

Problemas y enfoques de la psicología comparada del aprendizaje

(Problems and Approaches in the Comparative Psychology of Learning)

Mauricio R. Papini

Facultad de Psicología Universidad de Buenos Aires

y

Laboratorio de Fisiología del Comportamiento

Instituto de Biología y Medicina Experimental

RESUMEN

La psicología comparada surgió en el Siglo XIX como consecuencia de la influencia de la teoría de la evolución y de su aplicación a la especie humana. La psicología comparada debía proveer información sobre una hipótesis central de la teoría de la evolución: la continuidad psicológica entre las especies. Luego de un periodo de auge, se vio reducida al interés por pocas especies, al uso de situaciones de laboratorio como herramientas experimentales, al estudio de las causas próximas y al asociacionismo como teoría predominante del aprendizaje animal. Durante la década de 1960 se originó una crisis interna que tiene dos puntos de referencia: 1) las críticas al enfoque anagenético y su presunta invalidez evolucionista, y 2) el descubrimiento de fenómenos que parecía violar premisas básicas de las teorías clásicas (adquisición de aversiones gustativas en roedores; aprendizaje del canto en aves). En este trabajo se discuten críticamente ambos temas, concluyendo que los dos enfoques fundamentales (anagenético y cladogenético) apuntan a problemas relativamente independientes y son, en consecuencia, complementarios más que excluyentes.

DESCRIPTORES: Psicología comparada, aprendizaje comparado, anagénesis, cladogénesis, teoría de procesos generales, constreñimientos biológicos del aprendizaje.

ABSTRACT

Comparative psychology originated during the 19th Century because of the influence of evolutionary theory and its application to the human species. It was to provide support for one of Darwin's central hypothesis: psychological continuity between species. After a period of rapid development, it concentrated in few species, an almost exclusive use of laboratory situations as analytical tools, an emphasis on proximal causes, and the exclusive

Este trabajo ha sido escrito con apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina. El autor agradece las críticas y aportes de C. Morales, A. E. Mustaca y G. Hermitte, E. T. Segura y M. Cassini. Dirigir la correspondencia a: M. R. Papini, Laboratorio de Fisiología del Comportamiento, Instituto de Biología y Medicina Experimental, Obligado 2490, 1428-Buenos Aires, Argentina.

influence of associationism in animal learning theory. During the sixties, comparative psychology was criticized on two grounds: 1) that the traditional anagenetic basis of comparative research had no basis in evolutionary biology; 2) that traditional principles of learning were not general (e.g., acquired food aversions in rodents; song-learning in birds). A critical review of both issues is presented; the conclusion is that both fundamental approaches (anagenesis and cladogenesis) to the comparative study of learning point to relatively independent problems and are, therefore, complementary rather than competing approaches.

DESCRIPTORS: Comparative psychology, comparative learning, anagenesis, cladogenesis, general-process theory, biological constraints on learning.

Problemas y Enfoques de la Psicología Comparada del Aprendizaje

La psicología comparada surgió hacia mediados del Siglo XIX (Cadwallader, 1984). Las ideas evolucionistas de Lamarck, Darwin, Spencer, Haeckel, y otros, sugerían la existencia de relaciones de parentesco filogenético entre todos los organismos, incluyendo el ser humano. Darwin (1881) desarrolló la hipótesis sobre la evolución del hombre por selección natural a partir de ancestros no humanos, postulando la "continuidad psicológica entre las especies" como una hipótesis central de su teoría. En consecuencia, aun aquellos atributos entonces considerados exclusivamente humanos (i.e., la inteligencia, el lenguaje, etc.) debían tener algún grado de expresión en "especies inferiores". La búsqueda de tales atributos constituyó un programa de investigación global para la nueva ciencia de la psicología comparada (Darwin, 1881; Morgan, 1894; Romanes, 1883).

