeno de agotamiento del yo, y si la disponibilidad de glucosa en el torrente sanguíneo es capaz de revertir este efecto, ambos fenómenos observados previamente en humanos (e.g. Gailliot et al., 2007). Para esto, diseñaron una tarea consistente en dos condiciones: en una los sujetos recibían una señal para sentarse y quedarse quietos 10 minutos (experimental), y en la otra se los colocaba en un canil, donde permanecían durante 10 minutos (control). Los sujetos en ambas condiciones debían ejercer una actividad pasiva sin estimulación, pero únicamente en la condición experimental se les requería ejercer autocontrol sobre sus movimientos físicos. Luego, todos los perros fueron liberados y expuestos a una tarea irresoluble que consistía en extraer comida de un juguete con el que previamente habían interactuado. Los resultados indicaron que los perros en la condición de autocontrol persistieron significativamente menos tiempo en la tarea irresoluble. Después se observó que si a los perros de esta condición se les daba glucosa para

su consumo (versus un endulzante no nutritivo) se eliminaban los efectos negativos del ejercicio previo del autocontrol sobre la persistencia. En un segundo estudio, Miller et al. (2012) encontraron resultados similares en el hecho de que, luego de la tarea previa de autocontrol, los perros debían entrar en una habitación en la que se encontraban con un perro enjaulado ladrando y gruñendo. El fenómeno de agotamiento del yo pudo verse reflejado en que los perros de la condición de autocontrol pasaron más tiempo en proximidad del agresor, tomando una decisión más riesgosa e impulsiva (Miller et al., 2012). En un tercer estudio (Miller, Pattison, Laudeb, & Zentall, 2015) se aplicaron las mismas dos condiciones (autocontrol y canil) pero bajo tres tratamientos (glucosa, fructosa y placebo), y los resultados arrojaron que con placebo los perros fueron menos persistentes que en las condiciones de glucosa y fructosa, pero hubo poca diferencia entre estas dos últimas. La observación de que la fructosa tuvo efectos similares a la glucosa sugiere que la liberación de insulina no juega un papel en la persistencia, lo cual proporciona soporte para un mecanismo de mediación más central.

Por último, algunos estudios cuyo objetivo era analizar otros constructos reflejan la presencia de conductas inhibitorias en distintos contextos. Por ejemplo, Braüer, Bös, Call y Tomasello (2013) encontraron que los perros son capaces de desplegar conductas de autocontrol en un contexto cooperativo para lograr la caza cooperativa; Ostojic y Clayton (2013) encontraron que son capaces de autocontrolarse durante una tarea de resolución de problemas; y Putrino, Jakovcevic, Carpintero, D’Orazio y Bentosela (2014) encontraron que el nivel de sociabilidad de los perros —como rasgo de temperamento— no estaría relacionado con el aprendizaje en una tarea inhibitoria. Estos hallazgos muestran la extensión y la importancia de los procesos inhibitorios en la resolución de problemas diversos.

Estudios genéticos

Por último, si bien esta área de estudio es incipiente, en este apartado nos interesa mencionar los dos antecedentes que hay hasta la fecha acerca de las bases genéticas del control inhibitorio. Estos estudios tienen relevancia para el conocimiento tanto de los mecanismos involucrados en este fenómeno como de sus potenciales aplicaciones clínicas.

Kubinyi et al. (2012) evaluaron si ciertos polimorfismos de un gen están asociados a los niveles de actividad e impulsividad en el comportamiento de los perros. Para evaluar el genotipo, tomaron muestras de saliva a 104 pastores alemanes, y para evaluar el fenotipo les aplicaron un cuestionario de actividad-impulsividad perteneciente a la Escala TDAH para perros (Vas et al., 2007), y una prueba de comportamiento (Escala Comportamental de Actividad-Impulsividad AIBS, Kubinyi et al., 2012) desarrollada por los mismos autores. Esta última involucraba exponer al perro a diferentes situaciones (e.g. contacto con el dueño, juego, reacción ante la correa, etc.) y contenía cuatro subescalas en las que su comportamiento era puntuado por los experimentadores. Los resultados arrojaron que ciertos polimorfismos que involucran al receptor D4 de dopamina y a la tiroxina hidroxilasa se encuentran correlacionados con el nivel de actividad e impulsividad de los pastores alemanes medidos por las dos escalas.

