

Memoria episódica y trastorno de estrés postraumático en animales no humanos: una propuesta metodológica

Episodic Memory and Posttraumatic Stress Disorder in Non-human Animals: A Methodological Proposal

Gabriel Corda

Universidad de Buenos Aires, CONICET Argentina

gcorda94@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-6053-9695>

Resumen

La concepción tradicional de la memoria episódica, como una capacidad que posibilita la reexperiencia consciente y personal de un evento pasado, ha conducido a dificultades metodológicas para atribuirse en seres no lingüísticos. El presente trabajo propone estudiar la atribución de esta capacidad en animales no humanos a partir de los modelos animales del trastorno de estrés postraumático (TEPT). Para ello se presenta evidencia que sugiere que los *flashbacks*, síntoma característico del TEPT, son producto del sistema de memoria episódica. Si esto es cierto, entonces se requiere de la capacidad de recordar episodios para desarrollar el TEPT y poseer el TEPT es una buena razón para atribuir recuerdos episódicos. De esta manera, el presente trabajo abre un nuevo campo de investigación respecto al problema de la atribución de memoria episódica en animales.

Palabras claves: mente animal, cognición animal, memoria episódica, TEPT, trauma.

Abstract



Received: 03/05/2024. Final version: 08/07/2024

eISSN 0719-4242 – © 2024 Instituto de Filosofía, Universidad de Valparaíso

This article is distributed under the terms of the

Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License



CC BY-NC-ND

The traditional conception of episodic memory, as a capacity that enables the conscious and personal re-experience of a past event, has led to methodological difficulties in attributing it to non-linguistic beings. The present work proposes to study the attribution of this capacity in non-human animals based on animal models of post-traumatic stress disorder (PTSD). For this purpose, evidence is presented suggesting that flashbacks, a characteristic symptom of PTSD, are a product of the episodic memory system. If that is true, then the ability to remember episodes is required to develop PTSD and having PTSD would be a compelling reason for attributing episodic memories. In this way, the present work opens a new field of research on the problem of episodic memory attribution in animals.

Keywords: animal mind, animal cognition, episodic memory, PTSD, trauma.

1. Introducción

Cuando un perro se asusta y se altera al ver a una persona agarrando una escoba, ciertamente reconoce la situación de una persona-con-una-escoba como una amenaza, pero ¿ese reconocimiento implica que evoca una imagen del pasado en la cual recibió algún tipo de maltrato o simplemente opera una asociación o conocimiento general de que una persona-con-una-escoba resulta peligrosa o potencialmente dañina? Este problema surgió a partir de la distinción entre memoria episódica (en adelante ME) y memoria semántica (Tulving, 1972) o factual (Malcolm, 1963). En la medida en que la ME se definió en términos de la capacidad para reexperimentar de manera consciente y personal un evento pasado, resulta problemática su atribución en animales no humanos (en adelante animales) que no pueden realizar un reporte lingüístico acerca de sus estados mentales. Por ejemplo, en el caso mencionado, en el cual un perro presenta una conducta de aversión cuando una persona toma la escoba, la conducta se puede explicar satisfactoriamente si se le atribuye solo la capacidad de reconocer tal acción como una amenaza (es decir, un conocimiento general sobre el mundo) o una asociación del estímulo, sin la necesidad de atribuir la posibilidad de recordar un evento pasado en el cual ese hecho fue seguido de una golpiza (un recuerdo episódico). El problema que se encuentra en este caso y en el estudio de la ME en animales en general es que a partir de la observación de la conducta resulta indistinguible si la información se recupera mediante la memoria de un evento pasado particular o mediante otras capacidades cognitivas en donde, por ejemplo, sólo el conocimiento general es retenido ¿Existe, por ende, una forma de captar cuándo una mente animal vuelve sobre un evento pasado particular?

Frente a esta problemática en la atribución de ME en animales sin lenguaje, el presente trabajo propone una alternativa metodológica para investigar tal atribución: los modelos de

trastorno de estrés postraumático (TEPT) en animales. Para lo cual primero se introduce el concepto de ME y se realiza una breve reconstrucción sobre las diversas formas de estudiar tal capacidad en animales. Luego, se describe el TEPT en humanos junto a sus síntomas característicos. A continuación se sugiere que el TEPT es producto del sistema de ME y que, por ende, la atribución de tal trastorno a un animal sugiere que posee ME. Finalmente, se analiza las posibilidades y limitaciones que presenta actualmente la evidencia de los modelos animales de TEPT que permitiría atribuirles ME.

2. La memoria episódica y su atribución a animales

Según la taxonomía estándar la memoria se clasifica en memoria procedimental (Tulving, 1972), no declarativa (Squire, 1987) o implícita (Schacter & Graf, 1986) cuando no es necesario que el recuerdo se represente explícitamente de forma consciente (por ejemplo, recordar el modo en el que se puede realizar nuevamente una destreza como la de andar en bicicleta), y declarativa o explícita cuando es posible acceder a la información de forma consciente y deliberada. A su vez, en la memoria declarativa se distingue entre la ME y la memoria semántica. En líneas generales, la ME se refiere a eventos particulares del pasado experimentados personalmente (por ejemplo, recordar mi participación en la movilización “Deuda x Clima”), y la memoria *semántica* a la memoria proposicional o conocimiento general sobre cómo es el mundo (saber que el plástico no es biodegradable). Si bien la clasificación de las memorias declarativas es problemática (e.g. ver Trakas, 2019), según el modo habitual de clasificarlas, la diferencia entre ambas radica en que la memoria semántica no se refiere necesariamente a un evento único, puede ser divorciada del contexto espacial y temporal, no requiere ser un recuerdo personal y no requiere reexperimentar fenomenológicamente el episodio (representar el evento mediante la modalidad sensorial que se había tenido), mientras que la ME sí tendría estas características (Michaelian & Sutton, 2017).

Si bien el concepto de ME es complejo y sujeto de debate, en el contexto de la investigación sobre cognición animal ha tenido mayor relevancia la definición propuesta por Tulving (1983, 2002) según la cual se caracteriza por la capacidad para reexperimentar de modo consciente y personal un evento pasado. A partir de esta concepción de la ME, resulta problemática su atribución a animales no lingüísticos que no pueden realizar reportes verbales sobre sus estados mentales. Por ejemplo, dada la evidencia de que un chimpancé se dirige al lugar donde vio a una persona escondiendo comida hace unas horas (Menzel, 1999), la conducta podría explicarse aun cuando el animal no recuerde el evento de la persona ocultando la comida (ME) y simplemente recuerde el lugar donde el alimento se encuentra

mediante algún tipo de memoria espacial (Schwartz, 2005). En el caso humano la ambigüedad en la evidencia conductual es subsanada por el reporte verbal posterior a la prueba en donde la persona testifica si la resolvió por reexperimentar el evento o por asociación, familiaridad, conocimiento general u otra capacidad que podría estar implicada. En cambio, la conducta animal podría explicarse sin la necesidad de atribuir la capacidad de recordar episodios, por lo que se consideró una facultad singular del ser humano (Tulving, 1983; Suddendorf, 1994).

Tal negativa a atribuir ME a animales fue problematizada en el artículo de Clayton y Dickinson (1998), quienes consideraron que la evidencia conductual de recordar qué, dónde y cuándo (*what-where-when*) era condición suficiente para atribuir un tipo de recuerdo como el episódico (*episodic-like memory*) y hallaron este tipo de evidencia en charas californianas que eran capaces de recordar que tipo de alimento almacenaron, el lugar en donde lo habían guardado y hacía cuánto tiempo. Lo llamaron *episodic-like memory* porque el criterio conductual propuesto (recordar “qué, dónde y cuándo”) no permite comprobar si la fenomenología característica de la ME en humanos es igual en el resto de los animales.¹ También se halló evidencia conductual de este tipo en otras aves (Zinkivskay et al., 2008), roedores (Eichenbaum & Fortin, 2005; Babb & Crystal, 2006; Crystal & Smith, 2014), perros (Sanches et al., 2022), primates no humanos (Martin-Ordas et al., 2010), mini cerdos de Yucatán (Kouwenberg et al., 2009), sepias (Schnell et al., 2021) y abejas (Pahl et al., 2007).

No obstante, algunas interpretaciones más escépticas sugieren que la evidencia conductual de recordar “qué, dónde y cuándo” puede explicarse sin atribuir ME a animales porque el proporcionar información sobre eventos pasados particulares también puede ser una función que realice la memoria semántica; de modo que tal evidencia no es suficiente para mostrar la existencia de ME (Tulving, 2005).

Tal problemática metodológica condujo a pensar otros criterios distintos al recordar qué, dónde y cuándo para investigar la memoria episódica en animales. Algunos de ellos son:

1. Estructura integrada (Clayton et al., 2001; Clayton, Bussey, & Dickinson, 2003): los componentes qué, dónde y cuándo deben estar integrados en una representación, de modo que recuperar uno de los componentes (por ejemplo, el qué) implica necesariamente recuperar al mismo tiempo los demás (dónde y cuándo). La

¹ En psicología comparada es habitual que se utilicen comillas o expresiones como “-like” cuando se atribuyen términos mentales a otras especies, pero como señala Andrews (2020), los términos no deben definirse inicialmente de forma que excluyan otras especies (porque no podría hacerse comparación alguna) y no deben exigir un nivel diferente de justificación para aplicar el término a una especie en lugar de a otra.

integración de los tres contenidos posibilita distinguir diferentes eventos que comparten algunos componentes (por ejemplo, distinguir preparar el mate después del desayuno hoy y ayer).