La psicología comparada de fines del siglo pasado utilizaba la inferencia subjetiva como método fundamental: la conducta del animal era un índice de lo que ocurría en su mente. Además, el contenido mental era inferido a través de un proceso de inducción que comprendía una comparación directa con los contenidos mentales del psicólogo tal como se revelaban a través de la introspección (Morgan, 1894). Progresivamente, los investigadores comprendieron que este paradigma metodológico incentivaba la especulación sobre las capacidades de los animales, sin ofrecer las condiciones de control apropiadas para una evaluación científica de tales especulaciones. Este punto fue explícitamente desarrollado por Morgan en su canon, basado en el principio de la parsimonia, y con mayor fuerza en los primeros trabajos experimentales (Pavlov, 1927; Small, 1900; Thorndike, 1898). A principios del Siglo XX ya estaba suficientemente difundida la idea de que la evolución de las funciones psicológicas sólo podía abordarse tomando la conducta como objeto de estudio (Loeb, 1905; Watson, 1914; Ingenieros, 1919). La teoría de la evolución y el conductismo metodológico son, en consecuencia, los dos elementos cruciales que dieron lugar a la psicología comparada tal como se concibe en la actualidad.

El aprendizaje se convirtió rápidamente en el tema central de la psicología comparada; a través de la búsqueda de plasticidad conductual se esperaba contrastar la hipótesis darwiniana de la continuidad psicológica entre especies. Una enorme variedad de especies fueron sometidas a todo tipo de situacio-

nes experimentales y, aunque hubo un cierto interés en factores ecológicos (e.g., Small 1900; Watson y Lashley, 1915), los investigadores estaban preocupados fundamentalmente por alcanzar un elevado control experimental a través del uso de situaciones de laboratorio simples y ecológicamente arbitrarias (Timberlake, 1984). A medida que se tornó evidente que el aprendizaje era un fenómeno extremadamente general, decayó el interés en comparar especies y aumentó, en cambio, el interés por comprender mejor los mecanismos asociativos. Además, el estudio de estos mecanismos requería ciertas facilidades como la de disponer de grandes números de animales para satisfacer las necesidades de los diseños experimentales, y la de acumular información sobre factores que modulan el aprendizaje (percepción, motivación, control motriz, etc.) y que varían ostensiblemente entre especies.

Entre las décadas de 1930 y 1960 la tendencia predominante en la psicología comparada del aprendizaje fue, entonces, la de concentrarse en *pocas especies* (Beach, 1950) elegidas primordialmente por razones prácticas, en las *causas próximas* (mecanismos fisiológicos y psicológicos), en una *metodología experimental* y de *laboratorio* donde se originaban tanto los datos como los problemas e hipótesis (como diferente a una metodología de campo), y en el *asociacionismo* como teoría predominante en sus diversas formulaciones (Hilgard y Bower, 1975).

Hacia fines de la década de 1960 comenzó una crisis interna en la psicología comparada del aprendizaje provocada por dos factores fundamentales: las críticas al enfoque anagenético y el descubrimiento de fenómenos que parecían desobedecer algunos principios y relaciones funcionales bien establecidos. Reseñaré estos problemas en las secciones siguientes pero ahora puede adelantarse una conclusión: una de las consecuencias de esta crisis fue el resurgimiento y desarrollo de numerosas áreas de investigación y de un acercamiento fructífero a algunos terrenos de la biología (i.e., evolución del cerebro, forrajeo óptimo) que ha enriquecido sustancialmente a la psicología comparada (ver, por ejemplo, Dewsbury, 1978; Fantino y Logan, 1979; Macphail, 1982; Papini, 1986; Snowdon, 1983; Staddon, 1983; Zeiler y Harzem, 1983; entre muchos otros).