En otro estudio del mismo grupo de investigadores (Wan et al., 2013), se hipotetizó que, dadas las variaciones alélicas entre razas, es probable que los resultados del estudio anterior con pastores alemanes no pudieran ser generalizables a otras razas. Para comprobar, se utilizaron siberianos huskies, por considerarse una raza altamente divergente de la mayoría. Los resultados estuvieron en línea con el estudio, asociando al receptor D4 de dopamina y la tiroxina hidroxilasa con el nivel de actividad-impulsividad; sin embargo, se encontraron variantes en función de si los alelos eran cortos o largos, aspecto que requiere de investigaciones posteriores.

Los resultados de los estudios genéticos se encuentran en estadios iniciales, por tanto deben ser tomados con cautela; a partir de estos datos no se está en condiciones de saber aún el rol que juegan los genes en el comportamiento. Así mismo, se debe tener en cuenta que estos dos estudios no evalúan la impulsividad en sí misma sino en interacción con el nivel de actividad del animal, lo cual no permite atribuir los resultados exclusivamente al control inhibitorio de la conducta.

Conclusiones

Al revisar los estudios encontrados sobre control inhibitorio en perros domésticos, se pudo apreciar que los diferentes grupos de investigadores abordan la temática desde terminologías distintas: algunos refieren control inhibitorio (e.g. Bray et al., 2014), otros impulsividad (e.g. Riemer et al., 2013; Wright et al., 2011) y otros autocontrol (e.g. Miller et al., 2010; Miller et al., 2015), no quedando suficientemente claro el motivo de tal elección. Resultaría valorable intentar un acuerdo en el lenguaje utilizado y en los marcos teóricos de los diferentes trabajos. No obstante, esto refleja lo que ocurre asimismo con la literatura de otras especies (e.g. Amici et al., 2008; Broos et al., 2012; MacLean et al., 2014).

Se encontraron investigaciones que utilizan tareas provenientes de los dos paradigmas, lo cual resulta fructífero, aunque es mayor el número de trabajos que utilizan el paradigma de inhibición de respuestas. Así mismo, no se encontraron intentos consistentes de integración de los dos paradigmas en un mismo estudio, alternativa a considerar para en el futuro aportar a las diferencias entre las conductas de acción y elección.

Más allá de que ambos paradigmas han sido incluidos, existen tareas —como la taza del medio, las puertas batientes, los agujeros en el plexiglás, la acumulación en bandeja giratoria, la de demora híbrida, entre otras— que aún no se han evaluado en perros y que requieren ser contrastadas con

los resultados obtenidos en otras especies. De la misma manera, se encontraron otras tareas inhibitorias diferentes, pero que sólo aportan indirectamente al conocimiento del fenómeno (e.g. Putrino et al., 2014).

Dentro del grupo de tareas aplicadas no se ha prestado atención a todas por igual y los diferentes trabajos no cuentan con la misma rigurosidad metodológica. Por ejemplo, la tarea A-no-B ha recibido más atención, generando debates y sucesivas repeticiones (e.g. Fiset, 2010; Sümegi et al., 2013). El agotamiento del yo también ha generado al menos más de un estudio (e.g. Miller et al., 2010, 2012, 2015), no obstante cuenta con limitaciones en el tamaño de las muestras. Por el contrario, la tarea de intercambio demorado ha sido evaluada en un solo estudio (Leonardi et al., 2012) que, al contar con un número muy reducido de perros, sólo admite considerar sus resultados como preliminares.

Se encontró un único estudio (Bray et al., 2014) que aborda el problema de la influencia del contexto en el control inhibitorio de los perros, ya que no se documentan otros antecedentes que comparen el desempeño intra-individuos en tareas inhibitorias. Del mismo modo, un solo trabajo (Riemer et al., 2013) aborda la consistencia a lo largo del tiempo en un intento valorable de abordar un tema arduo y dificultoso de evaluar. Esta evidencia preliminar de estabilidad temporal no significa que el control inhibitorio sea en su totalidad estable, puesto que hasta ahora sólo se ha medido desde un único paradigma y con un solo tipo de tarea, dejando de lado posiblemente otras dimensiones del constructo. Por tanto, una dirección futura podría ser medir la consistencia longitudinal del rasgo utilizando diferentes tipos de tareas. Tampoco se puede saber si el control inhibitorio es generalizado o contexto-específico, puesto que, si bien los resultados apuntan a considerar variaciones contextuales, no son del todo concluyentes. Por tanto, una posibilidad es explorar diferentes versiones sociales y no sociales de las tareas para resolver este problema.

