

## PARALELOS EVOLUTIVOS EN EL ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO: CONSIDERACIONES EN TORNO AL PROBLEMA DEL MODO CAUSAL

LEONARDO A. ORTEGA\* \*\*  
*Universidad Nacional de Colombia*

### ABSTRACT

The convergence of different philosophical and scientific positions is the basis of the causal explanation of behavior analysis, and the complexity of that explanation is not always obvious. Given that evolutionary biology is one of the positions, in this article I analyze its influence on the notion of selection by consequences of Skinner; this notion was proposed subsequently as the only causal mode of behavior. An analysis of the historical antecedents and posterior discussions of the theme suggests that behavioral variation is an alternative causal mode of behavior, and its inclusion in behavior analysis is necessary. The purpose of the present paper is to support, from the analysis of analogies between evolution and behavior, the necessity of considering different causal modes in the understanding of behavior; particularly, I propose to amplify the explanations centered in remote causes by incorporating proximal causes of behavior. Finally, a biological interpretation of behavior is emphasized.

*Key words:* causal mode, behavior, evolution, selection, variation.

### RESUMEN

La explicación causal propuesta por el análisis conductual se originó por la convergencia de distintas posiciones filosóficas y científicas, por lo cual posee una complejidad no siempre advertida. Dado que la biología evolutiva es una de las perspectivas en juego, se revisa la

*Continúa*

---

\* Correspondencia: LEONARDO A. ORTEGA, *E-mail:* laortegam@unal.edu.co

\*\* Agradezco las sugerencias de Telmo Peña y Arturo Clavijo, así como las de dos revisores anónimos de la revista.

influencia que tuvo sobre la noción skinneriana de selección por consecuencias; noción que posteriormente se propuso como modo causal único del comportamiento. Un análisis de los antecedentes históricos y discusiones posteriores al respecto sugiere que la variación se constituye como modo causal alternativo a la selección, haciéndose necesaria su inclusión. Por ello, el objetivo de este artículo es defender, partiendo del análisis de las analogías entre evolución y comportamiento, la necesidad de considerar distintos modos causales para comprender el comportamiento; particularmente, se propone ampliar las explicaciones centradas en causas remotas al incorporar las causas próximas del comportamiento. Finalmente, se hace énfasis en una interpretación biológica del comportamiento.

*Palabras clave:* modo causal, comportamiento, evolución, selección, variación.

## INTRODUCCIÓN

Los fenómenos que se investigan en psicología poseen algunos paralelos con los fenómenos que se investigan en biología evolutiva. Los eventos comportamentales y los cambios evolutivos de los organismos son sucesos estrechamente ligados a la vida, lo que sugiere la existencia de algunas analogías entre varios aspectos de estos dos eventos. Tal posibilidad se advirtió desde la formulación misma de la teoría de evolución darwiniana; por ejemplo, Darwin (1859/2002) hace un planteamiento bastante interesante en su obra *El Origen de las Especies*, cuando en la última parte del libro, dedicada a recapitular y concluir sus ideas acerca de la evolución de las especies, dice que: “*En el porvenir veo ancho campo para investigaciones mucho más interesantes. La psicología se basará seguramente sobre los cimientos, bien echados ya por Mr. Herbert Spencer, de la necesaria adquisición gradual de cada una de las facultades y aptitudes mentales*” (p. 462).

La anterior suposición darwiniana puede interpretarse, en últimas, como una propuesta acerca de la existencia de dinámicas particulares compartidas por distintos fenómenos bióticos. Una implicación de ésta suposición es la posibilidad de comprender algunos fenómenos psicológicos en términos de algunas dinámicas evolutivas. En general, tal implicación ha sido

rescatada y desarrollada en varias áreas psicológicas (Por ejemplo, Piaget, 1985; Dennet, 1995; Simonton, 1999)

En particular, varios exponentes del análisis comportamental actual han trabajado sobre la suposición de analogías entre comportamiento y evolución, como lo testifican un par de afirmaciones tomadas de trabajos recientes: el análisis conductual (o la psicología) es una parte de la biología (Baum, 2004; Schneider, 2003; Staddon, 2001); o debe hacerse una incorporación del pensamiento evolutivo dentro del comportamental (Lickliter & Honeycutt, 2003a; Papini, 2002a). Estas posiciones acentúan la naturaleza biológica de la conducta y dirigen la atención hacia un conjunto de problemas que en muchas ocasiones tienen sus análogos en los programas de investigación de la biología evolutiva. De esta manera, se introducen nuevos problemas teóricos y empíricos y se desarrollan nuevas preguntas que enriquecen la comprensión de los eventos comportamentales.

Particularmente, suponer influencias causales de distintos niveles sobre un fenómeno biótico específico es un problema teórico de importancia dentro de la biología evolutiva. Las implicaciones de tal discusión son de destacado interés para la comprensión de las causas del comportamiento, por ello se revisará una de las discusiones que surgen al incorporar la lógica

evolutiva en el estudio del comportamiento, la relacionada con el problema del modo causal de la conducta. Con el fin de alcanzar este objetivo, se continuará la introducción con la descripción de algunos fundamentos de la teoría evolutiva. Posteriormente, se analizará el origen y desarrollo histórico de la analogía entre evolución y comportamiento profundizando la interpretación de tal analogía por Skinner. Lo anterior servirá como base para introducir la distinción actual entre causas remotas y causas próximas en biología evolutiva, así como algunas implicaciones de tal distinción para la comprensión del comportamiento. Por último, se propondrá la necesidad de utilizar distintos modos causales, próximos y remotos, para una comprensión cabal de las causas del comportamiento.

#### *Algunos principios básicos de la teoría evolutiva*

En la historia de la ciencia, una de las teorías más revolucionarias y poderosas que se han propuesto es la de la evolución. A partir de sus inicios con Lamarck (1809/1986), Darwin (1859/2002) y Wallace, hasta sus formulaciones más recientes, considerar la vida desde un punto de vista evolutivo ha demostrado tener un amplio poder explicativo para la comprensión de fenómenos tan importantes como el origen de la vida misma, el origen de su diversidad, la manera en que los organismos sobreviven, entre muchos otros (Ver Maynard Smith & Szathmary, 2001). Dada la extensión y complejidad de la teoría evolutiva, no es posible abordar con demasiado detalle una descripción completa. Por lo tanto, el presente escrito se centra en la descripción de algunos de los principios elementales necesarios para continuar la discusión, introduciendo, a su vez, un conjunto de referencias que serán de utilidad para el lector que desee profundizar en el tema.

En general, siguiendo la lógica de Darwin (1859/2002) y de algunos autores recientes en biología evolutiva, como Donald Campbell y la propuesta de Mayr (1961, 1964), se ha propuesto una comprensión de la dinámica evolutiva en

términos de la interacción de tres eventos clave en la filogenia: variación, selección y herencia (Plotkin & Holding-Smee, 1986; Staddon, 1983; Staddon & Simmelhag, 1971; Baum, 2004; Simonton, 1999; Alessi, 1992; entre otros). El concepto de variación hace referencia, de manera general, a las diferencias individuales existentes entre los organismos de una misma especie, siempre que tales diferencias posean una base genética. Estas diferencias son importantes porque son la “materia prima” o “combustible” para los posibles cambios evolutivos. Por su parte, el concepto de selección se refiere a la probabilidad, más allá de la media estadística, de que algunos organismos no disminuyan sus oportunidades de sobrevivir y reproducirse; tal probabilidad resulta de la interacción de los diferentes organismos de una especie con el medio particular al que se enfrentan. Por último, el concepto de herencia se refiere a la característica necesaria de que se conserven y se transmitan aquellas variantes que son seleccionadas, durante las distintas generaciones de la existencia de los organismos que varían y son seleccionados.