El Enfoque Anagenético

Aunque no existe acuerdo sobre la naturaleza de los mecanismos evolutivos (Eldredge y Gould, 1972; Bateson, 1984; Løvtrup, 1982), en general se acepta que una teoría amplia de la evolución debería explicar tres fenómenos fundamentales (Huxley, 1957; Rensch, 1959):

- (1) La diversificación de organismos producida por la adaptación a condiciones ambientales, o cladogénesis.
- (2) La complejidad progresiva de estructuras y/o funciones que se observa en diferentes taxones no necesariamente emparentados, o anagénesis.
- (3) La estabilidad estructural que se observa en el registro fósil a lo largo de periodos relativamente extensos, o estasisgénesis.

La estasisigénesis es de importancia en paleontología (cf. Eldredge y Cracraft, 1980), pero su consideración es difícil en psicología comparada (o en cualquier disciplina orientada hacia aspectos funcionales) porque el comportamiento raramente deja evidencia fósil (pero ver Farlow y Dodson, 1975). En cambio, la cladogénesis y la anagénesis han influido permanentemente la investigación comparativa e, incluso, han sido a menudo presentados como alternativas excluyentes (e.g., Hodos y Campbell, 1969, Johnston, 1981).

Tradicionalmente, la psicología comparada del aprendizaje se ha desarrollado teniendo como marco de referencia explícito o implícito el enfoque anagenético (Demarest, 1983; Gottlieb, 1984; Yarczower, 1984). El objetivo de este enfoque es la identificación de mecanismos comunes y divergentes entre especies seleccionadas en base a su posición filogenética, con un desinterés relativo en aspectos ecológicos (Bitterman, 1986; Brookshire, 1970, 1976; Warren, 1965; Rumbaugh y Pate, 1984). Un aspecto inherente a este enfoque es la idea de que los taxones pueden ubicarse en distintos niveles de organización en relación con algún atributo específico. Por ejemplo, aunque las aves y los mamíferos representan líneas de diversificación cladogénica diferentes de acuerdo con sus respectivos ancestros reptilianos, pueden colocarse en un mismo nivel de organización en relación al grado de homeotermia o al tamaño relativo del cerebro. Trasladado al terreno del aprendizaje, el enfoque anagenético propone dos problemas centrales: Primero, si existen diferencias en los mecanismos de aprendizaje entre determinados taxones, y si tales diferencias pueden correlacionarse con otros aspectos biológicos como el status filogenético o el tamaño cerebral relativo. Segundo, y asumiendo que existan diferencias, si los mecanismos de aprendizaje difieren en un sentido cuantitativo (una especie aprende más o más rápido que otra) o cualitativo (una especie exhibe un mecanismo que no presenta otra especie). Se han propuesto dos métodos fundamentales para el estudio comparativo del aprendizaje: el control por igualación y la variación sistemática. Su consideración ilustrará los problemas del enfoque anagenético.

En el *método de control por igualación* el experimentador "igualar" todas las variables relevantes de una tarea y compara los niveles absolutos de comportamiento de al menos dos especies. Por ejemplo, Hunter (1913) entrenó ratas, mapaches y perros en una tarea de respuesta retardada y determinó el intervalo máximo entre la presentación del estímulo y la oportunidad para responder que cada especie podía tolerar antes que su conducta de elección fuera azarosa. Encontró que los retardos máximos eran de 10 seg. 25 seg. y 5 min. para ratas, mapaches y perros, respectivamente. Aunque este método prometía identificar diferencias cuantitativas en los procesos psicológicos de diferentes especies, muy pronto fue evidente que no se pueden asignar valores absolutos fijos para describir una capacidad determinada en una especie. Variaciones aparentemente inocuas del procedimiento de entrenamiento alteran drásticamente el orden de tales escalas. Tal fue el caso con los valores máximos de retardos temporales en la situación de respuesta retardada de Hunter, que varían sustancialmente en una especie dada en función del mé-

todo de entrenamiento utilizado (Maier y Schneirla, 1935). Lester (1982) propuso correlacionar comportamientos característicos de una especie y establecer cómo se distribuyen tales correlaciones entre especies. Por ejemplo, Lester (1974) encontró una correlación positiva entre la eficiencia en tareas de aprendizaje de reglas y la exploración dirigida a objetos no familiares en varias especies. De igual manera, otros han intentado correlacionar aspectos conductuales con variables tales como el tamaño cerebral relativo (Eisenberg y Wilson, 1981; Pirlot, 1981; Riddell, Corl, Bennett y Reimers, 1974).