Considerando la tarea de elección demorada, como la utilizada por Wright et al. (2012), no se han registrado antecedentes que utilicen diferencias en calidades de comida, sino que el uso generalizado es con cantidades. Teniendo en cuenta los resultados dispares obtenidos con otras especies (e.g. De Petrillo et al., 2015), sería fructuoso en el futuro diseñar pruebas con perros que incluyan la discriminación de calidades diferentes de comida en este tipo de tareas.

Con respecto a los trabajos sobre agotamiento del yo (Miller et al., 2010, 2012, 2015), los resultados son interesantes, pero se podría criticar el posible impacto aplicado de éstos; no resultaría conveniente administrar glucosa a los perros para que persistan durante un entrenamiento dado que se presentan ciertas contraindicaciones asociadas a su consumo crónico (e.g. Van der Borgh et al., 2011). Por eso, una dirección futura podría ser investigar otras alternativas que generen efectos similares.

En general, la impresión que se genera es de un estado de exploración inicial del control inhibitorio en perros, falta de acuerdo en los marcos teóricos, problemas metodológicos, escasez de estudios que evalúen consistencia en el tiempo o diferencias a través de los contextos, y resultados poco concluyentes. Los resultados hasta el momento parecerían sugerir que los mecanismos que se ponen en juego son varios; por ejemplo, resulta dificultoso descartar el componente atencional en la tarea A-no-B, o el componente numérico en las tareas de elección, y los aspectos motivacionales en general. En este sentido, es razonable sostener la falta de convergencia entre las tareas puesto que cada una y cada paradigma puede estar midiendo mecanismos relacionados pero diferentes.

Los principales aportes de los estudios con perros arrojan evidencias preliminares de que estos animales desarrollan algunas habilidades de control inhibitorio similares a las personas. Al parecer toleran demoras en los refuerzos pero con considerable variación individual (Leonardi et al., 2012; Wright et al., 2012), intercambian con un humano recom-

pensas de menor valor por otras de mayor valor (Leonardi et al., 2012), e inhiben ciertas conductas individuales para poder coordinar sus acciones y cooperar para resolver problemas (Braüer et al., 2013; Ostojic & Clayton, 2013). Así mismo, se sugiere que el control inhibitorio de los perros podría ser variable a través de diferentes contextos (Bray et al., 2014) pero existe también evidencia preliminar para la consistencia a través del tiempo (Riemer et al., 2013). Parece que estas habilidades pueden ser parcialmente medidas a través de escalas de reporte de dueños y de comportamientos (Kubinyi et al., 2012; Vas et al., 2007; Wright et al., 2011). Al igual que se observó en humanos, posiblemente el mayor nivel de impulsividad de un perro esté asociado a niveles más bajos de serotonina y dopamina (Wright et al., 2012), y a polimorfismos genéticos que involucran al receptor D4 de dopamina y a la tiroxina hidroxilasa (Kubinyi et al., 2012; Wan et al., 2013). Finalmente, podría ser posible que, tal como ocurre en humanos, ejercer autocontrol agote la energía de los perros, y que este efecto se revierta por la administración de glucosa (Miller et al., 2010, 2015) y genere conductas asociadas a la agresión impulsiva (Miller et al., 2012).

Ahora bien, no se sabe todavía qué procesos permitieron desarrollar estas habilidades, pero se podría sostener que provendrían de una combinación de factores de domesticación y aprendizaje (e.g. Miklósi et al., 2004; Udell & Wynne, 2010). Aún no están claras las diferencias en estas habilidades en especies no domesticadas, como los lobos (e.g. Frank & Frank, 1983), las diferencias entre distintas razas de perros, ni los factores de maduración en el cachorro (e.g. Scott & Fuller, 1965), aspectos que podrían aportar para aclarar el panorama. Otro enfoque importante implicaría investigar si el control inhibitorio se puede mejorar durante la ontogenia en función de las experiencias de aprendizaje, siendo una herramienta fundamental de estudio y comparación los perros alojados en refugios, puesto que probablemente tuvieron menos oportunidades de aprender este tipo de

conductas en su vida cotidiana. Por el contrario, los perros altamente entrenados probablemente tuvieron oportunidades de aprender habilidades avanzadas de autocontrol, considerando que este tipo de capacidades son parte fundamental y básica de los programas de entrenamiento canino.