De cualquier forma, la anterior interpretación de la teoría evolutiva puede ser complementada en aras de incorporar dentro del marco de comprensión una variedad de discusiones teóricas recientes importantes también para la psicología, aunque a lo largo del escrito se utilizarán las dos clasificaciones dependiendo del énfasis evolutivo de las teorías descritas. Según Papini (2002a, 2002b), la evolución es el producto de la interacción de patrones evolutivos y procesos evolutivos. De acuerdo con esta distinción, los patrones evolutivos, que incluirían y ampliarían los eventos de variación, se verían como las “fuerzas de conservación” que producen la materia prima para el cambio evolutivo, mientras que los procesos evolutivos serían aquellas “fuerzas de innovación” de las que surgen la novedad y el cambio evolutivo. Así, dentro de los patrones evolutivos se pueden incluir fenómenos biológicos como mutación, recombinación, genes de regulación y en general todos los fenómenos de restricción que son impuestos por la historia filogenética (para pro-

fundizar en este tema ver Lewin, 2004; Gould, 2002). Por su lado, dentro de los procesos evolutivos se pueden incluir, además de la selección natural, la deriva genética y algunas descripciones de las dinámicas poblacionales de los organismos (Ver Mayr, 1998).

La dinámica evolutiva descrita ha servido como base para la propuesta de distintas analogías entre evolución y comportamiento dentro de la psicología. Desde un punto de vista histórico, una propuesta interesante de tales analogías fue la de Skinner (1966, 1975a, 1979, 1981). Sin embargo, antes de examinar la formulación de Skinner de tal analogía, es importante analizar algunos factores que sirvieron como base a su planteamiento.

#### DESARROLLO HISTÓRICO DE LA ANALOGÍA ENTRE EVOLUCIÓN Y COMPORTAMIENTO

Las formulaciones que se encuentran detrás de la idea de incorporar el estudio del comportamiento en el contexto de las explicaciones biológicas, se hallan dentro de la tradición psicológica que, desde el momento en que se formuló la selección natural como explicación de los cambios filogenéticos de los organismos, ha mostrado una fuerte tendencia a incorporar la lógica darwiniana en la comprensión de los fenómenos ontogenéticos. El origen de la teoría evolutiva estuvo ligado a las discusiones comportamentales de la época (ej., la influencia de Spencer sobre Darwin), por lo que las analogías entre evolución y comportamiento comenzaron desde mediados del Siglo XIX. El paralelo fue comenzado por el mismo Darwin, quien dedicó un capítulo del *Origen de las Especies* al problema de los instintos y abordó algunas cuestiones conductuales en su obra *El Origen del Hombre y la Selección con Relación al Sexo* (Darwin, 1882). Por otro lado, mientras avanzaba el siglo XIX otros pensadores ingleses como Spencer, Romanes, Huxley y Morgan, entre otros, incorporaban las ideas evolutivas de continuidad filogenética con otros animales en el estudio del

comportamiento humano, para de esta manera superar el abismo de origen metafísico que nos separaba de los demás organismos y sentar las bases de lo que después sería la psicología comparada (Boakes, 1989; Cartwright, 2000; Papini, 1999). Adicionalmente, ya en Norteamérica, autores cuyo trabajo sustenta el análisis conductual moderno, como James y Peirce (que fueron influencias directas para Skinner), tomaron las explicaciones evolutivas y las extendieron para la comprensión de otros fenómenos, entre ellos el comportamiento y la epistemología (Moxley, 1992; Cartwright, 2000).

Dentro de las ideas evolutivas, una de gran importancia para los inicios del análisis comportamental fue la de selección. Thorndike, quien incorporó desde el principio de sus planteamientos el pensamiento darwiniano, propuso la noción de selección por consecuencias como método fundamental de aprendizaje (Catania, 1999). Esta noción fue tomada posteriormente por Skinner, quien en sus últimos escritos la convirtió en uno de los pilares de su filosofía comportamental, proponiéndola como el modo causal único de la evolución tanto filogenética como ontogenética; es decir, como aquello que origina, además de los cambios a través del tiempo geológico, los cambios comportamentales (Skinner, 1981).

Como se anotó, tanto los autores anteriores como los que han abordado el tema posteriormente, han tenido una continua influencia de algunas de las discusiones dentro de la teoría evolutiva y han intentado enriquecer sus planteamientos al continuar con la proposición de paralelos entre el cambio conductual y el evolutivo. Sin embargo, la teoría evolutiva siempre se ha constituido en un campo demasiado amplio para que sea fácil incorporar sus discusiones, lo que ha llevado a que los planteamientos que distintos autores han recogido para la psicología involucren sólo algunos aspectos de la problemática general. Por ello, se resaltarán la importancia de estas influencias y se revisarán algunas de las analogías evolutivas que se han propuesto, para así comprender qué aspectos evolutivos se

han planteado históricamente en las discusiones del comportamiento y de esta manera poder contrastarlos con algunas de las discusiones evolutivas actuales. Para lograr esto se partirá desde algunos de los planteamientos de Skinner, que tienen como su base un análisis del pensamiento evolutivo.

*Selección por consecuencias: el modo causal de los fenómenos bióticos*

En cuanto al estudio del comportamiento, Skinner se interesó principalmente en aquellas acciones de los organismos que producen algún efecto en el ambiente (Skinner, 1974, 1975b). A tales comportamientos los denominó operantes, “*para diferenciar los reflejos de las respuestas que operan directamente en el ambiente*” (Skinner, 1975b, p. 28). Es importante notar que, de manera muy general, una operante se define como una clase de respuestas especificada por una consecuencia dada (Skinner, 1974).

La comprensión de la conducta operante implicó el desarrollo de un modelo explicativo diferente al que se planteó para el condicionamiento clásico o pavloviano. Tal como lo expresó Pavlov (1927), un punto fundamental de partida para comprender el condicionamiento clásico es el concepto de reflejo. De acuerdo con Pavlov, un reflejo implica un estímulo antecedente que, por medio de acciones en el sistema nervioso, se relaciona con una respuesta inmediatamente posterior. Por el contrario, el comportamiento operante implica la existencia de relaciones inversas entre el ambiente y el comportamiento; es decir, entre respuestas y estímulos que son posteriores a tales respuestas.

Tal como lo expresa Ringen (1999), Skinner apreció claramente un modo causal diferente a las causas mecánicas implicadas en el condicionamiento clásico. Este nuevo modo causal se centró en las características de los procesos de selección, ejemplificados por la selección natural darwiniana y el condicionamiento operante, por lo que fue denominado selección por consecuencias (Skinner, 1981). Adicionalmente, Skinner reco-

noció los planteamientos evolutivos acerca de la selección como base fundamental del Análisis Experimental del Comportamiento (AEC), lo que hizo que fuera el que de manera más manifiesta propusiera la relevancia psicológica del paralelo entre comportamiento y evolución (Ver Skinner, 1974; Catania, 1992a, 2003), y que sus ideas se convirtieran en la fuente de discusión más importante de la mayor parte de autores posteriores dentro del análisis comportamental.