2. Flexibilidad (Clayton, Yu, & Dickinson, 2003): el agente debe manifestar una conducta apropiada en contextos diferentes y no simplemente reproducir el mismo comportamiento. Por ejemplo, las charas californianas actualizan su conocimiento respecto a la descomposición de alimentos e integran este aprendizaje con la memoria de eventos específicos de almacenamiento de comida incluso cuando estos se realizaron con anterioridad al nuevo aprendizaje.
3. Qué, dónde y cuál (Eacott et al., 2005): los recuerdos episódicos permiten discriminar eventos similares y eso no sólo puede lograrse apelando a componentes temporales (como lo considera el criterio qué, dónde y cuándo), sino también a elementos del contexto que permite identificar una ocasión particular. Por ejemplo, las ratas exploran preferentemente las nuevas combinaciones de objetos (qué), localización (dónde) y contexto (cuál) sobre las combinaciones familiares (Eacott & Norman, 2004).
4. Fuente de la memoria (Crystal et al., 2013): la ME almacena información sobre las condiciones bajo las cuales se adquirió el recuerdo, sus orígenes. Esta característica posibilita distinguir un recuerdo particular de otro mediante las características diversas que se presentaron al formarse cada uno de ellos. Por ejemplo, Crystal et al. (2013) hallaron evidencia que las ratas pueden recordar si ellas encontraron por sí mismas el camino a una localización o si fueron ubicadas allí por un investigador.
5. La capacidad de viajar mentalmente en el tiempo (Tulving, 2005): dado que se considera a la ME como una capacidad específica dentro de un sistema más amplio de viaje mental en el tiempo que permite pensar eventos particulares pasados y futuros como si fueran experiencias vividas personalmente (Suddendorf & Corballis, 2007; Schacter et al., 2007), se puede estudiar la ME en animales comprobando si pueden realizar prospección episódica. Por ejemplo, el llamado test de la cuchara propuesto por Tulving (2005) en el que se espera que un agente seleccione la herramienta correcta en una ubicación inicial para alcanzar, en un tiempo posterior y en otro lugar, una recompensa.
6. La capacidad de *replay* (Panoz-Brown et al., 2018; Crystal, 2022): investiga si los agentes recuerdan el orden secuencial en el cuál los eventos ocurrieron. Por ejemplo, los roedores identifican en una secuencia de olores la posición ordinal de alguno de ellos (Fortin et al., 2002; Panoz-Brown et al., 2018) y los monos macacos aprenden y seleccionan en el orden correcto secuencias de tres imágenes (Orlov et al., 2000).

7. Aprendizaje retrospectivo (Singer & Zentall, 2007; Boyle, 2019): el agente debería recordar información que resulta irrelevante en el momento en el que ocurrió el evento, pero que adquiere significado en un momento posterior, posibilitando así el aprendizaje retrospectivo a partir del recuerdo episódico.
8. Dependencia del hipocampo (Eichenbaum & Fortin, 2005; Crystal, et al., 2013): estudia si las lesiones en el hipocampo generan impedimentos en el desempeño de la ME.

La mayoría de las especies evaluadas fueron testeadas sólo mediante algunos de estos criterios. Sin embargo, algunas lograron superar las pruebas para varios de ellos.² Este es el caso de las ratas que han realizado correctamente las pruebas de recordar qué, dónde y cuándo (Babb & Crystal, 2006), de estructura integrada (Iordanova, Good, & Honey, 2008; Crystal & Smith, 2014), de recordar qué, dónde y cuál (Eacott et al., 2005), de fuente de la memoria (Crystal & Alford, 2014; Crystal et al., 2013), de presentar prospección episódica (Wilson & Crystal, 2012; Crystal, 2012), *replay* (Panoz-Brown et al., 2018), aprendizaje retrospectivo (Zhou et al., 2012) y dependencia del hipocampo (Eichenbaum & Fortin, 2005; Crystal et al., 2013; Panoz-Brown et al., 2018).

En este contexto el presente trabajo ofrece y analiza un nuevo criterio, una alternativa metodológica, para investigar la atribución de ME en animales partiendo de los modelos de TEPT que también han sido ampliamente estudiados en roedores. Este criterio presenta la ventaja de atender a los enfoques que, en la distinción entre ME y semántica, señalan la vinculación especial de los recuerdos episódicos con cuestiones afectivas (Allen et al., 2008; Trakas, 2019). En efecto, mientras los elementos espaciales y temporales fueron ampliamente considerados en la investigación de ME en animales (por ejemplo, en el enfoque tradicional de recordar “qué, dónde y cuándo”), el elemento afectivo y emocional ha permanecido, en

² A los criterios mencionados podrían agregarse otros que se han propuesto y que, en líneas generales, conducen a resultados desfavorables respecto a la atribución de ME en animales. Ejemplos de ellos son:

1. Mecanismos neuropsicológicos similares (Malanowski, 2016)
2. representación temporal (Hoerl & McCormack, 2019)
3. estructura narrativa (Keven, 2016)
4. compromiso epistémico sobre eventos pasados (Mahr & Csibra, 2018)
5. carácter auto-reflexivo o metarrepresentacional (Klein, 2016; Mahr & Csibra, 2018).

Estos criterios resultan incompatibles, al menos en algún aspecto, con la tesis defendida en el presente trabajo de que es posible atribuir ME a algunos animales. Por una cuestión de extensión, no es posible abordar cada uno de estos criterios escépticos, pero para una respuesta general en defensa de una concepción minimalista de la ME puede verse Boyle (2022b). También resulta de interés su respuesta a Malanowski (2016) al afirmar que para atribuir ME como una clase natural no se requiere que implique una actividad neuronal idéntica. También puede verse Corda (2020) en respuesta a Hoerl y McCormack, y Corda (2022) para un argumento general en respuesta a los últimos tres criterios.

líneas generales, ausente. En cambio, esta nueva aproximación le otorga centralidad a este elemento y, complementando el resto de los criterios y evidencia mencionada, hace más verosímil la explicación que atribuye ME a ciertos animales.

Antes de argumentar a favor de esta nueva aproximación para estudiar la ME en animales es importante aclarar que este nuevo criterio no pretende ser una alternativa que excluya a los otros modos de estudiar la ME en animales, sino que puede ser complementario a aquellos que sean adecuados. Esto es posible debido a que una capacidad puede tener diversas funciones (Schwartz, 2020) y/o contribuir a las operaciones de más de un sistema cognitivo (Boyle, 2022a). De modo que el poseer ME puede permitir un conjunto de posibilidades tales como recordar el contexto espacio-temporal de un evento, aprender retrospectivamente, desarrollar TEPT, etc. Si este es el caso, entonces tener estos tipos diferentes de evidencia a favor de la misma hipótesis la hace más razonable. Además, el que haya evidencia de un conjunto de criterios de ME en cierto animal hace posible apelar a principios epistemológicos que justifiquen atribuirles recuerdos episódicos. Por ejemplo, se puede recurrir al principio de simplicidad entendido como unidad psicológica según el cual se prefiere la explicación que unifica conductas diferentes a partir de un único sistema cognitivo (Fitzpatrick, 2009). Igualmente, el presente trabajo no analiza lo adecuados o no que sean el resto de los criterios, sino que se limita a proponer y analizar la posibilidad de atribuir ME a partir de los modelos animales de TEPT. Por lo que se comenzará introduciendo en qué consiste tal trastorno en seres humanos.

3. Trastorno de estrés postraumático

El TEPT es un trastorno psiquiátrico que en los seres humanos se caracteriza por la reexperiencia involuntaria e intrusiva de un evento que se experimentó como una amenaza de daño o muerte y generan malestar o deterioro funcional en quien lo padece.³ El diagnóstico de TEPT según el DSM-5 (Manual diagnóstico y estadístico de los trastornos mentales) se basa en cuatro grupos de síntomas:

1. Intrusión: recuerdos recurrentes, involuntarios e intrusivos del suceso traumático tales como *flashbacks*, pesadillas, pensamientos intrusivos, reacciones disociativas (el sujeto siente o actúa como si se repitiera el suceso traumático) y reacciones fisiológicas y/o malestar intenso al exponerse a factores vinculados al suceso traumático.

³ El suceso traumático puede no ser sobre un evento único (Cloitre, 2021), sino también sobre sucesos repetidos y repulsivos (la literatura suele llamarlo TEPT complejo y abreviarlo TEPT-c o TEPTC). Por ejemplo, socorristas que recogen restos humanos o policías repetidamente expuestos a detalles del maltrato infantil.

2. Evitación: esfuerzo por eludir elementos vinculados al evento traumático (personas, lugares, objetos, actividades, etc.)
3. Alteraciones negativas en el estado de ánimo y cognición: estado emocional negativo persistente (por ejemplo, miedo, culpa o vergüenza), depresión, percepción y expectativas negativas, incapacidad de experimentar emociones positivas, disminución del interés en las actividades, retraimiento, entre otros.
4. Alteraciones en la excitación y reactividad: impulsividad, irritabilidad, comportamientos agresivos y autodestructivos, problemas de concentración, trastornos del sueño (como insomnio, sueño inquieto o pesadillas), hipervigilancia (estado de alerta), etc.

Para el diagnóstico de TEPT en humanos no se requiere que se den todos los síntomas mencionados, sino uno o dos por grupo en un periodo de tiempo superior a un mes y siempre y cuando se excluyan como causas de los síntomas otros factores (por ejemplo, el consumo de alguna sustancia o alguna afección médica).