Existen asimismo otros aspectos que podrían aportar a la temática. Por ejemplo, los humanos suelen superar las limitaciones del control inhibitorio a través del uso de ciertos dispositivos mentales y del distanciamiento psicológico (e.g. Mischel & Rodríguez, 1993). Un primer intento de evaluar esto es el estudio de Leonardi et al. (2012) que mostró el desarrollo de ciertas estrategias de afrontamiento aunque variables entre individuos; sin embargo, las limitaciones metodológicas antes mencionadas nuevamente impiden obtener conclusiones claras. De todas maneras en los estudios con animales es difícil distinguir si se trata realmente de estrategias de afrontamiento o respuestas de estrés generadas por la demora (e.g. Evans & Beran, 2007).

Otro aporte posible podría provenir del análisis de las diferencias entre las diferentes claves condicionadas —sociales y no sociales— aplicadas en diferentes tipos de tareas. En este sentido, varios estudios sostienen que los perros prefieren las claves sociales humanas antes que las no sociales (e.g. Kubinyi, Miklósi, Topál, & Csányi, 2003; Marshall-Pescini, Passalacqua, Miletto Petrazzini, Valsecchi, & Prato-Previde, 2012). Estas evidencias, junto al hecho antes mencionado de que los perros pudieron aprender a tolerar las demoras durante la ontogenia, sugieren que podrían desarrollar una mayor tolerancia frente a claves sociales comparadas con las no sociales. Por tanto, resulta relevante el estudio del control inhibitorio en situaciones sociales similares a las que los perros viven en su vida cotidiana, evaluando a los mismos sujetos en tareas con protocolos más homogéneos que comparen estímulos sociales y no sociales para arribar a conclusiones con mayor validez.

Desde el punto de vista aplicado, el comportamiento agresivo es uno de los aspectos que más

interesan para la convivencia perro-humano, dadas sus consecuencias. Si bien existe cierta evidencia de un vínculo impulsividad-agresión (e.g. Fatjó et al., 2005), resulta conveniente ampliar el espectro a los demás problemas de conducta, como la hiperactividad, que también resultan importantes y podrían estar vinculados al control inhibitorio de los perros. Por ejemplo, un factor que no ha sido evaluado es si la propia impulsividad del dueño a la hora de educar a su mascota podría desembocar en el uso de estrategias incoherentes de premios y castigos, generando fracasos en el control de la conducta impulsiva del perro.

Otro ejemplo de un área con potencial impacto en el bienestar de perros y personas es la de entrenamiento canino para servicios de asistencia a discapacitados, búsqueda, rescate, etc., la cual se beneficiaría de estudiar cómo la impulsividad afecta al desarrollo de aprendizajes complejos, aportando nuevos y mejores métodos de entrenamiento. En este tipo de entrenamientos avanzados las tareas se basan en una serie de habilidades para resolver problemas que deben desarrollarse en conjunto para producir el resultado deseado—por ejemplo, el perro debe mantener la atención a la tarea, discriminar estímulos con precisión, ignorar distractores ambientales y ejecutar las respuestas de comportamiento correcto—. Uno de los predictores de éxito más importantes implica la ausencia de distracción (Bray et al., 2014), por lo tanto, la capacidad para inhibir las respuestas a los estímulos irrelevantes para la tarea puede ser especialmente importante para las poblaciones de perros de trabajo. Así mismo, existen otros tipos de entrenamiento menos avanzados que resultan ser importantes para la profilaxis de los problemas de convivencia y la mejora del vínculo entre perros y humanos, los cuales podrían verse favorecidos con el aporte de métodos más eficaces de entrenamiento de las habilidades básicas de autocontrol. El entrenamiento en general, sea avanzado o no, debería tener en cuenta los factores que facilitan o inhiben el autocontrol, su aprendizaje, el tem-

peramento canino y las diferencias individuales, aspectos aún en estudio.