La propuesta de la selección por consecuencias como modo causal del comportamiento obedeció al interés de Skinner en el desarrollo de una concepción causal que se alejara de la propuesta por la mecánica clásica (Skinner, 1981; Delprato, 1992; Catania, 1992a, 2003) y la que surgía de aproximaciones teleológicas o vitalistas (Ringen, 1993). Siguiendo tal lógica, se consideró al comportamiento como un segmento de estudio fundamental de la biología. No obstante, Skinner hizo muy poco énfasis en la selección por consecuencias en sus primeros trabajos, por lo que será de utilidad analizar el desarrollo de esta idea en su obra.

En general, la concepción causal de Skinner, el análisis funcional, se derivó de cuatro fuentes de influencia: el pensamiento aristotélico, las propuestas en física de Mach, el pragmatismo de James y Pierce y la teoría darwiniana de la selección natural (Moxley, 1992). Las dos últimas influencias parecen haberse fortalecido en los últimos trabajos skinnerianos (Catania, 1992a), lo que hizo que el desarrollo del concepto de causalidad de Skinner se hiciera desde las discusiones causales en física hacía una noción biológica de causalidad.

Este desarrollo, y el hecho de que partiera de una noción de causalidad física, hicieron que sólo después de la publicación de *Ciencia y Conducta Humana* en 1953 propusiera una noción causal biológica. Todavía en 1948, con alguna influencia de la explicación mecánica implicada en la ley del efecto, publicó su famoso experimento de superstición en palomas, en donde proponía como modo causal de reforzamiento el fortalecimiento

por contigüidad (Staddon, 1992). De acuerdo con la descripción histórica de Moxley (1992), puede pensarse que Skinner conoció primero la interpretación de Peirce de la selección natural en términos de la relación entre tres contingencias (Relación entre A, el ambiente y B, el inventario de animales adaptados a éste, debido a C, las consecuencias que ocurrieron para previas relaciones AB), y no fue hasta la época en que publicó su artículo sobre la filogenia y ontogenia de la conducta (Skinner, 1966) que le dio mayor énfasis a la explicación darwiniana basada en análisis históricos.

En un importante artículo, Skinner (1981) explicó que la selección por consecuencias, como modo causal, fue reconocida en primera instancia en la selección natural, pero que dos clases más pertenecientes a este modo, condicionamiento operante y contingencias especiales, tenían el poder para explicar tanto el comportamiento individual de los organismos como la evolución de las culturas, respectivamente. Luego de centrar su atención en las explicaciones evolutivas, Skinner (1966, 1975a, 1979, 1981) afirmó que los tres tipos de selección por consecuencias poseen algunas igualdades y diferencias. A partir de esta idea propuso un conjunto de planteamientos que sirvieron como base para entender y enriquecer la analogía propuesta entre la selección de tipo filogenético y la de tipo ontogenético, en donde se proyectaron algunas de las discusiones fundamentales lo cual planteó pensar la evolución comportamental desde un paralelo filogenético. Entre estas controversias están: primero, la procedencia del comportamiento, o de manera más general los mecanismos de variación conductual; segundo, la unidad de análisis de la selección, la operante; tercero, la validación de la selección como modelo causal único para el estudio del comportamiento.

En cuanto a la variación del comportamiento, Skinner explicó que el repertorio conductual refleja tanto consecuencias filogenéticas como ontogenéticas, por medio de la proposición de la existencia de dos “hábitos”, cada uno de los

cuales correspondería a las consecuencias previamente descritas. Es decir, de la misma manera en que se considera la variación desde un punto de vista seleccionista, la variación del comportamiento debe comprenderse en términos de la selección de las variantes históricas anteriores a nivel filogenético y ontogenético.

Por otra parte, el segundo hábito expuesto, de consecuencias ontogenéticas, debe ser interpretado en términos de cambios en las frecuencias de respuestas, lo que nos lleva al segundo problema: la definición de la operante como la unidad identificable de medición del cambio conductual producto de la selección por las consecuencias. La operante se convirtió en la unidad de comportamiento individual, unidad que recoge instancias de actividades que se encuentran distribuidas temporalmente con respecto al ambiente y que existen como parte del repertorio conductual de un organismo, haciendo la analogía de la operante con la definición de especie en términos de taxón (Glenn, Ellis & Greenspoon, 1992; Palmer & Donahoe, 1992). En otras palabras, la operante se concibió como casos particulares de poblaciones que se ajustan a la definición de especie, pero que por su particularidad no se pueden definir, solamente describir y delimitar con relación a otras poblaciones (La explicación es análoga a la de Mayr, 1998, en biología, para las poblaciones de individuos).

La definición de la operante en términos poblacionales hace que el concepto de causa de Skinner abarque los eventos extendidos en el tiempo, como la historia de vida y la experiencia (Chiesa, 1992). Esto sumado con la interpretación de la variación como producto exclusivo de selecciones anteriores, haría que la selección por consecuencias fuera el modo causal que lograría explicaciones satisfactorias acerca de la emergencia de complejidad a partir de eventos más sencillos, por lo que Skinner propuso que la única causa existente para la explicación de cualquier fenómeno vivo, entre ellos el comportamiento, debería buscarse exclusivamente en su historia de selección, siendo innecesario plantear otros modos de explicación (Skinner, 1981).

Este desplazamiento de los demás modos causales en las explicaciones conductuales ha influido en varios analistas del comportamiento, quienes en su búsqueda de explicaciones naturalistas (y en contra de explicaciones mecanicistas y mentalistas) la acogieron con facilidad. Sin embargo, dada la época del trabajo de Skinner, sus propuestas no recogen una parte importante del desarrollo de las discusiones en biología evolutiva moderna.

Un ejemplo claro de lo anterior es que la selección natural no es el único modo causal en la biología evolutiva contemporánea, es más, las explicaciones que se proponen sólo en esos términos son consideradas como incompletas (Mayr, 1998). Las explicaciones en biología se han ampliado y se ha propuesto la existencia de dos tipos de causas, próximas y remotas (Mayr, 1998; Sober, 1993), planteamiento que también se ha recogido para la psicología (Alessi, 1992; Alcock, 1993; Baum, 1994, 1997; Crews, 2000).

#### REVISIÓN DE LA ANALOGÍA ENTRE EVOLUCIÓN Y COMPORTAMIENTO: CAUSAS PRÓXIMAS Y REMOTAS

En biología, Mayr (1961, 1998) propone la distinción entre dos modos causales, próximos y remotos, y expone claramente las diferencias de estos conceptos. Las causas remotas o evolutivas se refieren a factores históricos y evolutivos que explican todos los aspectos de los organismos vivos, es una reconstrucción causal a posteriori en donde el modo causal consiste en una serie de pasos que tomados en conjunto pueden considerarse como los causantes. Habitualmente, este tipo de causas son las utilizadas cuando se formulan preguntas acerca del *porqué* de un fenómeno biológico. Por su lado, las causas próximas se refieren a la influencia de ciertos eventos particulares en el funcionamiento de un organismo y de sus partes, así como de su desarrollo, en donde en últimas se trata del análisis de los procesos particulares del organismo. Este tipo causas son normalmente

formuladas cuando se pregunta acerca del *cómo* de un fenómeno biológico.