Un aspecto característico (Brewin, 2015), central (Bourne et al., 2013), específico (Bryant et al., 2011) y cardinal (Iffland & Neuner, 2016) en el diagnóstico de TEPT, ubicado en el primer grupo, es el de experimentar *flashbacks*.⁴ Estos son recuerdos con detalles multisensoriales de los eventos traumáticos que se reexperimentan de forma involuntaria e intrusiva con vivacidad e intensidad emocional (Sacher et al., 2018). Se identifican en los mismos dos tipos de disfunciones adaptativas: la imposibilidad de control de la memoria (la naturaleza intrusiva, involuntaria y recurrente de la recuperación) y la hipermnesia emocional (respuesta intensa de miedo en situaciones ordinarias y seguras). Generalmente estos recuerdos intrusivos suelen originarse a partir de la exposición a un desencadenante del medio, como puede ser un estímulo relacionado al trauma, que conduce al agente a revivir el episodio traumático con una fuerza subjetiva, vivacidad e intensidad que genera efectos fisiológicos tales como si el evento estuviese ocurriendo nuevamente (Brewin, 2015). A continuación se profundizará sobre la vinculación que existe entre este síntoma del TEPT y la ME.

4. La memoria episódica como requisito para sufrir el TEPT

⁴ Mientras muchos de los síntomas mencionados con anterioridad son comunes a varios trastornos, los *flashbacks* son mencionados únicamente en el contexto del TEPT.

Como se mencionó en el apartado anterior, los *flashbacks* y recuerdos episódicos comparten el ser reexperiencias de eventos pasados. En el presente apartado se defiende la tesis de que los *flashbacks* son productos del sistema de ME. Para ello primero se presentan razones y evidencia a favor de que los *flashbacks* son memorias autobiográficas involuntarias donde los elementos episódicos son predominantes. A continuación se mostrará que las características disfuncionales de los *flashbacks*, ser involuntarios e hipermnesia, también se encuentran, al menos en algún grado, en algunas ME. Luego se argumenta que, si bien los *flashbacks* se presentan como ocurriendo “aquí y ahora”, y no con un sentido de pasado como la ME, esta diferencia no se debe a que se originen en errores perceptuales, sino en problemas de memoria. Finalmente, se concluye que al ser los *flashbacks* característicos del TEPT y al haber buenas razones para considerar que depende del sistema de ME, se puede investigar la atribución de ME en animales a partir de si pueden desarrollar o no el TEPT.

En primer lugar, los *flashbacks* presentes en el TEPT son considerados por varios autores como Berntsen (2021) y Yeung (2022) como un subtipo disfuncional de una memoria autobiográfica involuntaria (MAI) que son memorias de eventos pasados que vienen a la mente sin el intento de recordar, sino en respuesta, por lo menos en su expresión típica, a una señal (*cue*) o situación disparadora. Las MAI son un fenómeno común y frecuente, se caracterizan por ser sobre un evento específico, se presentan como una reexperiencia o revivencia del evento con detalles perceptuales (Berntsen, 2010; Yeung, 2022) y presentan un mayor impacto emocional en el momento de recordar tanto en personas saludables (Del Palacio-González & Berntsen, 2020) como clínicas (Rubin et al., 2011). Si bien es cierto que las memorias autobiográficas pueden contener elementos tanto episódicos como semánticos, las características específicas de las MAI mencionados anteriormente, de ser sobre eventos personales únicos, presentarse como una reexperiencia, tener detalles perceptuales e impacto emocional, son elementos episódicos (Levine, 2004), de lo cual se sigue que se sustentan, al menos en una buena medida, del sistema de ME. Además, se ha demostrado que las memorias emocionales (componente clave en los modelos de memorias involuntarias en general y de los *flashbacks* del TEPT en particular) presentan un vínculo directo con la ME en contraposición con la memoria semántica (St. Jacques & Levine, 2007). También Hellawell y Brewin (2002) probaron que la reexperiencia del trauma compite por recursos cognitivos con tareas de fuentes visuoespaciales, lo que sugiere que los *flashbacks* involucran imágenes mentales al igual que la ME (Boyle, 2020). Por otro lado, Bernsten y Nielsen (2022) concluyen que los eventos traumáticos no son almacenados de un modo puramente perceptual, sino que estas memorias involuntarias son productos, al igual que los recuerdos episódicos, de un proceso de (re)construcción. Este conjunto de evidencia pone de manifiesto

que los *flashbacks* comparten aspectos importantes con los recuerdos episódicos, lo que sugiere que dependen del sistema de ME.

Se podría objetar que las características que hacen disfuncionales a los *flashbacks*, como el ser involuntarios o la hipermnesia, los vuelven recuerdos de otro tipo. No obstante, estas características pueden encontrarse presentes, aunque sea en algún grado menor, en algunas ME. Como ya se mencionó, algunas memorias involuntarias reexperimentadas con detalles perceptuales y cargadas de emociones también ocurren con eventos positivos (Berntsen, 2001). Por ejemplo, los recuerdos episódicos involuntarios son comunes ante la percepción de ciertos olores (Berntsen, 2009; Sutton, 2015) que nos conducen a recordar directamente ciertos episodios (que un olor a una comida nos recuerde una cena familiar o que a partir de la percepción de un perfume se reexperimente un momento compartido con una persona). Asimismo, un recuerdo episódico puede generar efectos fisiológicos en nuestro organismo (Speer & Delgado, 2017) por más que no haya ningún factor contextual que lo impulse (por ejemplo, que el recuerdo de un paisaje observado en unas vacaciones genere tranquilidad en una situación de estrés o que el recuerdo de un encuentro sexual genere excitación). De este modo, los recuerdos episódicos pueden tener en cierta medida las características de los *flashbacks* de ser involuntarios y de generar respuestas disociadas con el contexto, de modo que estos últimos pueden ser categorizados como un subtipo disfuncional de un tipo de memoria (los MAI) dependiente de la ME.

Por otra parte, la principal diferencia que puede encontrarse entre los *flashbacks* y la ME radica en que los primeros suelen presentarse con un sentido de presente por lo cual el agente reacciona como si estuviese ocurriendo nuevamente el evento traumático (Stein et al., 2007). En este sentido, comparte el sentido de presente con el cual también se experimentan las percepciones que se sienten como ocurriendo “acá y ahora” (Dokic & Martin, 2017) y se diferencian de los recuerdos episódicos que se presentan con un sentido de pasado (Hoerl & McCormack, 2019; Perrin et al., 2020).

Si bien es cierto que los *flashbacks* son experimentados en un estado alterado de conciencia en el cual la persona revive de forma realista una escena multisensorial y reacciona coherentemente con su contenido, no son propiamente percepciones al no ser causados por estímulos externos como ocurre con la percepción, sino que, al igual que en la ME, ocurren en ausencia del objeto de la imagen mental.⁵

⁵ Partiendo de la distinción entre los procesos perceptuales y su experiencia realizada por Maggiora, Naim y Aragona (2021) se considera que no son realmente percepciones, aunque el individuo en primera persona las experimente como tales. Por otra parte, afirmar que la relación causal no es mediante los sentidos como en la

Igualmente, por esta razón, algunos autores también hablan de alucinaciones (Blom, 2013) o pseudoalucinaciones (Brewin & Patel, 2010) en el TEPT, ya que ellas también se experimentan en ausencia de un estímulo externo apropiado. Si bien puede categorizarse como alucinaciones a los *flashbacks*, estos presentan características específicas que señalan una diferencia clara e importante con otras alucinaciones: se originan en la memoria y no en el procesamiento perceptual. En primer lugar, los *flashbacks* están relacionados directamente con eventos pasados particulares, son una reexperiencia de un evento traumático de la vida del individuo, mientras que otras alucinaciones no están necesariamente relacionadas con la revivencia de episodios particulares (Langer & Cangas, 2007). Por otra parte, en el momento en el que se reexperimenta el *flashback* el agente no se encuentra dispuesto a interactuar ni buscar información en su medio, sino que, por el contrario, pierde la conciencia de las sensaciones del entorno circundante, tiene una reducida o nula capacidad para procesar estímulos externos, no reacciona fácilmente o presenta dificultades para comprender los aportes de las personas que lo rodean y, con frecuencia, cuando finaliza el *flashback* no recuerda lo que sucedió mientras tenía la reexperiencia (Maggiora et al., 2021).⁶ Nuevamente, tal disociación con el entorno no se encuentra habitualmente en las percepciones ni en las alucinaciones por lo cual los *flashbacks* presentan diferencias importantes con estos estados mentales que no son originados en el sistema de ME.

Por el contrario, la mayoría de los modelos de TEPT explican los *flashbacks* no como problemas en el procesamiento perceptual, sino como recuerdos pobremente o inadecuadamente integrados con su contexto, de modo que se presenta la incapacidad de demarcar con claridad que la reexperiencia es sobre un evento pasado (Ehlers & Clark, 2000; Michael et al., 2005; Steel et al., 2005; Brand, 2020; Lei, 2022). A partir de esta integración espacial y temporal deficiente, surgen las dificultades para identificar el material intrusivo como un recuerdo y es más probable que lo perciba como siendo de origen externo. Por este motivo algunas terapias consisten en recordar el evento traumático en presencia del terapeuta, poniendo la experiencia en palabras e integrándolas con el contexto espacial, temporal, la información previa y subsecuente y otras memorias logrando que la narrativa sea más coherente y facilitando así la discriminación entre "entonces" y "ahora" (Brand, 2020).

Ahora bien, dado que, como se mencionó en el apartado anterior, los *flashbacks* son característicos del trastorno de TEPT y que, como se sugiere en el presente apartado, son producto del sistema de ME, entonces el TEPT tendría como condición de posibilidad

percepción no implica ningún compromiso con la teoría causal de la memoria, ya que se mantiene al margen sobre qué causan o cuál es la fuente de los recuerdos.

⁶ Según Maggiora et al. (2021) las personas en un momento posterior al *flashback* reconocen que la reexperiencia se originó en su mente, pero no saben qué ocurrió entonces en su entorno mientras la reexperimentaban.