Como se pudo apreciar, el control inhibitorio abarca un vasto marco teórico y cuenta con un importante potencial aplicado, pero el estado actual de la literatura no permite extraer conclusiones tajantes sobre los resultados de los distintos trabajos y la cantidad de estudios encontrados todavía es escasa. Todavía existen numerosas preguntas por responder. El estudio de esta habilidad no sólo es crucial para en un futuro llegar al entendimiento de su origen y sus mecanismos, sino también para mejorar las estrategias de aprendizaje y adiestramiento, y, de ese modo, incrementar la seguridad y bienestar de la mascota y del resto de las personas que interactúan con ella en los diferentes contextos de la vida cotidiana.

Referencias

- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Current Biology*, *18*(18), 1415-1419.
- Baumeister, R., Bratslavsky, E., Muraven, M., & Tice, D. (1998). Ego depletion: is the active self a limited resource? *Journal of Personality and Social Psychology*, *74*(5), 1252-1265.
- Boogert, N., Anderson, R., Peters, S., Searcy, W., & Nowicki, S. (2011). Song repertoire size in male song sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Animal Behaviour*, *81*(6), 1209-1216.
- Bramlett, J. L., Perdue, B. M., Evans, T. A., & Beran, M. J. (2012). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) let lesser rewards pass them by to get better rewards. *Animal Cognition*, *15*, 963-969.
- Braüer, J., Bös, M., Call, J., & Tomasello, M. (2013). Domestic dogs (*Canis familiaris*) coordinate their actions in a problem-solving task. *Animal Cognition*, *16*, 273-285.
- Bray, E., MacLean, E., & Hare, B. (2014). Context specificity of inhibitory control in dogs. *Animal*

- Cognition*, 17, 15-31. doi: 10.1007/s10071-013-0633-z
- Broos, N., Schmaal, L., Wiskerke, J., Kosteljik, L., Lam, T., Stoop, N. et al. (2012). The relationship between impulsive choice and impulsive action: A cross-species translational study. *PLoS ONE*, 7(5), e36781. doi: 10.1371/journal.pone.0036781
- Brosnan, S. & Beran, M. (2009). Trading behavior between conspecifics in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 123, 181-194. doi: 10.1037/a0015092
- Buss, A. H. & Plomin, R. (1975). *A temperament theory of personality development*. Nueva York: Wiley.
- Chan, R. C. K., Shum, D., Touloupoulou, T., & Chen, E. Y. H. (2008). Assessment of executive functions: Review of instruments and identification of critical issues. *Archives of Clinical Neuropsychology*, 23(2), 201-216. doi: 10.1016/j.acn.2007.08.010.PMID 18096360
- Cloninger, C. R. (1987). A systematic method for clinical description and classification of personality variants. *Archives of General Psychiatry*, 44, 573-588.
- De Petrillo, F, Gori E, Micucci A., Ponsi, G., Paglieri, F., & Addessi, E. (2015). When is it worth waiting for? Food quantity, but not food quality, affects delay tolerance in tufted capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 18, 1019-1029. doi: 10.1007/s10071-015-0869-x
- Duckworth, A. & Seligman, M. (2005). Self-discipline outdoes IQ in predicting academic performance of adolescents. *Psychological Science*, 16(12), 939-944.
- Eagle, T. & Robbins, T. (2003). Inhibitory control in rats performing a stop-signal reaction-time task: effects of lesions of the medial striatum and D-amphetamine. *Behavioral Neuroscience*, 117, 1302-1317.
- Evans, T. & Beran, M. (2007). Chimpanzees use self-distraction to cope with impulsivity. *Biology Letter*, 22, 599-602. doi: 10.1098/rsbl.2007.0399
- Evans, T., Beran, M., Paglieri, F., & Addessi, E. (2012). Delaying gratification for food and tokens in capuchin monkeys (*Cebus apella*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): when quantity is salient, symbolic stimuli do not improve performance. *Animal Cognition*, 15, 539-548. doi: 10.1007/s10071-012-0482-1
- Evans, T., Perdue, B., Parrish, A., Menzel, E., Brosnan, S., & Beran, M. (2012). How is chimpanzee self-control influenced by social setting? *Hindawi Publishing Corporation Scientifica*, Article ID 654094. doi: dx.doi.org/10.6064/2012/654094
- Evenden, J. (1999). Varieties of impulsivity. *Psychopharmacology*, 146(348), 361-375.
- Fatjó, J., Amat, M., & Manteca, X. (2005). Aggression and impulsivity in dogs. *The Veterinary Journal*, 169, 150-157.
- Fiset, S. (2010). Comment on "Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves and human infants". *Science*, 329, 142-b.
- Frank, H. & Frank, M. (1983). Inhibition training in wolves and dogs. *Behavioral Processes*, 8, 363-377.
- Fratkin, L., Sinn, D. L., Patall, E. A., & Gosling, S. D. (2013). Personality consistency in dogs: a meta-analysis. *PLoS ONE*, 8, e54907. doi: 10.1371/journal.pone.0054907
- Gailliot, M. T., Baumeister, R. F., DeWall, C. N., Maner, J. K., Plant, E. A., Tice, D. M., Brewer, L. E., & Schmeichel, B. J. (2007). Self-control relies on glucose as a limited energy source: willpower is more than a metaphor. *Journal of Personality and Social Psychology*, 92, 325-336.
- Ho, M., Al-Zahrani, S., Al-Rumaitea, A., Bradshaw, C., & Sza-badi, E. (1998). 5-Hydroxytryptamine and impulse control: prospects for a behavioural analysis. *Psychopharmacology*, 12, 68-78.
- Jakovcevic, A. & Bentosela, M. (2009). Diferencias individuales en los perros domésticos (*Canis*