Como es de esperarse, el considerar estos adelantos hace que se tengan que evaluar algunas de las suposiciones, no solamente skinnerianas sino también de autores posteriores. En este sentido, a continuación se intentarán recoger algunos de los trabajos posteriores a Skinner y de esta forma, como se indicó al principio, poder analizar que implicaciones tienen los últimos desarrollos en biología y psicología para el paralelo entre evolución y comportamiento.

Dos aclaraciones son útiles para abordar la revisión. En primer lugar, el modo de causas próximas puede identificarse con los fenómenos incluidos en la variación, mientras que el modo de causas remotas puede identificarse con los fenómenos incluidos en la selección, como lo propone Staddon (1983), aunque de manera gruesa, ya que como se observó en el caso de Skinner, existen propuestas exclusivamente seleccionistas de explicación de la variación. En segundo lugar, puede proponerse la existencia de dos tendencias generales entre los investigadores del comportamiento en la interpretación de los paralelos evolutivos del comportamiento, tendencias que se encontrarían más o menos cerca de modos explicativos en términos o de causas próximas (variación) o de causas remotas (selección). De acuerdo con Ringen (1993), en el análisis del comportamiento en general se ha hecho un mayor énfasis en los procesos selectivos o de causalidad remota que en los procesos de variación o causalidad próxima, por lo que comenzaré describiendo las ideas acerca de estos procesos.

#### *Selección y causalidad remota*

La idea de selección por consecuencias, como modo causal único para las explicaciones comportamentales, fue el origen de varios desarrollos en psicología. Un ejemplo es el de Donahoe, Burgos y Palmer (1993), quienes al partir de la idea de que el gran *insight* de Darwin

fue la explicación de la complejidad de las especies como un producto acumulativo de la acción repetida de procesos bioconductuales relativamente simples, propusieron el seleccionismo como la aproximación de carácter darwiniano exclusiva al problema de la complejidad conductual. Esto quiere decir, en términos evolutivos, que la selección natural es la fuerza creativa única que puede dar cuenta de los cambios evolutivos, idea que retoman los autores en un escrito posterior (Donahoe & Palmer, 1994) cuando explican que la función y no la estructura maneja la selección, siendo en este sentido la función factor fundamental. Específicamente, se desarrolla la idea de que un principio de reforzamiento bien formulado posee la misma relación con la emergencia de pensamiento complejo que la selección natural con la emergencia de morfologías complejas; es decir, que a partir de unidades de comportamiento más simples, a través del proceso de selección, es posible entender cómo se organizaron las dinámicas cognitivas que se relacionan con la resolución de problemas complejos.

Por otra parte, Glenn (1991) y Zeiler (1999), también consideran la selección como la única fuerza creativa capaz de incrementar grados de complejidad de la organización biológica, esto con argumentos similares a los de los autores anteriores. Pero más allá de pensar en la selección por consecuencias como único modo causal, desde la perspectiva seleccionista se han originado importantes análisis sobre los paralelos entre las dinámicas evolutivas y las conductuales, siendo un ejemplo de estas discusiones la relacionada con la unidad de selección adecuada para la selección ontogenética. Es así como Glenn (1991), Glenn, Ellis y Greenspoon (1992), y Glenn y Madden, (1995) recogen la idea de Skinner y proponen la operante como la unidad de análisis adecuada para dar cuenta del cambio comportamental. Se hace la distinción entre unidad de análisis, que es la unidad en la cual se pueden evaluar los cambios evolutivos (la análoga evolutiva sería la especie) y la unidad de selección propiamente dicha, que es la que interactúa con el ambiente (el análogo evolutivo

es el organismo), la cual es definida simplemente como instancias de acción.

Sin embargo, tal como lo expresa Catania (1992b), es tan difícil determinar las clases comportamentales en psicología como en biología, más aun cuando la unidad de selección no es para nada clara en el análisis comportamental, comparado con la biología. Antes de seguir con las propuestas conductuales es de suma importancia notar que la discusión sobre unidades de selección introduce a su vez una larga discusión que surgió desde mediados del siglo pasado en la biología evolutiva (Mayr, 1997; Mayr, 1998; Gould, 2002). A pesar de que muchas de las teorías que toman el paralelo evolutivo para la psicología toman los grupos como unidad de selección, la controversia sobre este tema en la biología todavía es muy fuerte, y aunque últimamente se ha presentado la tendencia a pensar en la posible existencia de varias unidades de selección simultáneamente (Mayr, 1997; Gould, 2002), la selección estrictamente darwiniana considera al organismo y no a la especie como la unidad de selección, ya que es él en últimas quien interactúa con los desafíos ambientales. Aunque existen autores que defienden la selección de grupo en el análisis del comportamiento (Thompson, 2000), en la mayoría de los casos no es claro si se habla de selección de grupo en su concepción suave o dura (Mayr, 1998, hace esta distinción para tratar los casos en donde se habla de selección grupal cuando interactúan los organismos, o cuando la dinámica grupal es distinta de la de los organismos individuales).

Continuando con el tema de la unidad de análisis, tenemos que la operante no es la única unidad de selección que se propone. Autores como Catania (1992a) y Chiesa (1992) proponen que aquello que se seleccionan son patrones de comportamiento. Esta propuesta es desarrollada por Baum (1997, 2004) y Rachlin (2000), quienes de manera general proponen que hablar de patrones en el comportamiento es hablar de poblaciones en biología evolutiva. Esta propuesta se hace en el contexto de proponer unidades de análisis más molares, es decir, extendidas



en el espacio y en el tiempo, para la comprensión del comportamiento.

En este punto, autores como Baum y Rachlin continúan viendo como prevaleciente a la selección como fuerza creativa para el cambio, aunque aceptan la distinción entre causas próximas y remotas. Pero una discusión en psicología acerca de la creatividad de la selección comenzó con los trabajos de Staddon y Simmelhag (1971) y de Staddon (1983, 1993), en donde se criticó a Skinner por no intentar especificar los mecanismos de variación y se explicó que los mecanismos de variación eran por lo menos igual de importantes a los de selección. De la misma manera, este tipo de críticas se han levantado contra las teorías seleccionistas propuestas para entender el comportamiento humano (Dewitte & Verguts, 1999).

Antes de pasar a las propuestas que tienden a la explicación acerca de la variación del comportamiento, deben tenerse en cuenta un par de ideas. Primero, recientemente se pensó en una estrategia diferente desde el punto de vista seleccionista para dar cuenta de la variación. Cleaveland (2002) explica que la novedad conductual puede ser explicada a través de una apreciación de la historicidad, así como se ha hecho en la selección filogenética. Sin embargo, avanzando sobre las propuestas seleccionistas anteriores, hace la distinción entre asociaciones y comportamientos, proponiendo una analogía entre la distinción en la selección filogenética entre unidades codales (genotipos) y unidades materiales (fenotipos). Desde este punto de vista, lo que se seleccionan no son las unidades físicas como tal, sino organizaciones particulares que se deben buscar de manera investigativa o desde postulaciones teóricas. No obstante, como se anotó anteriormente, las anteriores explicaciones descritas como la de Glenn (1991), tampoco toman el comportamiento físico directamente como su unidad de selección, por lo que en este sentido no se hace ningún avance. Pero en su artículo, Cleaveland hace una sugerencia interesante, al proponer que no sólo la operante podría servir como unidad codal, sino que pro-

pone también como posibles unidades desde las asociaciones, pasando por las jerarquías familiares de hábitos de Hull, los sistemas conductuales de Timberlake, hasta las clases de equivalencia de Sidman. Sugerencia que hace pensar que si se sigue la analogía biológica, la búsqueda de unidades útiles para el análisis conductual debe ser una parte importante de una ciencia del comportamiento.