Uno de los problemas centrales del método de control por igualación es precisamente la imposibilidad empírica de igualar todas las variables contextuales entre dos especies (la cláusula *ceteris paribus*). Es imposible determinar si dos tareas son iguales para dos especies en sus aspectos perceptuales, motivacionales, motrices, etc., a pesar de que estas variables ejercen una influencia importante en el nivel conductual que alcance cada una de las especies (Bitterman, 1960). Este punto es tan importante que conviene ilustrarlo con un ejemplo. Rizley y Rescorla (1972) estudiaron la estructura asociativa del aprendizaje de segundo orden en ratas con el objetivo de determinar si existe codificación del estímulo incondicionado (EI). En el condicionamiento de segundo orden los animales reciben primero apareamientos entre un estímulo y el EI (E1-EI); luego reciben apareamientos entre un nuevo estímulo y el E1 (E2-E1) y se verifica el grado de aprendizaje que el animal exhibe ante E2. Rizley y Rescorla observaron que la extinción de E1 luego del apareamiento E2-E1, no afecta la capacidad de E2 para evocar una respuesta, e interpretaron este resultado postulando que el condicionamiento de segundo orden involucra una asociación entre E2 y la respuesta inicialmente evocada por E1, pero no contiene una representación de E1 (i.e., un aprendizaje de tipo E-R). Posteriormente, Rashotte, Griffin y Sisk (1977) replicaron este experimento utilizando la preparación de automodelamiento en palomas y observaron que, al contrario de lo que ocurría con las ratas, la extinción de E1 atenuaba significativamente el poder de E2 para provocar picotazos. En otras palabras, las palomas, a diferencia de las ratas, exhibían un aprendizaje de segundo orden del tipo E-E, puesto que las variaciones de E1 afectaban el poder de E2. Rescorla (1979) replicó los resultados de Rashotte et al. (1977) y consideró la posibilidad de la existencia de una diferencia interespecífica en la estructura asociativa del condicionamiento de segundo orden. Sin embargo, sugirió que algunos aspectos del procedimiento eran diferentes entre ambos trabajos, y que en tales aspectos podía residir la diferencia observada. Finalmente, Rescorla (1982) mostró que la estructura asociativa del condicionamiento de segundo orden en ratas puede involucrar asociaciones E-E cuando E1 y E2 se presentan simultáneamente en lugar de secuencialmente, y cuando se presentan relativamente pocos apareamientos E1-EI en la primera fase de entrenamiento. De esta manera, la presunta diferencia entre especies fue eliminada a través de un estudio sistemático de las condiciones que afectan la estructura asociativa del condicionamiento de segundo orden.

Debido a los problemas del control por igualación, Bitterman (1960) propuso descartar todo intento por comparar niveles absolutos de performance entre especies y, en cambio, concentrarse en determinar diferencias en las relaciones funcionales entre variables. Bitterman propuso un *método de variación sistemática* de las variables contextuales que si bien podía producir cambios absolutos en los niveles conductuales, difícilmente pudiera provocar alteraciones cualitativas de las relaciones funcionales entre variables. Por ejemplo, en las ratas, el reforzamiento parcial produce una extinción más lenta que el reforzamiento continuo, tanto bajo práctica masiva como distribuída (González y Bitterman, 1969). En cambio, en la carpa dorada (*Carassius auratus*) el reforzamiento parcial produce mayor persistencia durante la extinción sólo bajo práctica masiva (González y Bitterman, 1967), pero no bajo práctica distribuida (González, Behrend y Bitterman, 1965; Longo y Bitterman, 1960). La relación entre programa de reforzamiento y resistencia a la extinción bajo práctica distribuída es *cualitativamente* diferente en la carpa y en la rata.