(necesaria) a la ME. Si esto es cierto, entonces se requeriría de la capacidad de recordar episodios para desarrollar el TEPT o, en otras palabras, poseer el TEPT sería condición suficiente para atribuir ME. De este modo, se abre un nuevo campo de investigación para la atribución de ME en animales, ya que existen numerosos modelos de TEPT en no-humanos y el atribuir tal trastorno es un buen indicio para afirmar que poseen la capacidad de recordar episodios. A continuación, se reconstruirán brevemente los modelos animales de TEPT señalando tanto la evidencia favorable como las limitaciones en la atribución de tal trastorno para así dar cuenta en qué medida es posible, a partir de la evidencia actual, justificar la atribución de recuerdos episódicos a animales mediante esta nueva vía.

5. Modelos animales de TEPT

El diagnóstico de TEPT en humanos se realiza a partir de reportes lingüísticos en base a los más de 20 síntomas que aparecen en el DSM-5. Para analizar tal trastorno en animales, la imposibilidad de que realicen reportes verbales no conduce necesariamente a asumir que no puedan desarrollar el trastorno. Ahora bien, resulta necesario entonces ver de qué modo pueden esos síntomas expresarse en seres sin lenguaje. Precisamente en el presente apartado se describe y analiza la evidencia disponible sobre los modelos animales de TEPT para explorar sus alcances y limitaciones.

La mayoría de modelos animales de TEPT se llevan a cabo con roedores y el procedimiento general consiste en someter los individuos a un evento traumático y luego analizar los cambios conductuales y neuronales. Algunos modelos animales presentan una mayor complejidad y sofisticación experimental al someter a dos grupos de individuos a varias pruebas conductuales (Cohen et al., 2003, Cohen et al., 2004, Villain et al., 2018) en donde solo uno de los grupos fue expuesto a una situación de estrés. El grupo que no sufrió un evento traumático permite identificar los valores promedio en los resultados de diversas pruebas conductuales y, así, elaborar criterios para subdividir al grupo que vivenció la experiencia traumática en individuos afectados o susceptibles y no-afectados o resilientes, ya que, al igual que con los seres humanos, puede ocurrir que no todos los animales expuestos a un evento traumático desarrollen los síntomas característicos del TEPT.⁷

Algunas de las situaciones de estrés a las que se someten a los individuos en los diferentes modelos son dejarlos inmóviles por un periodo prolongado de tiempo (Meerlo et al., 2001; Andero et al., 2013; Kedia & Chattarji, 2014), someterlos a descargas eléctricas (Van Dijken

⁷ En líneas generales, un animal se define como afectado únicamente si se sale de la norma definida en varias pruebas de comportamiento.

et al., 1992; Pynoos et al., 1996; Philbert et al., 2011), dejarlos inmovilizados por dos horas, luego forzarlos a nadar 20 minutos y, finalmente, se los anestesia con éter (Liberzon et al., 1997; Takahashi et al., 2006; Yamamoto et al., 2009; Vanderheyden et al., 2015), exponerlos a depredadores o señales de los mismos (Adamec & Shallow, 1993; Cohen et al., 2003; Zoladz et al., 2008; Adamec et al., 2010; Zoladz et al., 2015), obligarlos a nadar y luego sumergirlos bajo el agua durante 30–45 segundos (Richter-Levin, 1998; Cohen et al., 2004), exponerlos a un individuo agresivo repetidas veces (Rygula et al., 2006; Pulliam et al., 2010), aislarlos socialmente durante 3 o 4 semanas (Pibiri et al., 2008) o aislarlos varias horas en los días posteriores al nacimiento de los progenitores (Diehl et al., 2012).⁸ Una vez que experimentaron el episodio traumático se realizan diversas pruebas a lo largo de un tiempo para ver si presentan o no la sintomatología del TEPT. A continuación se mencionan de forma general algunas de las evidencias encontradas para cada grupo de síntomas.⁹

En primer lugar, los síntomas intrusivos (de reexperiencia) son precisamente los que presentan mayores dificultades para investigarse en animales. Los síntomas de malestar intensos o las conductas de congelamiento ante el contexto o señal del evento traumático que presentan los roedores (Richter-Levin, 1998; Takahashi et al., 2006; Yamamoto et al., 2009; Olson et al., 2011; Andero et al., 2013; Zoladz et al., 2015; Villain et al., 2018) se ha interpretado en ocasiones como evidencia de recuerdos intrusivos (Cabib et al., 2019). Es cierto que la evidencia conductual para justificar la reexperiencia del evento traumático es indirecta y que carece de los reportes verbales que se encuentran en los casos humanos. No obstante, las investigaciones de Hagenaars y Putman (2011) y de De Kleine et al. (2018) muestran que la mayoría de los pacientes presentan la conducta de congelamiento junto a la reexperiencia intrusiva del evento traumático, por lo que existen buenas razones por la cual esta evidencia indirecta es un buen indicador o marcador de auténticos síntomas intrusivos de reexperiencia. Otro tipo de evidencia que se encuentra en este grupo de síntomas es el aumento de *rapid eye movement* (REM) de las ratas mientras duermen (Vanderheyden et al., 2015) que se asocia con estados de sueños vívidos (Flandreau & Toth, 2017). También chimpancés que sufrieron abuso físico como objetos de investigación (por ejemplo, cirugías

⁸ El hecho de someter a estas pruebas traumáticas y crueles a seres sintientes es fuertemente cuestionable éticamente y más si son seres complejos que tienen ME y desarrollan TEPT, ya que el sufrimiento es mayor al extenderse temporalmente (Mahr & Fischer, 2023).

⁹ La evidencia puede variar para cada modelo debido a que el evento traumático que experimentan los individuos y la evidencia neuronal o conductual que se investiga son distintos. En el presente trabajo se menciona la evidencia en forma general, para más detalle sobre cada modelo y sus diferencias véase Schöner et al. (2017), Flandreau y Toth (2017) y Richter-Levin et al. (2019).

invasivas e infección por enfermedades) tienen reacciones intensas a los objetos que pueden haberle simbolizado o recordado el tiempo en el laboratorio (Lopresti-Goodman et al., 2015).

Por otra parte, respecto al segundo grupo de síntomas (aversión), se encontró evidencia en roedores que eluden los lugares (contextos) y las señales relacionadas al episodio (Philbert et al., 2011; Olson et al., 2011; Villain et al., 2018) y evitan los espacios abiertos prefiriendo permanecer en los espacios cerrados en el test de *elevated plus maze*. Además, este tipo de síntomas fue observado también fuera del contexto del laboratorio y en otros animales. Por ejemplo, gatos monteses (*Lynx rufus*), zorrillos rayados (*Mephitis mephitis*) y zarigüeyas de Virginia (*Didelphis virginiana*) salvajes presentaron conductas aversivas y redujeron la búsqueda de alimento tras la escucha de vocalizaciones humanas (Suraci et al., 2019) y, también, un elefante que era transportado habitualmente en camión para ser utilizado en la tala, siguió presentando conductas de aversión al escuchar cerca un camión incluso después de vivir 9 años en un santuario (Carnahan, 2019).¹⁰ En el contexto doméstico, los perros con antecedentes de abuso presentan más miedo hacia humanos y perros desconocidos (McMillan et al., 2015).

En tercer lugar, respecto a los síntomas en estados anímicos y cognitivos, los roedores resilientes suprimieron rápidamente el comportamiento de congelamiento (inmovilidad) cuando se expusieron repetidamente al mismo contexto en situaciones seguras, mientras que los susceptibles siguieron manifestando conductas de congelación que manifiestan un impedimento cognitivo para extinguir el miedo (Nalloor et al., 2011; Paredes & Morilak, 2019).¹¹ Además, presentan síntomas de ansiedad y depresión (Tsoory et al., 2007) como, por ejemplo, respuestas de sobresalto elevadas y duraderas en comparación con las ratas resilientes ante una señal relacionada con el evento traumático (Nalloor et al., 2011). Otras alteraciones cognitivas observadas fueron impedimentos para realizar pruebas de cognición espacial y de la memoria de trabajo (Richter-Levin, 1998; Diamond et al., 1999; Woodsom et al., 2003; Andero et al., 2013; Zoladz et al., 2015) y una disminución en las interacciones sociales (Colucci et al., 2020; Olson et al., 2011). Asimismo, conductas que expresan depresión o ansiedad e imposibilidad de extinguir el miedo también se observó en elefantes (Carnahan, 2019). Perros domésticos también exhibieron más apego, búsqueda de atención (por ejemplo, ladridos frecuentes) y comportamientos extraños o repetitivos tales como revolcarse en las heces y otras sustancias malolientes, "chupar excesivamente las almohadas", "cavar agujeros", "dar vueltas/giros a la derecha cuando está ansioso", entre otros (McMillan

¹⁰ En este caso los síntomas de TEPT no surgen de un evento traumático singular, sino de una exposición a una actividad repetida y repulsiva (por lo que corresponde a un TEPT complejo).

¹¹ La evidencia de este impedimento en extinguir el miedo es relevante porque permite distinguir lo que le ocurre a estos roedores con un mero condicionamiento.

et al., 2015). Asimismo, los chimpancés de laboratorio tienen ataques de gritos, se autolesionan y carecen de interés en socializar (Lopresti-Goodman et al., 2015).