En segundo lugar, a pesar de que las ideas de Donahoe y Palmer, así como las de Glenn y Madden, se hayan centrado exclusivamente en los aspectos remotos de la causalidad biológica, han dejado interesantes propuestas, especialmente vinculadas con los aspectos del paralelo relacionados con el tercer proceso general evolutivo: la retención. Estos autores han comenzado a explorar la idea de posibles dinámicas fisiológicas que sirvan como retención de los cambios que se producen a lo largo de la ontogenia. Esto es de importancia por lo menos en tres sentidos: primero, hace que áreas como el análisis conductual se amplíe a investigaciones interdisciplinarias; segundo, los procesos de retención son pensados de manera global y no por módulos especializados, lo que según Mayr (1998) parece adecuarse más a la dinámica evolutiva; y tercero, se deja la oportunidad para la consideración de causas próximas del comportamiento.

#### *Variación y causalidad próxima*

Las críticas contra la selección como mecanismo creativo único para la creación de variaciones tienen sus paralelos en la teoría evolutiva a partir de las discusiones que vislumbraron la importancia del rol de las restricciones filogenéticas en el cambio evolutivo y las críticas al programa adaptacionista (Gould & Lewontin, 1978; un análisis de las implicaciones para la psicología evolutiva de esta discusión puede verse en Buss et al., 1998). Según Gould (2002), la importancia de los avances recientes en la evolución del desarrollo (o *evo-devo*, ver también Arthur, 2002; Pennisi & Roush, 1997; Goodman & Coughlin, 2000) pueden resumirse

en algunos puntos, (a) la organización de morfoespacios orgánicos; (b) los procesos de homología (similaridades evolutivas por la presencia de un ancestro común) y homoplasia (similaridades evolutivas por presiones de selección parecidas, en organismos sin ancestros cercanos comunes); (c) la regulación genética del desarrollo, especialmente los genes *hox* (Carroll, 1995, explica la evolución de los cordados en términos de tal tipo de regulación). Todos estos comparten un mismo objetivo final: restituir las restricciones y adaptaciones (patrones evolutivos) como causas y fuerzas de la evolución y reconocer la penetración e importancia de las restricciones del desarrollo como fuerza positiva, interna y estructuralista.

Desarrollos directos de estas formulaciones son las propuestas de Papini (2002a, 2002b) en psicología comparada. En primer lugar, se logra introducir la distinción entre patrones y procesos evolutivos. Esta distinción es importante porque introduce a su vez una manera más amplia de entender la diferencia entre causas próximas (patrones) y remotas (procesos). Aunque nuevamente esto debe entenderse de manera gruesa, ya que a medida que se vayan agudizando las explicaciones comportamentales, podrán encontrarse causas tanto próximas como remotas para la mayor parte de los eventos (En este sentido Staddon, 1983, explica que las causas remotas pueden reconstruirse a partir de organizaciones particulares de causas próximas). En segundo lugar, se incluyen varios conceptos, entre los que están los ya enunciados de homología y homoplasia, para evaluar su adecuación experimental en la comprensión de las características comportamentales de distintas especies.

Adicionalmente, existen varios desarrollos teóricos e investigativos particulares que se han preocupado por el problema de la variación y estructura del comportamiento, algunos de los cuales serán considerados a continuación. Pero antes de comenzar tales revisiones es necesario clarificar que el papel crítico del desarrollo en el cambio evolutivo ha sido reconocido ampliamente en las teorías evolutivas actuales (Mayr,

1998; Maynard Smith & Szathmary, 2001; Gould, 2002). La noción de un proceso de desarrollo evolutivamente importante, en donde el organismo se encuentra en continua interacción desde las primeras etapas de vida, y en donde tal interacción es lo que determina sus cambios morfológicos (y no solamente un “plan” genético), se ha propuesto desde lo que se han llamado teorías epigenéticas (Ver Waddington, 1953a, 1953b; Ho & Saunders, 1979; Lewontin, 2000; Oyama, 2000). Aunque Staddon (1983) ya reconocía la importancia de estas formulaciones para la comprensión del comportamiento, las discusiones de algunas implicaciones de estas ideas para el análisis del comportamiento se han dado muy recientemente (Schneider, 2003). A continuación, revisaré algunas de las propuestas de dos programas investigativos de importancia sobre esta temática.

Gottlieb (2002), parte de la idea de que las adaptaciones son una consecuencia del desarrollo individual. Explica que los cambios en el desarrollo individual producen nuevas variaciones comportamentales y diferentes adaptaciones, siendo de esta manera que los cambios en el desarrollo individual producen los cambios evolutivos a través de la selección natural. Los cambios inducidos por el desarrollo (por medio de canalizaciones del desarrollo, Gottlieb, 1991a) surgen antes que la selección natural actúe en ellos, por lo que no se puede pensar que ella sea su causante. A partir de esto, Gottlieb argumenta que una confianza excesiva en el poder de la selección natural puede hacer que se descuide la investigación acerca de otras fuentes de cambio, y aunque la crítica va dirigida a la psicología evolutiva (que trabaja más con humanos), también podría aplicarse a las teorías del análisis conductual que postulan a la selección natural como causa única de los cambios evolutivos.

Por su parte, Lickliter y Honeycutt (2003a, 2003b), dentro del marco evolutivo delineado por Gottlieb, proponen que para la existencia de una psicología evolutiva plausible se requiere de un marco conceptual que rechace la noción de la especificación previa de fenotipos y que incorpore la naturaleza dinámica y contingente de los

procesos de desarrollo. Para esta tarea, es posible que funcione una aproximación epigenética de desarrollo dinámico, la cual busca la integración de datos de áreas como la genética, la biología del desarrollo, la embriología, la neurociencia y la psicología dentro de una explicación más coherente y complementaria de cómo se desarrollan y evolucionan los organismos.

Además de las ventajas que proponen los autores para estas aproximaciones, existen algunas implicaciones de orden teórico que plantea Schneider (2003), son importantes para el análisis comportamental. En primer lugar, al considerar la interacción y control ambiental desde etapas muy tempranas de desarrollo, como se ha visto en los experimentos en impronta, se observa que las diferencias en eventos que se pensaban claves (como consecuencias y antecedentes) en la diferenciación entre las categorías tradicionales de conductas típicas de especie, condicionamiento clásico, y conducta operante, no pueden ser definidas tan claramente. Esto es especialmente interesante si se tiene en cuenta que también desde un análisis evolutivo, Staddon y Simmelhag (1976) ya habían llegado a una conclusión parecida: las categorías de condicionamiento clásico y operante no son suficientes para dar cuenta de algunos comportamientos, por lo que hay que acudir a los principios de variación y selección. Segundo, distinciones entre innato y aprendido pierden sentido, lo que implica que tanto la variación como la selección comportamental debe analizarse en la dinámica de desarrollo de los organismos y en las influencias ambientales, es decir, deben buscarse explicaciones tanto próximas como remotas del comportamiento en los distintos momentos de su desarrollo.