- familiaris*): revisión de las evaluaciones conductuales. *Interdisciplinaria*, 26(1), 49-76.
- Kis, A., Topál, J., Gácsi, M., Range, F., Huber, L., & Miklósi, Á. (2012). Does the A-not-B error in adult pet dogs indicate sensitivity to human communication? *Animal Cognition*, 15, 737-743. doi: 10.1007/s10071-012-0481-2
- Kubinyi, E., Miklósi, A., Topál, J., & Csányi, V. (2003). Social mimetic behaviour and social anticipation in dogs: preliminary results. *Animal Cognition*, 6, 57-63.
- Kubinyi, E., Vas, J., Hejjas, K., Ronai, Z., Brúder, I., Turcsán, B. et al. (2012). Polymorphism in the Tyrosine Hydroxylase (TH) gene is associated with activity-impulsivity in German Shepherd dogs. *PLoS ONE*, 7(1), e30271. doi: 10.1371/journal.pone.0030271
- Leonardi, J., Vick, S., & Dufour, V. (2012). Waiting for more: the performance of domestic dogs (*Canis familiaris*) on exchange tasks. *Animal Cognition*, 15, 107-120. doi: 10.1007/s10071-011-0437-y
- Lipszyc, J. & Schachar, R. (2010). Inhibitory control and psychopathology: A meta-analysis of studies using the stop signal task. *Journal of the International Neuropsychiatric Society*, 16, 1064-1076. doi: 10.1017/S1355617710000895
- Logue, A. W. (1988). Research on self-control: an integrated framework. *Behavior and Brain Sciences*, 11, 665-709.
- MacLean, E., Hare, B., Nunna, C., Addessi, E., Amici, F., Andersone, R. et al. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 111(20), 1-9. doi: 10.1073/pnas.1323533111
- Marshall-Pescini, S., Passalacqua, C., Valsecchi, P., & Prato-Previdel, E. (2010). Comment on "Differential Sensitivity to Human Communication in Dogs, Wolves, and Human Infants". *Science*, 329, 142-c. doi: 10.1126/science.1187748
- Marshall-Pescini, S., Passalacqua, C., Miletto Petrazzini, M., Valsecchi, P., & Prato-Previde, E. (2012). Do dogs (*Canis lupus familiaris*) make counterproductive choices because they are sensitive to human ostensive cues? *PLoS ONE*, 7, e35437. doi: 10.1371/journal.pone.0035437
- Mazur, J. (1987). An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. En M. Commons et al. (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: The effect of delay and of intervening events on reinforcement value* (pp. 55-73). Nueva York: Lawrence Erlbaum.
- McGuire, J. & Kable, J. (2012). Decision makers calibrate behavioral persistence on the basis of time-interval experience. *Cognition*, 124, 216-226.
- Miklósi, A., Topál, J., & Csányi, V. (2004). Comparative social cognition: what can dogs teach us? *Animal Behavior*, 67, 995-100.
- Miller, H., DeWall, N., Pattison, K., Molet, M., & Zentall, T. (2012). Too dog tired to avoid danger: Self-control depletion in canines increases behavioral approach toward an aggressive threat. *Psychonomic Bulletin Review*, 19, 535-540. doi: 10.3758/s13423-012-0231-0
- Miller, H., Pattison, K., DeWall, C., Rayburn-Reeves, R. & Zentall, T. (2010). self-control without a "self"? Common self-control processes in humans and dogs. *Psychological Science*, 21, 534. doi: 10.1177/0956797610364968
- Miller, H., Pattison, K., Laudeb, J., & Zentall T. (2015). Self-regulatory depletion in dogs: Insulin release is not necessary for the replenishment of persistence. *Behavioural Processes*, 110, 22-26. doi: 10.1016/j.beproc.2014.09.030
- Mischel, W. & Rodriguez, M. (1993). Psychological distance in self-imposed delay of gratification. En R. Cocking, & K. Renninger (Eds.), *The development and meaning of psychological distance* (pp. 109-121). Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Mischel, W. (2014). *The Marshmallow Test: Mastering Self-control*. Nueva York: Hachette Digital, Inc.
- Ostojic, L. & Clayton, N. (2013). Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving

- task with a conspecific and a human partner. *Animal Cognition*, *17*, 445-459. doi: 10.1007/s10071-013-0676-1
- Osvath, M. & Osvath, H. (2008). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and orangutan (*Pongoabelii*) forethought: self-control and pre-experience in the face of future tool use. *Animal Cognition*, *11*, 661-674. doi: 10.1007/s10071-008-0157-0
- Overall, K. L. (2001). Evaluation and management of behavioral conditions. En K. G. Braund (Ed.), *Clinical neurology in small animals: localization, diagnosis and treatment*. Nueva York: International Veterinary Information Service. Recuperado de www.ivis.org
- Paglieri, F., Focaroli, V., Bramlett, J., Tierno, V., McIntyre, J., Addessi, E. et al. (2013). The hybrid delay task: can capuchin monkeys (*Cebus apella*) sustain a delay after an initial choice to do so? *Behavioral Processes*, *94*, 45-54.
- Pelé, M., Micheletta, J., Uhlrich, P., Thierry, B., & Dufour, V. (2011). Delay maintenance in Tonkean macaques and brown capuchin monkeys. *International Journal of Primatology*, *32*, 149-166. doi: 10.1007/s10764010-9446-y
- Peremans, K., Audenaert, K., Coopman, F., Blankaert, P., Jacobs, F., Dierckx, R. et al. (2003). Estimates of regional cerebral blood flow and 5-HT_{2A} receptor density in impulsive, aggressive dogs with 99mTc-ECD and 123I-5-1-R91150. *European Journal of Nuclear and Molecular Imaging*, *30*, 1538-1546.
- Putrino, N., Jakovcevic, A., Carpintero, S., D'Orazio, M., & Bentosela, M. (2014). ¿Existen asociaciones entre sociabilidad, aprendizaje y comunicación entre perros y personas? *Revista de Psicología*, *23*(1), 84-92. doi: 10.5354/0719-0581.2014.32876
- Rachlin, H. & Green, L. (1972). Commitment, choice and self-control. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, *17*, 15-22.
- Rachlin, H. (1995). Self control: beyond commitment. *Behavioral and Brain Sciences*, *18*, 109-159.
- Riemer, S., Mills, D., & Wright, H. (2013). Impulsive for life? The nature of long-term impulsivity in domestic dogs. *Animal Cognition*, *17*(3), 815-819. doi: 10.1007/s10071-013-0701-4
- Rosati, A., Stevens, J., Hare, B., & Hauser, M. (2007). The evolutionary origins of human patience: temporal preferences in chimpanzees, bonobos, and human adults. *Current Biology*, *17*, 1663-1668.
- Scott, J. & Fuller, J. (1965). *Genetics and the social behaviour of the dog*. Chicago: University Chicago Press.
- Scott, J., Shepard, J., & Werboff, J. (1967). Inhibitory training in dogs: effects of age at training in basenjis and Shetland sheepdogs. *Journal of Psychology*, *66*, 237-252.
- Shifferman, E. (2009). Its own reward: lessons to be drawn from the reversed-reward contingency paradigm. *Animal Cognition*, *12*, 547-558. doi: 10.1007/s10071-009-0215-2
- Soubrié, P. (1986). Reconciling the role of central serotonin neurons in human and animal behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, *9*, 319-64.
- Stahl, C., Voss, A., Schmitz, F., Nuszbaum, M., Tüscher, O., Lieb, K. et al. (2014). Behavioral Components of Impulsivity. *Journal of Experimental Psychology*, *143*(2), 850-886.
- Stevens, J. & Stephens, D. (2009). The adaptive nature of impulsivity. En G. Madden & W. Bickel (Eds.), *Impulsivity: The behavioral and neurological science of discounting* (pp. 361-387). Washington: American Psychological Association.
- Stevens, J. (2010). Intertemporal choice. En M. Breed & J. Moore (Eds.), *Encyclopedia of animal behavior* (pp. 203-208). Oxford: Academic Press.
- Sümegei, Z., Kis, A., Miklósi, Á., & Topál, J. (2013). Why do adult dogs (*Canis familiaris*) commit the A-not-B search error? *Journal of Comparative Psychology*, *128*(1), 21-30. doi: 10.1037/a0033084
- Tangney, J., Baumeister, R., & Boone, A. (2004). High self-control predicts good adjustment,