Finalmente, respecto al cuarto grupo, de síntomas de excitación y reactividad, nuevamente la mayoría de la evidencia proviene de roedores que modificaron sus estados de alerta aumentando la evaluación de riesgos y eludiendo espacios abiertos (Nalloor et al., 2011), presentando estados de hipervigilancia (Philbert et al., 2011; Kedia & Chattarji, 2014), disturbios en el sueño (Meerlo et al., 2001; Philbert et al., 2011; Vanderheyden et al., 2015), sobresaltos exagerados (Pynoos et al., 1996; Cohen et al., 2004; Khan & Liberzon, 2004; Zoladz et al., 2008; Adamec et al., 2010; Pulliam et al., 2010) y aumento en sus comportamientos agresivos (Olson et al., 2011). En perros domésticos también se observó hiperactividad y mayor agresividad (McMillan et al., 2015). Asimismo, los chimpancés de laboratorio presentan aumento de la excitación e hipervigilancia (Lopresti-Goodman et al., 2015).

Además de la evidencia conductual se alude para mostrar la validez de los modelos animales de TEPT a ciertos paralelismos entre la evidencia en humanos y animales:

- La administración de glucocorticoides antes del evento traumático reduce la incidencia de conductas de ansiedad tanto en animales (Florido et al., 2023) como humanos (Schelling et al., 2006; Goswami et al., 2013).
- Se identificaron consecuencias neuronales similares: una pérdida de volumen en el hipocampo y en la amígdala (Han et al., 2013; Liu et al., 2012) que podría corresponderse con lo hallado en humanos (Carrion et al., 2009).

No obstante, muchos de los modelos animales de TEPT también presentan limitaciones. Algunas de ellas no afectan a todos los modelos, sino sólo a algunos y pueden solucionarse simplemente mediante modificaciones en el diseño experimental. Una de ellas se debe a que muchos presentan un interés principal por analizar los síntomas inmediatos o de un tiempo breve posterior al trauma, mientras que en el criterio para el diagnóstico humano los síntomas deben presentarse pasado al menos un mes del evento traumático (Schöner et al., 2017).¹² En este sentido, sería importante distinguir diferentes estadios después de la exposición del trauma para comparar el trastorno humano con los modelos animales (Colucci et al., 2020). Otra limitación es que en la mayoría de los modelos todos los individuos expuestos al trauma presentan los síntomas o no se reportan las diferencias de sus respuestas, mientras que en los seres humanos hay personas afectadas y otras que no (Goswami et al., 2013).

¹² No resulta claro cuánto tiempo sería el equivalente en los modelos animales de un mes en la vida humana, pero lo que sí resulta importante es que los síntomas a atender en los modelos de TEPT no son los inmediatos, sino los que se encuentran luego de un tiempo considerable.

Consecuentemente los modelos animales deben detenerse en las variaciones de la respuesta al trauma de los diferentes individuos para identificar si, al igual que como ocurre en los seres humanos, se encuentran individuos afectados o susceptibles y no-afectados o resilientes.

No obstante, la principal limitación de estos modelos es que si bien la evidencia de síntomas de TEPT en animales es numerosa, algunos síntomas (como las memorias intrusivas y *flashbacks*) no son fáciles de testear en animales y otros como los de alteraciones del sueño, la aversión, el miedo y los estados de alerta se superponen con otros trastornos asociados como los de depresión y/o ansiedad por lo cual no resulta claro que su presencia en animales se deba necesariamente a que poseen el TEPT (Flandreau & Toth, 2017; Richter-Levin et al., 2019). En otras palabras, la sintomatología característica del trastorno como los *flashbacks* presentan dificultades de testearse sin reportes verbales, mientras que las que son más fáciles de testear resultan comunes a simples estados de estrés u otras patologías.

Esto puede ser una dificultad que surge en el estado actual de la investigación, pero que puede llegar a superarse precisando y delimitando, por ejemplo, más claramente la diferencia del TEPT con otras patologías, los indicadores o marcadores (evidencia indirecta) de reexperiencias intrusivas y/o hallando nueva evidencia en animales. No obstante, el propósito del presente trabajo es proponer una nueva forma de estudiar la atribución de ME en animales y para ello basta con señalar que la atribución de TEPT a animales sugiere que poseen recuerdos episódicos, aun cuando tal atribución presente dificultades en el estado presente de la investigación.

6. Conclusión

En síntesis, ante la dificultad metodológica de hallar un tipo de evidencia que permita atribuir ME a animales, el presente trabajo propone un nuevo enfoque a partir de los modelos animales de TEPT. Si el TEPT presenta como característica principal a los *flashbacks* que dependen del sistema de ME, entonces que los animales presenten características similares al TEPT humano es una buena razón para pensar que tienen una capacidad como la ME. Este criterio presenta la ventaja de atender el aspecto afectivo de la ME, desatendido tradicionalmente, al estudiar las MAI y los *flashbacks* que se caracterizan precisamente por tener un mayor impacto emocional. Además, este nuevo método puede complementar a otros, ya que si la ME contribuye a diversas operaciones como recordar el contexto espacio-temporal de un evento, aprender retrospectivamente, desarrollar TEPT u otras, entonces tener estos diferentes tipos de evidencia hace más verosímil la hipótesis de que los animales tienen esta capacidad. Incluso, cuando la atribución de ME compite con la atribución de otros mecanismos o capacidades cognitivas, es posible recurrir a principios epistemológicos

como el de simplicidad entendido como unidad psicológica para preferir la explicación que atribuye ME. Esto es posible en aquellos casos en los que existe evidencia conductual favorable respecto a diversas operaciones (aprender retrospectivamente, desarrollar TEPT, etc.) relacionadas con la ME en una especie, entonces atribuir esta capacidad es más simple al explicar diversos tipos de comportamientos bajo la suposición de un único sistema cognitivo, en lugar de recurrir a múltiples sistemas.

De este modo, el presente trabajo abre un nuevo campo de exploración respecto al problema de la atribución de ME en animales que no solo puede ser fructífero para saber en qué medida los animales tienen o no ME, sino que también puede enriquecer la discusión y debate en torno a los modelos animales de TEPT para superar aquellas dificultades y limitaciones que presentan actualmente. Saber en qué medida los animales tienen o no ME y TEPT es fundamental en tanto es una atribución que implica consecuencias éticas respecto al trato animal (Mahr & Fischer, 2023) y que puede contribuir a encontrar modos de prevenir el TEPT y/o hallar terapias efectivas. Esto último no solo es importante debido a que la prevalencia de por vida del TEPT afecta alrededor del 5% de la población mundial expuesta a eventos potencialmente traumáticos, sino porque en un contexto en el cual aumentarán inevitablemente los desastres naturales, la población estará aún más propensa a sufrir esta patología (Zhou et al., 2021).

Referencias bibliográficas

- Adamec, R., Fougere, D., & Risbrough, V. (2010). CRF receptor blockade prevents initiation and consolidation of stress effects on affect in the predator stress model of PTSD. *The International Journal of Neuropsychopharmacology*, 13(06), 747–757. <https://doi.org/10.1017/S1461145709990496>
- Adamec, R. E., & Shallow, T. (1993). Lasting effects on rodent anxiety of a single exposure to a cat. *Physiology & Behavior*, 54(1), 101–109. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(93\)90050-P](https://doi.org/10.1016/0031-9384(93)90050-P)
- Allen, P. A., Kaut, K. P., & Lord, R. R. (2008). Emotion and episodic memory. In E. Dere, A. Easton, L. Nadel, & J. P. Huston (Eds.), *Handbook of Behavioral Neuroscience* (Vol. 18, pp. 115–132). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1569-7339\(08\)00208-7](https://doi.org/10.1016/S1569-7339(08)00208-7)
- American Psychiatric Association. (2014). *Manual diagnóstico y estadístico de los trastornos mentales: DSM-5*. Editorial Médica Panamericana.
- Andero, R., Brothers, S. P., Jovanovic, T., Chen, Y. T., Salah-Uddin, H., Cameron, M., Bannister, T. D., Almlil, L., Stevens, J. S., Bradley, B., Binder, E. B., Wahlestedt, C., & Ressler, K. J. (2013). Amygdala-Dependent Fear Is Regulated by *Oprl1* in Mice and Humans with PTSD. *Science Translational Medicine*, 5(188). <https://doi.org/10.1126/scitranslmed.3005656>

- Andrews, K. (2020). *How to Study Animal Minds*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108616522>
- Babb, S. J., & Crystal, J. D. (2006). Episodic-like Memory in the Rat. *Current Biology*, 16(13), 1317–1321. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.05.025>
- Berntsen, D. (2009). *Involuntary Autobiographical Memories: An Introduction to the Unbidden Past*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511575921>
- Berntsen, D. (2001). Involuntary memories of emotional events: Do memories of traumas and extremely happy events differ? *Applied Cognitive Psychology*, 15(7), S135–S158. <https://doi.org/10.1002/acp.838>
- Berntsen, D. (2010). The Unbidden Past: Involuntary Autobiographical Memories as a Basic Mode of Remembering. *Current Directions in Psychological Science*, 19(3), 138–142. <https://doi.org/10.1177/0963721410370301>
- Berntsen, D. (2021). Involuntary autobiographical memories and their relation to other forms of spontaneous thoughts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1817), 20190693. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0693>
- Berntsen, D., & Nielsen, N. P. (2022). The reconstructive nature of involuntary autobiographical memories. *Memory*, 30(1), 31–36. <https://doi.org/10.1080/09658211.2021.1872645>
- Blom, J. D. (2013). Hallucinations and Other Sensory Deceptions in Psychiatric Disorders. In R. Jardri, A. Cachia, P. Thomas, & D. Pins (Eds.), *The Neuroscience of Hallucinations* (pp. 43–57). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4121-2_3
- Bourne, C., Mackay, C. E., & Holmes, E. A. (2013). The neural basis of flashback formation: The impact of viewing trauma. *Psychological Medicine*, 43(7), 1521–1532. <https://doi.org/10.1017/S0033291712002358>
- Boyle, A. (2019). Learning from the Past: Epistemic Generativity and the Function of Episodic Memory. *Journal of Consciousness Studies*, 26(5–6), 242–251.
- Boyle, A. (2020). The impure phenomenology of episodic memory. *Mind & Language*, 35(5), 641–660. <https://doi.org/10.1111/mila.12261>
- Boyle, A. (2022a). The mnemonic functions of episodic memory. *Philosophical Psychology*, 35(3), 327–349. <https://doi.org/10.1080/09515089.2021.1980520>
- Boyle, A. (2022b). Episodic memory in animals: Optimism, kind scepticism and pluralism. In A. Sant’Anna, C. J. McCarroll, & K. Michaelian (Eds.), *Current Controversies in Philosophy of Memory* (1st ed., pp. 189–205). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781003002277>
- Brand, R. (2020). *Auditory hallucinations in the context of past trauma: The role of posttraumatic stress symptoms and potential of trauma-focused psychological therapies as a novel treatment approach*