Medin y Cole (1975) identificaron dos problemas con el método de variaciones sistemáticas. Primero, no aclara cómo deben interpretarse las diferencias entre especies. Bitterman (1960) sostuvo que este enfoque permite detectar mecanismos que podrían constituir la base del aprendizaje asociativo en una especie pero no en otra. Por ejemplo, en el problema anterior, la presencia de una relación similar en condiciones de práctica masiva en la carpa y la rata condujo a la hipótesis de que en la rata, donde los efectos se presentan tanto en condiciones masivas como distribuídas, existirían dos mecanismos diferentes (uno de los cuales estaría ausente en la carpa) que controlan el comportamiento en ambas condiciones. González y Bitterman (1969) contrastaron esta hipótesis y sugirieron que el efecto del reforzamiento parcial sobre la extinción se debe a un mecanismo de acarreo en la condición masiva, pero a un mecanismo de contraste en la condición distribuida. En consecuencia, el método de variaciones sistemáticas tiene como objetivo identificar diferencias cualitativas en los mecanismos de aprendizaje entre especies. El segundo problema señalado por Medin y Cole (1975) es el de la confirmación de la hipótesis nula: cuando un efecto no es observado en una especie dada es imposible saber si su ausencia se debe a que tal especie no posee los mecanismos necesarios, o a la particular combinación de variables contextuales que evita la manifestación del efecto. La respuesta de Bitterman (1960) a este problema es la variación sistemática de variables contextuales, como en el ejemplo anterior sobre condicionamiento de segundo orden. Pero ¿cuántas variaciones sistemáticas son necesarias para eliminar la posibilidad de que el resultado negativo se deba a un artefacto experimental (Hollis y Overmier, 1978)? El método no ofrece ningún criterio explícito al respecto.

Tanto el método de control por igualación como el de variaciones sistemáticas, tienen en común la comparación de especies que no necesariamente representan un linaje filogenético. Hodos y Campbell (1969; Campbell, 1976; Hodos, 1970) criticaron la aparente ausencia de fundamentos evolutivos de

los estudios en que no existen relaciones filogenéticas entre las especies comparadas (i.e., ratas-mapaches-perros), en el sentido de que unos no son ancestros de otros. De acuerdo con Hodos y Campbell el estudio de especies no emparentadas es irrelevante para una comprensión de la evolución del aprendizaje.

Aunque esta crítica ha sido influyente, presenta algunos problemas. Primero, los verdaderos linajes están fuera del alcance del psicólogo comparativo. Segundo, confunde el problema del origen de una característica biológica con el de las tendencias evolutivas (Gottlieb, 1984), y restringe las comparaciones posibles a especies altamente emparentadas y ecológicamente divergentes (ver más abajo), Gould (1976) señaló que el problema planteado por los críticos del enfoque anagenético puede eliminarse si se acepta que tales estudios no involucran verdaderos grupos monofiléticos (i.e., verdaderas filogenias) sino grados o niveles de organización, y Gottlieb (1984) ha ido un paso más allá al sugerir que el enfoque anagenético no sólo es no-filogenético, sino también no-ecológico:

“... the evolutionary thinking of comparative psychologists has traditionally centered on the cladistically and ecologically transcendent concept of psychological grade, thus providing the intellectual impetus for the cladistic as well as the ecological void in comparative psychology since its inception in the 19th century” (p. 454)¹.