- less pathology, better grades and interpersonal success. *Journal of Personality*, 72, 271-324.
- Topál J., Gergely, G., Miklósi, A., Erdohegyi, A., & Csibra, G. (2008). Infants perseverative search errors are induced by pragmatic misinterpretation. *Science*, 321, 1831-1834.
- Topál, J., Gergely, G., Erdohegyi, A., Csibra, G., & Miklosi, A. (2009). Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science*, 325(5 945), 1 269-1 272. doi: 10.1126/science.1176960
- Topál, J., Miklósi, Á., Sumegi, Z., & Kis, A. (2010). Response to comments on “Differential Sensitivity to Human Communication in Dogs, Wolves, and Human Infants”. *Science*, 329, 142-d. doi: 10.1126/science.1184152
- Tsukayama, E. & Duckworth, A. (2010). Domain-specific temporal discounting and temptation. *Judgment Decision Making*, 5(2), 72-82.
- Udell, M. & Wynne, C. (2010). Ontogeny and phylogeny: both are essential to human-sensitive behavior in the genus *Canis*. *Animal Behavior*, 79, e9-e14.
- Van der Borght, K., Köhnke, R., Göransson, N., Deierborg, T., Brundin, P., Erlanson-Albertsson, C. et al. (2011). Reduced neurogenesis in the rat hippocampus following high fructose consumption. *Regulatory Peptides*, 167(1), 26-30.
- Vas, J., Topál, J., Pácz, E., & Miklósi, A. (2007). Measuring attention deficit and activity in dogs: A new application and validation of a human ADHD questionnaire. *Applied Animal Behavioral Science*, 103, 105-117.
- Vick, S., Bovet, D., & Anderson, J. (2009). How do African grey parrots (*Psittacus erithacus*) perform on a delay of gratification task? *Animal Cognition*, 13, 351-358. doi: 10.1007/s10071-009-0284-2
- Vlamings, P. (2006). *Inhibition in great apes: Performance on a detour-reaching and reversed contingency task* (Tesis de Maestría, Netherlands, University of Maastricht).
- Wan, M., Hejjas, K., Ronai, Z., Elek, Z., Sasvari-Szekely, M., Champagne, F. et al. (2013). DRD4 and TH gene polymorphisms are associated with activity, impulsivity and inattention in Siberian Husky dogs. *Animal Genetics*, 44, 717-727. doi: 10.1111/age.12058
- Wright, H., Mills, D., & Pollux, P. (2011). Development and validation of a psychometric tool for assessing impulsivity in the domestic dog (*Canis familiaris*). *International Journal of Comparative Psychology*, 24, 210-225.
- Wright, H., Mills, D., & Pollux, P. (2012). Behavioural and physiological correlates of impulsivity in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Physiology & Behavior*, 105, 676-682.
- Wright, L., Lipszyc, J., Dupuis, A., Thayapararajah, S., & Schachar, R. (2014). Response inhibition and psychopathology: a meta-analysis of go/no-go task performance. *Journal of Abnormal Psychology*, 123(2), 429-439. doi: 10.1037/a0036295

Fecha de recepción: noviembre 1, 2014

Fecha de aceptación: noviembre 10, 2015