- [Doctoral dissertation, Swinburne University of Technology].
<http://hdl.handle.net/1959.3/454746>
- Brewin, C. R. (2015). Re-experiencing traumatic events in PTSD: New avenues in research on intrusive memories and flashbacks. *European Journal of Psychotraumatology*, 6(1), 27180. <https://doi.org/10.3402/ejpt.v6.27180>
- Brewin, C. R., & Patel, T. (2010). Auditory Pseudohallucinations in United Kingdom War Veterans and Civilians With Posttraumatic Stress Disorder. *The Journal of Clinical Psychiatry*, 71(4), 419–425. <https://doi.org/10.4088/JCP.09m05469blu>
- Bryant, R. A., O'Donnell, M. L., Creamer, M., McFarlane, A. C., & Silove, D. (2011). Posttraumatic intrusive symptoms across psychiatric disorders. *Journal of Psychiatric Research*, 45(6), 842–847. <https://doi.org/10.1016/j.jpsychires.2010.11.012>
- Cabib, S., Orsini, C., & Allegra, S. P. (2019). Animal models of liability to post-traumatic stress disorder: Going beyond fear memory. *Behavioural Pharmacology*, 30(2 and 3), 122–129. <https://doi.org/10.1097/FBP.0000000000000475>
- Carnahan, D. (2019). *Complex Post-traumatic stress disorder in Thai Elephants: Prevalence and Management Implications* [Master's thesis, Tufts University]. https://sites.tufts.edu/teca/files/2020/08/Carnahan_CaseStudy.pdf
- Carrion, V. G., Weems, C. F., Watson, C., Eliez, S., Menon, V., & Reiss, A. L. (2009). Converging evidence for abnormalities of the prefrontal cortex and evaluation of midsagittal structures in pediatric posttraumatic stress disorder: An MRI study. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, 172(3), 226–234. <https://doi.org/10.1016/j.psychresns.2008.07.008>
- Clayton, N. S., Bussey, T. J., & Dickinson, A. (2003). Can animals recall the past and plan for the future? *Nature Reviews Neuroscience*, 4(8), 685–691. <https://doi.org/10.1038/nrn1180>
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395(6699), 272–274. <https://doi.org/10.1038/26216>
- Clayton, N. S., Griffiths, D. P., Emery, N. J., & Dickinson, A. (2001). Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1483–1491. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0947>
- Clayton, N. S., & Russell, J. (2009). Looking for episodic memory in animals and young children: Prospects for a new minimalism. *Neuropsychologia*, 47(11), 2330–2340. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.10.011>
- Clayton, N. S., Yu, K. S., & Dickinson, A. (2001). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) form integrated memories of the multiple features of caching episodes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 27(1), 17–29. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.27.1.17>

- Clayton, N. S., Yu, K. S., & Dickinson, A. (2003). Interacting cache memories: Evidence for flexible memory use by Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 29(1), 14–22. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.29.1.14>
- Cloitre, M. (2021). Complex PTSD: Assessment and treatment. *European Journal of Psychotraumatology*, 12(sup1), 1866423. <https://doi.org/10.1080/20008198.2020.1866423>
- Cohen, H., Zohar, J., & Matar, M. (2003). The relevance of differential response to trauma in an animal model of posttraumatic stress disorder. *Biological Psychiatry*, 53(6), 463–473. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(02\)01909-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(02)01909-1)
- Cohen, H., Zohar, J., Matar, M. A., Zeev, K., Loewenthal, U., & Richter-Levin, G. (2004). Setting Apart the Affected: The Use of Behavioral Criteria in Animal Models of Post Traumatic Stress Disorder. *Neuropsychopharmacology*, 29(11), 1962–1970. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1300523>
- Colucci, P., Marchetta, E., Mancini, G. F., Alva, P., Chiarotti, F., Hasan, M. T., & Campolongo, P. (2020). Predicting susceptibility and resilience in an animal model of post-traumatic stress disorder (PTSD). *Translational Psychiatry*, 10(1), 243. <https://doi.org/10.1038/s41398-020-00929-9>
- Corda, G. (2020). ¿Se encuentran los animales no humanos atrapados en el presente? *Ludus vitalis: revista de filosofía de las ciencias de la vida*, 28(53), 33–56.
- Corda, G. (2022). Memoria y metacognición: Hacia una concepción minimalista de la memoria episódica atribuible a animales no lingüísticos. *Análisis. Revista de Investigación Filosófica*, 9(1), 77–100. https://doi.org/10.26754/ojs_arif/arif.202215604
- Crystal, J. D. (2012). Prospective cognition in rats. *Learning and Motivation*, 43(4), 181–191. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2012.05.006>
- Crystal, J. D. (2022). Episodic Memory in Animals. In M. A. Krause, K. L. Hollis, & M. R. Papini (Eds.), *Evolution of Learning and Memory Mechanisms* (1st ed., pp. 302–316). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108768450.021>
- Crystal, J. D., Alford, W. T., Zhou, W., & Hohmann, A. G. (2013). Source Memory in the Rat. *Current Biology*, 23(5), 387–391. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.01.023>
- Crystal, J. D., & Alford, W. T. (2014). Validation of a rodent model of source memory. *Biology Letters*, 10(3), 20140064. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0064>
- Crystal, J. D., & Smith, A. E. (2014). Binding of Episodic Memories in the Rat. *Current Biology*, 24(24), 2957–2961. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.074>
- De Kleine, R. A., Hagenaars, M. A., & Van Minnen, A. (2018). Tonic immobility during re-experiencing the traumatic event in posttraumatic stress disorder. *Psychiatry Research*, 270, 1105–1109. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2018.06.051>



- Del Palacio-González, A., & Berntsen, D. (2020). Involuntary autobiographical memories and future projections in social anxiety. *Memory*, 28(4), 516–527. <https://doi.org/10.1080/09658211.2020.1738497>
- Diamond, D. M., Park, C. R., Heman, K. L., & Rose, G. M. (1999). Exposing rats to a predator impairs spatial working memory in the radial arm water maze. *Hippocampus*, 9(5), 542–552. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1063\(1999\)9:5<542::AID-HIPO8>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1063(1999)9:5<542::AID-HIPO8>3.0.CO;2-N)
- Diehl, L. A., Alvares, L. O., Noschang, C., Engelke, D., Andreazza, A. C., Gonçalves, C. A. S., Quillfeldt, J. A., & Dalmaz, C. (2012). Long-Lasting Effects of Maternal Separation on an Animal Model of Post-Traumatic Stress Disorder: Effects on Memory and Hippocampal Oxidative Stress. *Neurochemical Research*, 37(4), 700–707. <https://doi.org/10.1007/s11064-011-0660-6>
- Dokic, J., & Martin, J.-R. (2017). Felt Reality and the Opacity of Perception. *Topoi*, 36(2), 299–309. <https://doi.org/10.1007/s11245-015-9327-2>
- Eacott, M. J., Easton, A., & Zinkivskay, A. (2005). Recollection in an episodic-like memory task in the rat. *Learning & Memory*, 12(3), 221–223. <https://doi.org/10.1101/lm.92505>
- Eacott, M. J., & Easton, A. (2010). Episodic memory in animals: Remembering which occasion. *Neuropsychologia*, 48(8), 2273–2280. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.11.002>
- Eacott, M. J., & Norman, G. (2004). Integrated Memory for Object, Place, and Context in Rats: A Possible Model of Episodic-Like Memory? *The Journal of Neuroscience*, 24(8), 1948–1953. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2975-03.2004>
- Ehlers, A., & Clark, D. M. (2000). A cognitive model of posttraumatic stress disorder. *Behaviour Research and Therapy*, 38(4), 319–345. [https://doi.org/10.1016/S0005-7967\(99\)00123-0](https://doi.org/10.1016/S0005-7967(99)00123-0)
- Eichenbaum, H., & Fortin, N. J. (2005). Bridging the gap between brain and behavior: cognitive and neural mechanisms of episodic memory. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 84(3), 619–629. <https://doi.org/10.1901/jeab.2005.80-04>
- Fitzpatrick, S. (2009). The primate mindreading controversy: A case study in simplicity and methodology in animal psychology. In R. W. Lurz (Ed.), *The Philosophy of Animal Minds* (pp. 258–277). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511819001.015>
- Flandreau, E. I., & Toth, M. (2017). Animal Models of PTSD: A Critical Review. In E. Vermetten, D. G. Baker, & V. B. Risbrough (Eds.), *Behavioral Neurobiology of PTSD* (Vol. 38, pp. 47–68). Springer. https://doi.org/10.1007/7854_2016_65
- Florido, A., Velasco, E. R., Monari, S., Cano, M., Cardoner, N., Sandi, C., Andero, R., & Perez-Caballero, L. (2023). Glucocorticoid-based pharmacotherapies preventing PTSD. *Neuropharmacology*, 224, 109344. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2022.109344>