Por último, Timberlake (1999), que podría considerarse como el eslabón entre estas investigaciones y las más clásicas del análisis comportamental, parte de la idea de que existen diferencias en la organización biológica de los organismos como reflejo de las historias diferenciales de evolución a la que fueron expuestos sus ancestros. El tener en cuenta la función propia o evolutiva (Timberlake, 2004) no implica even-

tos innatos, pero sí tiene implicaciones en tres niveles. Primero, dirige la atención hacia estructuras jerárquicas y secuenciales que pueden facilitar o impedir la operación de una contingencia operante específica; en segundo lugar, clarifica que los mecanismos seleccionados no están limitados al “conocimiento” de la función ecológica específica en que evolucionaron, por lo que pueden comprometerse en nuevas interacciones de acuerdo con su flexibilidad propia; y tercero, en situaciones más complejas, se refiere al resultado epigenético de las organizaciones organizmicas particulares.

#### LA NECESIDAD DE DISTINTOS MODOS CAUSALES EN LA EXPLICACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Mayr (1998) explica que cuando se considera atentamente un problema biológico, se suele encontrar más de una explicación causal. Más importante aun, plantea que muchos de los problemas biológicos han sido realmente pseudoproblemas que se producen por la incapacidad de acudir a una diversidad de teorías para su comprensión, por lo que una filosofía de la ciencia que no pueda aceptar múltiples explicaciones no resultaría adecuada para la biología. Sugiero que es claro que para el comportamiento, como fenómeno biológico que es, esta consideración es también de especial importancia.

Desde luego, los problemas para una ciencia natural del comportamiento no han sido los mismos que para la biología, porque éstos han venido de los intentos de naturalizar nociones que surgieron a partir de discusiones teológicas y filosóficas y no de la investigación científica (Kantor, 1990), y que por aplicarse directamente a los humanos se hacen aún de más difícil abordaje. Por ejemplo, el rechazo de las causas próximas por parte del análisis del comportamiento se dio debido a que éstas fueron fácilmente utilizadas para el planteamiento de explicaciones de carácter mentalista o mecanicista. Esto ha llevado a pensar que considerar varias causas en el estudio del comportamiento implica pérdida de validez científica. Sin

embargo, como muestra la biología, existen explicaciones próximas que son válidas y cuya inclusión es necesaria para la comprensión de los fenómenos comportamentales.

Este problema es abordado por varios estudios comportamentales que tienen en cuenta características biológicas de los organismos. Un ejemplo especialmente claro es el de Alessi (1992), quien ilustra la discusión a través de un modelo proveniente de la física, en donde se analizó la dinámica del comportamiento de un misil dirigido a un blanco en movimiento. En este ejemplo se descartó una explicación del comportamiento del misil en términos de “propósitos” y se propuso una de causas remotas articuladas a través de una secuencia de causas próximas relacionadas con los diferentes cálculos de las medias del camino que debía seguir el misil con cada cambio de dirección del blanco. Aquí, la causa remota o histórica sirve como modelo para organizar las causas próximas. Adicionalmente, Alessi introduce la noción evolutiva (ver también Mayr, 1964, 1998) de los organismos como seres complejos sobre los cuales actúan de manera estocástica una variedad de fuerzas: las ya descritas como causas próximas (que para este caso se relacionan con las características que producen la variabilidad, como el sistema genético y sus múltiples interacciones a varios niveles gen, cromosoma, meiosis, etc.; los sistemas de desarrollo; la morfofisiología y la estructura del organismo total; entre otras) y las remotas, suficientemente expuestas.

Este tipo de planteamientos van más allá de lo propuesto por Skinner y la mayor parte de los paralelos entre evolución y comportamiento que surgieron a partir de sus pensamientos, por lo que desde allí surgen algunas ideas interesantes. Primero, y retomando las ideas de Catania (1992a) y Chiesa (1992), quienes proponen que aquello que se seleccionan son patrones de comportamiento, así como las de Timberlake en relación con los sistemas conductuales podría preguntarse sobre la existencia de un proceso estocástico similar al evolutivo para las dinámicas comportamentales.

En segundo lugar, se podría dejar abierta la oportunidad para el planteamiento de modelos teóricos conductuales que incluyan las investigaciones que se relacionan con el problema de la variación del comportamiento. Por ejemplo, Staddon (1973) propone que la epigénesis es el mejor modelo teórico para explicar la variación, y por ende las causas próximas del comportamiento. Además, a partir de las sugerencias de Bitterman (1986), actualmente se ha profundizado en las diferencias en la evolución del aprendizaje, y sus correspondientes mecanismos neurales, implicado en la omisión inesperada de recompensas apetitivas (Papini, 2003). Por otro lado, se han investigado y propuesto algunos mecanismos de regulación del comportamiento por la experiencia social temprana, antes y después del nacimiento, en mamíferos (Cushing & Kramer, 2005; Holmes et al., 2005) y aves (Gottlieb, 1971, 1987, 1991a, 1991b; Lickliter, 1989; Lickliter & Lewkowicz, 1995; Sleigh, Columbus & Lickliter, 1998).

Aparte del nivel epigenético de variación ya descrito, otros niveles de variación muy ligados a este pueden ser considerados. Dos ejemplos de estos niveles son el nivel genético y el nivel de plasticidad fenotípica (término que se define de manera amplia como la capacidad de un genotipo particular de producir diferentes fenotipos, algunas veces en respuesta a variables ambientales). Estudios como el de Hoffmann (1994) y el de Lim y cols. (2004) se encargan de investigar las bases genéticas de ciertos patrones de comportamiento particulares, que no se pueden considerar desde las categorías clásicas ni operantes; mientras que los estudios y planteamientos de Crews (1987), Crews (2000), Rhen y Crews (2002), exploran la manera en que la flexibilidad fenotípica se relaciona con las variaciones conductuales, especialmente neuroendocrinas, en distintas especies.

Tercero, al incorporar algunas de las variables anteriores, puede lograrse el planteamiento de preguntas específicas sobre los componentes del proceso estocástico de emergencia conductual, o en otras palabras, centrarse en la búsqueda de la “materia prima” que hace posible la selección de

comportamientos por el ambiente; lo cual hace que se plantee la necesidad de análisis de distintas causas, especialmente las próximas, complementarias a las consideradas en el análisis conductual clásico, que actúan sobre el comportamiento como la morfofisiología y los distintos efectos más o menos molares del ambiente.