- Fortin, N. J., Agster, K. L., & Eichenbaum, H. B. (2002). Critical role of the hippocampus in memory for sequences of events. *Nature Neuroscience*, 5(5), 458–462. <https://doi.org/10.1038/nn834>
- Goswami, S., Rodríguez-Sierra, O., Cascardi, M., & Paré, D. (2013). Animal models of post-traumatic stress disorder: Face validity. *Frontiers in Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00089>
- Hagenaars, M. A., & Putman, P. (2011). Attentional control affects the relationship between tonic immobility and intrusive memories. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, 42(3), 379–383. <https://doi.org/10.1016/j.jbtep.2011.02.013>
- Han, F., Yan, S., & Shi, Y. (2013). Single-Prolonged Stress Induces Endoplasmic Reticulum—Dependent Apoptosis in the Hippocampus in a Rat Model of Post-Traumatic Stress Disorder. *PLoS ONE*, 8(7), e69340. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069340>
- Hellawell, S. J., & Brewin, C. R. (2002). A comparison of flashbacks and ordinary autobiographical memories of trauma: Cognitive resources and behavioural observations. *Behaviour Research and Therapy*, 40(10), 1143–1156. [https://doi.org/10.1016/S0005-7967\(01\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0005-7967(01)00080-8)
- Hoerl, C., & McCormack, T. (2019). Thinking in and about time: A dual systems perspective on temporal cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 42, e244. <https://doi.org/10.1017/S0140525X18002157>
- Iffland, B., & Neuner, F. (2016). Trauma and Memory. In *Stress: Concepts, Cognition, Emotion, and Behavior* (pp. 161–167). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800951-2.00019-4>
- Iordanova, M. D., Good, M. A., & Honey, R. C. (2008). Configural Learning without Reinforcement: Integrated Memories for Correlates of What, Where, and When. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61(12), 1785–1792. <https://doi.org/10.1080/17470210802194324>
- Kedia, S., & Chattarji, S. (2014). Marble burying as a test of the delayed anxiogenic effects of acute immobilisation stress in mice. *Journal of Neuroscience Methods*, 233, 150–154. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2014.06.012>
- Keven, N. (2016). Events, narratives and memory. *Synthese*, 193(8), 2497–2517. <https://doi.org/10.1007/s11229-015-0862-6>
- Khan, S., & Liberzon, I. (2004). Topiramate attenuates exaggerated acoustic startle in an animal model of PTSD. *Psychopharmacology*, 172(2), 225–229. <https://doi.org/10.1007/s00213-003-1634-4>
- Klein, S. B. (2016). Autonoetic consciousness: Reconsidering the role of episodic memory in future-oriented self-projection. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 69(2), 381–401. <https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1007150>



- Kouwenberg, A.-L., Walsh, C. J., Morgan, B. E., & Martin, G. M. (2009). Episodic-like memory in crossbred Yucatan minipigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science*, 117(3–4), 165–172. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.01.005>
- Langer, A. I., & Cangas, A. J. (2007). Fundamentos y Controversias en la Diferenciación entre Alucinaciones en Población Clínica y Normal. *Terapia Psicológica*, 25(2). <https://doi.org/10.4067/S0718-48082007000200008>
- Lei, M. (2022). *Memory reconsolidation in trauma-like memory* [Master thesis, University of Birmingham]. <https://etheses.bham.ac.uk/id/eprint/12275/>
- Levine, B. (2004). Autobiographical memory and the self in time: Brain lesion effects, functional neuroanatomy, and lifespan development. *Brain and Cognition*, 55(1), 54–68. [https://doi.org/10.1016/S0278-2626\(03\)00280-X](https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00280-X)
- Liberzon, I., Krstov, M., & Young, E. A. (1997). Stress-restress: Effects on ACTH and fast feedback. *Psychoneuroendocrinology*, 22(6), 443–453. [https://doi.org/10.1016/S0306-4530\(97\)00044-9](https://doi.org/10.1016/S0306-4530(97)00044-9)
- Liu, D., Xiao, B., Han, F., Wang, E., & Shi, Y. (2012). Single-prolonged stress induces apoptosis in dorsal raphe nucleus in the rat model of posttraumatic stress disorder. *BMC Psychiatry*, 12(1), 211. <https://doi.org/10.1186/1471-244X-12-211>
- Lopresti-Goodman, S. M., Bezner, J., & Ritter, C. (2015). Psychological Distress in Chimpanzees Rescued From Laboratories. *Journal of Trauma & Dissociation*, 16(4), 349–366. <https://doi.org/10.1080/15299732.2014.1003673>
- Maggiore, M., Naim, S., & Aragona, M. (2021). Hallucinations in schizophrenia and PTSD. Idealtypical psychopathological differences. *Dialogues in Philosophy, Mental & Neuro Sciences*, 14(2), 46–59.
- Mahr, J. B., & Csibra, G. (2018). Why do we remember? The communicative function of episodic memory. *Behavioral and Brain Sciences*, 41, e1. <https://doi.org/10.1017/S0140525X17000012>
- Mahr, J. B., & Fischer, B. (2023). Internally Triggered Experiences of Hedonic Valence in Nonhuman Animals: Cognitive and Welfare Considerations. *Perspectives on Psychological Science*, 18(3), 688–701. <https://doi.org/10.1177/17456916221120425>
- Malanowski, S. (2016). Is episodic memory uniquely human? Evaluating the episodic-like memory research program. *Synthese*, 193(5), 1433–1455. <https://doi.org/10.1007/s11229-015-0966-z>
- Malcolm, N. (1963). A Definition of Factual Memory. In N. Malcolm (Ed.), *Knowledge and certainty*. Prentice-Hall.
- Martin-Ordas, G., Haun, D., Colmenares, F., & Call, J. (2010). Keeping track of time: Evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal Cognition*, 13(2), 331–340. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0282-4>

- McMillan, F. D., Duffy, D. L., Zawistowski, S. L., & Serpell, J. A. (2015). Behavioral and Psychological Characteristics of Canine Victims of Abuse. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 18(1), 92–111. <https://doi.org/10.1080/10888705.2014.962230>
- Meerlo, P., Easton, A., Bergmann, B. M., & Turek, F. W. (2001). Restraint increases prolactin and REM sleep in C57BL/6J mice but not in BALB/cJ mice. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 281(3), R846–R854. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.281.3.R846>
- Menzel, C. R. (1999). Unprompted recall and reporting of hidden objects by a chimpanzee (Pan troglodytes) after extended delays. *Journal of Comparative Psychology*, 113(4), 426–434. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.113.4.426>
- Michaelian, K., & Sutton, J. (2017). Memory. In E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2017). Metaphysics Research Lab, Stanford University. <https://plato.stanford.edu/archives/sum2017/entries/memory/>
- Nalloor, R., Bunting, K., & Vazdarjanova, A. (2011). Predicting Impaired Extinction of Traumatic Memory and Elevated Startle. *PLoS ONE*, 6(5), e19760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019760>
- Olson, V. G., Rockett, H. R., Reh, R. K., Redila, V. A., Tran, P. M., Venkov, H. A., DeFino, M. C., Hague, C., Peskind, E. R., Szot, P., & Raskind, M. A. (2011). The Role of Norepinephrine in Differential Response to Stress in an Animal Model of Posttraumatic Stress Disorder. *Biological Psychiatry*, 70(5), 441–448. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2010.11.029>
- Orlov, T., Yakovlev, V., Hochstein, S., & Zohary, E. (2000). Macaque monkeys categorize images by their ordinal number. *Nature*, 404(6773), 77–80. <https://doi.org/10.1038/35003571>
- Pahl, M., Zhu, H., Pix, W., Tautz, J., & Zhang, S. (2007). Circadian timed episodic-like memory – a bee knows what to do when, and also where. *Journal of Experimental Biology*, 210(20), 3559–3567. <https://doi.org/10.1242/jeb.005488>
- Panoz-Brown, D., Iyer, V., Carey, L. M., Sluka, C. M., Rajic, G., Kestenman, J., Gentry, M., Brotheridge, S., Somekh, I., Corbin, H. E., Tucker, K. G., Almeida, B., Hex, S. B., Garcia, K. D., Hohmann, A. G., & Crystal, J. D. (2018). Replay of Episodic Memories in the Rat. *Current Biology*, 28(10), 1628–1634.e7. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.006>
- Paredes, D., & Morilak, D. A. (2019). A Rodent Model of Exposure Therapy: The Use of Fear Extinction as a Therapeutic Intervention for PTSD. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 13, 46. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00046>
- Perrin, D., Michaelian, K., & Sant’Anna, A. (2020). The Phenomenology of Remembering Is an Epistemic Feeling. *Frontiers in Psychology*, 11, 1531. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01531>
- Philbert, J., Pichat, P., Beeské, S., Decobert, M., Belzung, C., & Griebel, G. (2011). Acute inescapable stress exposure induces long-term sleep disturbances and avoidance behavior: A mouse

- model of post-traumatic stress disorder (PTSD). *Behavioural Brain Research*, 221(1), 149–154. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.02.039>
- Pibiri, F., Nelson, M., Guidotti, A., Costa, E., & Pinna, G. (2008). Decreased corticolimbic allopregnanolone expression during social isolation enhances contextual fear: A model relevant for posttraumatic stress disorder. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5567–5572. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801853105>
- Pynoos, R. S., Ritzmann, R. F., Steinberg, A. M., Goenjian, A., & Prisecaru, I. (1996). A behavioral animal model of posttraumatic stress disorder featuring repeated exposure to situational reminders. *Biological Psychiatry*, 39(2), 129–134. [https://doi.org/10.1016/0006-3223\(95\)00088-7](https://doi.org/10.1016/0006-3223(95)00088-7)
- Pulliam, J. V. K., Dawaghreh, A. M., Alema-Mensah, E., & Plotsky, P. M. (2010). Social defeat stress produces prolonged alterations in acoustic startle and body weight gain in male Long Evans rats. *Journal of Psychiatric Research*, 44(2), 106–111. <https://doi.org/10.1016/j.jpsychires.2009.05.005>
- Richter-Levin, G. (1998). Acute and long-term behavioral correlates of underwater trauma—Potential relevance to stress and post-stress syndromes. *Psychiatry Research*, 79(1), 73–83. [https://doi.org/10.1016/S0165-1781\(98\)00030-4](https://doi.org/10.1016/S0165-1781(98)00030-4)
- Richter-Levin, G., Stork, O., & Schmidt, M. V. (2019). Animal models of PTSD: A challenge to be met. *Molecular Psychiatry*, 24(8), 1135–1156. <https://doi.org/10.1038/s41380-018-0272-5>
- Rubin, D. C., Dennis, M. F., & Beckham, J. C. (2011). Autobiographical memory for stressful events: The role of autobiographical memory in posttraumatic stress disorder. *Consciousness and Cognition*, 20(3), 840–856. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2011.03.015>
- Rygula, R., Abumaria, N., Domenici, E., Hiemke, C., & Fuchs, E. (2006). Effects of fluoxetine on behavioral deficits evoked by chronic social stress in rats. *Behavioural Brain Research*, 174(1), 188–192. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.07.017>
- Sanches, F. J., de Melo, J. C., Ferreira, S. P., Trinca, L. A., Arambula, O. G., Padovani, F. H. P., Schelp, A. O., & Amorim, R. M. (2022). Aging-related episodic-like memory decline in dogs. *Behavioural Brain Research*, 422, 113762. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2022.113762>
- Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2007). Remembering the past to imagine the future: The prospective brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(9), 657–661. <https://doi.org/10.1038/nrn2213>
- Schacter, D. L., & Graf, P. (1986). Effects of elaborative processing on implicit and explicit memory for new associations. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 12(3), 432–444. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.12.3.432>
- Schelling, G., Roozendaal, B., Krauseneck, T., Schmoelz, M., De Quervain, D., & Briegel, J. (2006). Efficacy of Hydrocortisone in Preventing Posttraumatic Stress Disorder Following Critical Illness

- and Major Surgery. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1071(1), 46–53. <https://doi.org/10.1196/annals.1364.005>
- Schnell, A. K., Clayton, N. S., Hanlon, R. T., & Jozet-Alves, C. (2021). Episodic-like memory is preserved with age in cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1957), 20211052. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1052>
- Schöner, J., Heinz, A., Endres, M., Gertz, K., & Kronenberg, G. (2017). Post-traumatic stress disorder and beyond: An overview of rodent stress models. *Journal of Cellular and Molecular Medicine*, 21(10), 2248–2256. <https://doi.org/10.1111/jcmm.13161>
- Schwartz, A. (2020). Simulationism and the Function(s) of Episodic Memory. *Review of Philosophy and Psychology*, 11(2), 487–505. <https://doi.org/10.1007/s13164-020-00461-1>
- Schwartz, B. L. (2005). Do Nonhuman Primates Have Episodic Memory? In H. S. Terrace & J. Metcalfe (Eds.), *The Missing Link in Cognition: Origins of self-reflective consciousness* (p. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195161564.003.0009>
- Singer, R. A., & Zentall, T. R. (2007). Pigeons learn to answer the question “where did you just peck?” and can report peck location when unexpectedly asked. *Learning & Behavior*, 35(3), 184–189. <https://doi.org/10.3758/BF03193054>
- Speer, M. E., & Delgado, M. R. (2017). Reminiscing about positive memories buffers acute stress responses. *Nature Human Behaviour*, 1(5), 0093. <https://doi.org/10.1038/s41562-017-0093>
- Squire, L. R. (1987). *Memory and brain*. Oxford University Press.
- Steel, C., Fowler, D., & Holmes, E. A. (2005). Trauma-Related Intrusions and Psychosis: An Information Processing Account. *Behavioural and Cognitive Psychotherapy*, 33(2), 139–152. <https://doi.org/10.1017/S1352465804001924>
- St. Jacques, P. L., & Levine, B. (2007). Ageing and autobiographical memory for emotional and neutral events. *Memory*, 15(2), 129–144. <https://doi.org/10.1080/09658210601119762>
- Stein, D. J., Seedat, S., Iversen, A., & Wessely, S. (2007). Post-traumatic stress disorder: Medicine and politics. *The Lancet*, 369(9556), 139–144. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(07\)60075-0](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(07)60075-0)
- Suddendorf, T. (1994). *Discovery of the Fourth Dimension: Mental Time Travel and Human Evolution*.
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans? *Behavioral and Brain Sciences*, 30(3), 299–313. <https://doi.org/10.1017/S0140525X07001975>
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Zanette, L. Y., & Wilmers, C. C. (2019). Fear of humans as apex predators has landscape-scale impacts from mountain lions to mice. *Ecology Letters*, 22(10), 1578–1586. <https://doi.org/10.1111/ele.13344>

- Takahashi, T., Morinobu, S., Iwamoto, Y., & Yamawaki, S. (2006). Effect of paroxetine on enhanced contextual fear induced by single prolonged stress in rats. *Psychopharmacology*, 189(2), 165–173. <https://doi.org/10.1007/s00213-006-0545-6>
- Trakas, M. (2019). How to distinguish memory representations? A historical and critical journey. *Voluntas: Revista Internacional de Filosofía*, 10(3), 53. <https://doi.org/10.5902/2179378639849>
- Tsoory, M. M., Vouimba, R. M., Akirav, I., Kavushansky, A., Avital, A., & Richter-Levin, G. (2007). Amygdala modulation of memory-related processes in the hippocampus: Potential relevance to PTSD. In E. R. De Kloet, M. S. Oitzl, & E. Vermetten (Eds.), *Progress in Brain Research* (Vol. 167, pp. 35–51). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)67003-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)67003-4)
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving & W. Donaldson, *Organization of Memory* (pp. 381–403). Academic Press.
- Tulving, E. (1983). *Elements of Episodic Memory*. Oxford University Press.
- Tulving, E. (2002). Episodic Memory: From Mind to Brain. *Annual Review of Psychology*, 53(1), 1–25. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.53.100901.135114>
- Tulving, E. (2005). Episodic Memory and Autonoesis: Uniquely Human? In H. S. Terrace & J. Metcalfe (Eds.), *The Missing Link in Cognition: Origins of self-reflective consciousness* (p. 3–56). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195161564.003.0001>
- Van Dijken, H. H., Van Der Heyden, J. A. M., Mos, J., & Tilders, F. J. H. (1992). Inescapable footshocks induce progressive and long-lasting behavioural changes in male rats. *Physiology & Behavior*, 51(4), 787–794. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(92\)90117-K](https://doi.org/10.1016/0031-9384(92)90117-K)
- Vanderheyden, W. M., George, S. A., Urpa, L., Kehoe, M., Liberzon, I., & Poe, G. R. (2015). Sleep alterations following exposure to stress predict fear-associated memory impairments in a rodent model of PTSD. *Experimental Brain Research*, 233(8), 2335–2346. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4302-0>
- Villain, H., Benkahoul, A., Birmes, P., Ferry, B., & Rouillet, P. (2018). Influence of early stress on memory reconsolidation: Implications for post-traumatic stress disorder treatment. *PLoS ONE*, 13(1), e0191563. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191563>
- Wilson, A. G., & Crystal, J. D. (2012). Prospective memory in the rat. *Animal Cognition*, 15(3), 349–358. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0459-5>
- Yamamoto, S., Morinobu, S., Takei, S., Fuchikami, M., Matsuki, A., Yamawaki, S., & Liberzon, I. (2009). Single prolonged stress: Toward an animal model of posttraumatic stress disorder. *Depression and Anxiety*, 26(12), 1110–1117. <https://doi.org/10.1002/da.20629>
- Yeung, Ryan. (2022). *The Persistence of Involuntary Memory: Analyzing Phenomenology, Links to Mental Health, and Content* [PhD Thesis, UWSpace]. <http://hdl.handle.net/10012/18611>

- Zhou, W., Hohmann, A. G., & Crystal, J. D. (2012). Rats Answer an Unexpected Question after Incidental Encoding. *Current Biology*, 22(12), 1149–1153. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.040>
- Zhou, Y.-G., Shang, Z.-L., Zhang, F., Wu, L.-L., Sun, L.-N., Jia, Y.-P., Yu, H.-B., & Liu, W.-Z. (2021). PTSD: Past, present and future implications for China. *Chinese Journal of Traumatology*, 24(4), 187–208. <https://doi.org/10.1016/j.cjtee.2021.04.011>
- Zinkivskay, A., Nazir, F., & Smulders, T. V. (2008). What–Where–When memory in magpies (*Pica pica*). *Animal Cognition*, 12(1), 119–125. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0176-x>
- Zoladz, P. R., Conrad, C. D., Fleshner, M., & Diamond, D. M. (2008). Acute episodes of predator exposure in conjunction with chronic social instability as an animal model of post-traumatic stress disorder. *Stress*, 11(4), 259–281. <https://doi.org/10.1080/10253890701768613>
- Zoladz, P. R., Park, C. R., Fleshner, M., & Diamond, D. M. (2015). Psychosocial predator-based animal model of PTSD produces physiological and behavioral sequelae and a traumatic memory four months following stress onset. *Physiology & Behavior*, 147, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.04.032>