Cuarto, una idea relacionada con las afirmaciones con las que se comenzó el escrito. Las propuestas que incorporan las herramientas epistemológicas que se han desarrollado al intentar comprender el origen y evolución de los organismos a partir de la lógica de la selección natural, intentan fortalecer nuestra percepción de los fenómenos comportamentales partiendo de un conjunto de ideas que han demostrado ser de un gran valor tanto teórico, como epistemológico y heurístico. Al mirar dentro de las teorías evolutivas se encuentra que sus hipótesis gozan de un amplio poder explicativo, por lo que es fácil creer que este conocimiento tiene la posibilidad de convertirse en un gran aporte para el estudio de la conducta. Es por ello que uno de los argumentos que se ha esgrimido en defensa de los paralelos evolutivos para la comprensión del comportamiento, es el relacionado con el intento de Skinner de fortalecer la efectividad de las teorías conductuales por medio de su incorpora-

ción de tales paralelos (Smith, 1986). Es así que, desde un punto de vista heurístico, por lo menos, es bastante positivo ver la psicología como parte de la biología ya que, como se puede observar a lo largo de esta revisión, los paralelos entre evolución y comportamiento pueden seguir llevando a la ciencia del comportamiento a la exploración de nuevos modelos e ideas experimentales y teóricas. En particular, una idea que puede generar importantes discusiones a nivel teórico y empírico es la relacionada con la inclusión de distintos modos causales, en este caso, el de las causas próximas del comportamiento.

Por último, pensar en los paralelos evolución-comportamiento puede, además, resultar bastante fructífero para las dos áreas, debido a que avances en una disciplina pueden llevar a la reconsideración de ciertos problemas en la otra. Una idea interesante, por ejemplo, es la de considerar que el desarrollo y el comportamiento son el inicio de los cambios evolutivos de las especies (Gottlieb, 2002; Lickliter & Schneider, en prensa). En pocas palabras, es necesario que el problema complejo del comportamiento siga siendo abordado de manera interdisciplinaria y la búsqueda de analogías con los fenómenos evolutivos parece ser una buena forma de fortalecer este trabajo.

## REFERENCIAS

- Alessi, G. (1992). Models of proximate and ultimate causation in psychology. *American Psychologist*, 47, 1359-1370.
- Alcock, J. (1993). *Animal behavior* (Quinta edición). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Arthur, W. (2002). The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 415, 757-764.
- Baum, W. M. (1994). *Understanding behaviourism: Science, behavior and culture*. Nueva York: HarperCollins
- Baum, W. M. (1997). The trouble with time. En L. Hayes & P. Ghezzi (Ed.), *Investigations in behavioral epistemology* (pp. 47-59). Reno, Nevada: Context.
- Baum, W. M. (2004). Behavior and the general evolutionary process. Proyecto sin publicar, sometido a *Behavioral and Brain Sciences*. Disponible en [http://cogprints.ecs.soton.ac.uk/archive/00001051/00/Behavior and the General Evolutionary Process.htm](http://cogprints.ecs.soton.ac.uk/archive/00001051/00/Behavior%20and%20the%20General%20Evolutionary%20Process.htm)
- Bitterman, M. E. (1986). La evolución del aprendizaje: Generalidad y divergencia. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 18, 247-262.
- Boakes, R. (1989). *Historia de la psicología animal: de Darwin al conductismo*. Madrid, España: Alianza editorial.
- Buss, D. M., Haselton, M. G., Shackelford, T. K., Bleske, A. L. & Wakefield, J. C. (1998). Adaptations, exaptations, and spandrels. *American Psychologist*, 53, 533-548.
- Carroll, S. B. (1995). Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. *Nature*, 376, 479-485.
- Cartwright, J. (2000). *Evolution and human behaviour*. Reino Unido: McMillan Press.
- Catania, A. C. (1992a). B. F. Skinner, organism. *American Psychologist*, 47, 1521-1530.

- Catania, A. C. (1992b). *Learning*. (Tercera edición). New Jersey: Prentice Hall.
- Catania, A. C. (1999). Thorndike's legacy: Learning, selection, and the law of effect. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 72, 425-428.
- Catania, A. C. (2003). B. F. Skinner's Science and human behavior: its antecedents and its consequences. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 80, 313-320.
- Chiesa, M. (1992). Radical behaviorism and scientific frameworks: From mechanistic to relational accounts. *American Psychologist*, 47, 1287-1299.
- Cleaveland, J. M. (2002). Beyond trial-and-error in a selectionist psychology. *Behavior and Philosophy*, 30, 73-99.
- Crews, D. (1987). Diversity and evolution of behavioral controlling mechanisms. En D. Crews (Ed.), *Psychobiology of reproductive behavior: an evolutionary perspective* (pp. 89-119). New Jersey: Prentice hall.
- Crews, D. (2000). Sexuality: the environmental organization of phenotypic plasticity. En K. Wallen & J. Schneider (Eds.), *Reproduction in context: social and environmental influences on reproductive physiology and behavior* (pp. 473-498). Cambridge: MIT press.
- Cushing, B. S. & Kramer, K. M. (2005). Mechanisms underlying epigenetic effects of early social experience: The role of neuropeptides and steroids. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29, 1089-1105.
- Darwin, C. (1859/2002). *El origen de las especies*. Bogotá: Ediciones Esquilo.
- Darwin, C. (1882). *The descent of man and selection in relation to sex*. [Versión electrónica]. Londres: John Murray.
- Delprato, D. (1992). Some fundamentals of B. F. Skinner's behaviorism. *American Psychologist*, 47, 1507-1520.
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea: The evolution and the meaning of life*. Londres, Reino Unido: Penguin.
- Dewitte, S. & Verguts, T. (1999). Behavioral variation: a neglected aspect in selectionist thinking. *Behavior and Philosophy*, 27, 127-145
- Donahoe, J. W., Burgos, J. E. & Palmer, D. C. (1993). A selectionist approach to reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 60, 17-40.
- Donahoe, J. W. & Palmer, D. C. (1994). *Learning and complex behavior*. Boston, M. A: Allyn and Bacon.
- Glenn, S. S. (1991). Contingencies and metacontingencies: Relations among behavioral, cultural, and biological evolution. En P. A. Lamal (Ed.), *Behavioral analysis of societies and cultural practices* (pp. 39-73). Washington, DC: Hemisphere.
- Glenn, S. S., Ellis, J. & Greenspoon, J. (1992). On the revolutionary nature of the operant as a unit of behavioral selection. *American Psychologist*, 47, 1329-1336.
- Glenn, S. S. & Madden, G. J. (1995). Units of interaction, evolution, and replication: organic and behavioral parallels. *The behavior Analyst*, 18, 237-251.
- Goodman, C. S. & Coughlin, B. C. (2000). The evolution of evo-devo biology. *Proceedings of the National Academic of Sciences*, 97, 4224-4225.
- Gottlieb, G. (1971). *Development of species identification in birds*. USA: The University of Chicago Press.
- Gottlieb, G. (1987). Development of species identification in ducklings: XIV. Malleability of species-specific perception. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 178-182.
- Gottlieb, G. (1991a). Experiential canalization of behavioral development: theory. *Developmental Psychology*, 27, 4-13.
- Gottlieb, G. (1991b). Experiential canalization of behavioral development: results. *Developmental Psychology*, 27, 35-39.
- Gottlieb, G. (2002). Developmental-Behavioral initiation of evolutionary change. *Psychological Review*, 109, 211-218.
- Gould, S. J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, USA: Belknap Press.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. (1978). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 205, 581-598.
- Ho, M. & Saunders, P. (1979). Beyond neo-Darwinism: an epigenetic approach to evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 78, 573-591.
- Hoffmann, A. A. (1994). Behaviour genetics and evolution. En P. J. B. Slater & T. R. Halliday (Ed.), *Behaviour and evolution*, (pp. 7-42). Reino Unido: Cambridge University Press.
- Holmes, A., Le Guisquet, A. M., Vogel, E., Millstein, R. A., Leman, S. & Belzung, C. (2005). Early life genetic, epigenetic and environmental factors shaping emotionality in rodents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29, 1335-1346.
- Kantor, J. R. (1990). *La evolución científica de la psicología*. México: Trillas.
- Lamarck, J. B. (1809/1986). *Filosofía zoológica*. Barcelona: Alta Fulla.
- Lewin, B. (2004). *Genes VIII*. New Jersey: Prentice Hall.
- Lewontin, R. (2000). *Genes, organismo y ambiente*. España: Gedisa.

- Lickliter, R. (1989). Species-specific auditory preference of bobwhite quail chicks (*colinus virginianus*) is altered by social interaction with siblings. *Journal of Comparative Psychology*, *103*, 221-226.
- Lickliter, R. & Honeycutt, H. (2003a). Developmental dynamics: toward a biologically plausible evolutionary psychology. *Psychological Bulletin*, *129*, 819-835.
- Lickliter, R. & Honeycutt, H. (2003b). Developmental dynamics and contemporary evolutionary psychology: status quo or irreconcilable views? Reply to Bjorklund (2003), Krebs (2003), Buss and Reeve (2003), Crawford (2003), and Tooby et al. (2003). *Psychological Bulletin*, *129*, 866-872.
- Lickliter, R. & Lewkowicz, D. (1995). Intersensory experience and early perceptual development: attenuated prenatal sensory stimulation affects postnatal auditory and visual responsiveness in bobwhite quail chicks (*Colinus virginianus*). *Developmental Psychology*, *31*, 609-618.
- Lickliter, R. & Schneider, S.M. (en prensa). The role of development in evolutionary change: A view from comparative psychology. *International Journal of Comparative Psychology*.
- Lim, M. M., Wang, Z., Olazábal, D. E., Ren, X., Terwilliger, E. F. & Young, L. J. (2004). Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature*, *429*, 754-757.
- Maynard Smith, J. & Szathmari, E. (2001). *Ocho hitos de la evolución*. España: Tusquets Editores.
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, *134*, 1501-1506.
- Mayr, E. (1964). The evolution of living systems. *Proceedings of the National Academic of Sciences*, *51*, 934-941.
- Mayr, E. (1997). The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Science*, *94*, 2091-2094.
- Mayr, E. (1998). *Así es la biología*. Madrid, España: Debate.
- Moxley, R. (1992). From mechanistic to functional behaviorism. *American Psychologist*, *47*, 1300-1311.
- Oyama, S. (2000). *The ontogeny of information*. USA: Duke university press.
- Palmer, D. & Donahoe, J. (1992). Essentialism and selectionism in cognitive science and behavior analysis. *American Psychologist*, *47*, 1344-1358.
- Papini, M. (1999). Problemas y enfoques de la psicología comparada del aprendizaje. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, *25*, 217-235.
- Papini, M. (2002a). Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, *109*, 186-201
- Papini, M. (2002b). *Comparative psychology: Evolution and development of behavior*. New Jersey: Prentice Hall.
- Papini, M. (2003). Comparative psychology of surprising nonreward. *Brain, Behavior and Evolution*, *62*, 83-95.
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned Reflexes*. Londres: University Press.
- Pennisi, E. & Roush, W. (1997). Developing a new view of evolution. *Science*, *277*, 34-37.
- Piaget, J. (1985). *El nacimiento de la inteligencia en el niño*. España: Editorial Crítica.
- Plotkin, H. C. & Holding-Smee, F. J. (1986). Evolución y psicología comparada. *Revista Latinoamericana de Psicología*, *18*, 183-197.
- Rachlin, H. (2000). *The science of self control*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Rhen, T. & Crews, D. (2002). Variation in reproductive behavior within a sex: neural systems and endocrine activation. *Journal of Neuroendocrinology*, *14*, 517-531.
- Ringen, J. D. (1993). Adaptation, teleology, and selection by consequences. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *60*, 3-15.
- Ringen, J. (1999). Radical behaviorism: B. F. Skinner's philosophy of science. En W. O'Donohoe & R. Kitchener (Ed.). *Handbook of behaviorism*, (pp. 160-178). San Diego, California: Academic Press.
- Schneider, S. M. (2003). Evolution, behavior principles, and developmental systems: A review of Gottlieb's synthesizing nature-nurture: prenatal roots of instinctive behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *79*, 137-152
- Simonton, D. K. (1999). Creativity as blind variation and selective retention: is the creative process darwinian? *Psychological Inquiry*, *10*, 309-328.
- Skinner, B. F. (1966). The phylogeny and ontogeny of behavior. *Science*, *153*, 1205- 1213.
- Skinner, B. F. (1974). *Ciencia y conducta humana*. Barcelona: Fontanella.
- Skinner, B. F. (1975a). The shaping of phylogenetic behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *24*, 117-120.
- Skinner, B. F. (1975b). Conducta operante. En W. K. Honig, *Conducta operante* (pp. 25-49). México: Trillas.
- Skinner, B. F. (1979). *Contingencias de reforzamiento*. México: Trillas.
- Skinner, B. F. (1981). Selection by consequences. *Science*, *213*, 501-504.

- Sleigh, M., Columbus, R. & Lickliter, R. (1998). Intersensory experience and early perceptual development: postnatal experience with multimodal maternal cues affects intersensory responsiveness in Bobwhite quail chicks. *Developmental Psychology*, 34, 215-223.
- Smith, T. L. (1986). Biology as allegory: A review of Elliott Sober's *The nature of Selection*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 46, 105-112.
- Sober, E. (1993). *Philosophy of biology*. Boulder, CO: Westview Press.
- Staddon, J. E. R. (1973). On the notion of cause, with applications to behaviorism. *Behaviorism*, 1, 25-63.
- Staddon, J. E. R. (1983). *Adaptive behavior and learning*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Staddon, J. E. R. (1992). The "superstition" experiment: A reversible figure. *Journal of Experimental Psychology: General*, 121, 270-272.
- Staddon, J. E. R. (1993). *Behaviorism: Mind, mechanism and society*. Reino Unido: Duckworth.
- Staddon, J. E. R. (2001). *Adaptive dynamics: the theoretical analysis of behavior*. Cambridge, MA: MIT/Bradford.
- Staddon, J. E. R. & Simmelhag, V. L. (1971). The "superstition" experiment: a reexamination of its implications for the principles of adaptive behavior. *Psychological Review*, 78, 3-43.
- Thompson, N. S. (2000). Shifting the natural selection metaphor to the group level. *Behavior and Philosophy*, 28, 83-101.
- Timberlake, W. (1999). Biological behaviorism. En W. O'Donohoe & R. Kitchener (Ed.), *Handbook of behaviorism* (pp. 243-283). San Diego, California: Academic Press.
- Timberlake, W. (2004). Is the operant contingency enough for a science of purposive behavior? *Behavior and Philosophy*, 32, 197-229.
- Waddington, C. H. (1953a). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7, 118-126.
- Waddington, C. H. (1953b). La evolución de las adaptaciones. *Endeavour. Mes de julio*, 134-139.
- Zeiler, M. D. (1999). An odyssey through learning and evolution. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 25, 259-272.

**Recepción:** enero de 2005

**Aceptación final:** noviembre de 2005