Aunque el fundamento evolutivo del enfoque anagenético está actualmente aceptado (e.g., Gottlieb, 1984; Greenberg & Tobach, 1984), hay algunas características cruciales de este enfoque que conviene subrayar. Primero, el enfoque anagenético tiene fundamentalmente un poder descriptivo: permite conocer algunas de las variaciones que efectivamente han evolucionado (nunca sabremos sobre aquellas variaciones expresadas en especies extinguidas y sin paralelo en las vivientes). Aunque por si mismo esto no explica por qué tales variantes evolucionaron, posee el poder predictivo de cualquier sistema de clasificación. Por ejemplo, si pudiéramos determinar que los mecanismos asociativos se correlacionan con alguna característica biológica (i.e., el status filogenético), y en base a tal correlación se pudiera generar una clasificación por niveles del aprendizaje asociativo, sería teóricamente posible predecir el comportamiento de un animal desconocido a partir de tal característica biológica, de manera análoga a como predecimos una serie de características de un animal dado, si sabemos que es un mamífero. Segundo, el enfoque anagenético es independiente de la eficacia inclusiva individual (cf. Hamilton, 1964). Esto quiere decir simplemente que complejidad progresiva no necesariamente implica una competencia reproductiva progresivamente

¹ “... el pensamiento evolucionista de los psicólogos comparativos se ha centrado tradicionalmente en el concepto cladística y ecológicamente trascendente de grado psicológico, proveyendo así el impetu intelectual para el vacío cladístico y ecológico en psicología comparada desde su comienzo en el Siglo XIX” (Traducción del autor).

mayor. Por ejemplo, si los peces representan un "nivel no cognoscitivo" y los mamíferos un "nivel cognoscitivo" (Amsel & Stanton, 1980), esto no quiere decir que un pez esté menos adaptado a las condiciones ecológicas de su nicho que un mamífero. De esta manera, el enfoque anagenético es compatible con la teoría de la evolución por selección natural, en cuyos mecanismos deberemos encontrar la explicación para la aparición de los variantes concretos que se detectan a través del enfoque anagenético (cf. Plotkin y Odling-Smee, 1986).

En resumen, el enfoque anagenético permite describir tendencias macroevolutivas del aprendizaje entre grupos taxonómicos no necesariamente emparentados. Además, está íntimamente ligado al concepto de niveles de organización (Greenberg y Tobach, 1984; Plotkin y Odling-Smee, 1981, 1986; Schneila, 1951).

Principios Generales versus Principios Locales

Otro aspecto de la crisis de la psicología comparada es la discusión sobre la generalidad de las leyes del aprendizaje. Existen dos posiciones, no necesariamente excluyentes, pero que en general fueron propuestas así. En primer lugar, es posible sostener que los principios del aprendizaje son generales y se aplican a todas las especies que exhiben alguna forma de aprendizaje asociativo. Esta posición se denomina el enfoque de procesos generales.

Por otra parte, han surgido al menos dos posiciones que han atacado este punto de vista. Primero, el enfoque anagenético (ver arriba), que sostiene que los principios serían generales sólo dentro de un nivel de organización determinado (Bitterman, 1960, 1975; Demarest, 1983, Gottlieb, 1984). Segundo, el enfoque de los constreñimientos biológicos, que sugiere que los mecanismos de aprendizaje serían adaptaciones para las condiciones de vida de cada especie por lo que sería virtualmente imposible encontrar procesos generales, ecológicamente independientes (Rozin y Kalat, 1971; Seligman, 1970; Shettleworth, 1972).

En la sección anterior reseñé los fundamentos biológicos del enfoque anagenético. En cuanto al problema de la generalidad de los procesos de aprendizaje, existen pocos ejemplos de diferencias progresivas y no hay aquí espacio para una reseña crítica (cf. Bitterman, 1986; Macphail, 1982). Existe evidencia que apoya la hipótesis de la organización por niveles del aprendizaje en los vertebrados, en relación con algunos "efectos paradójicos de reforzamiento", como el contraste sucesivo negativo y los efectos de la magnitud y del programa de reforzamiento sobre la resistencia a la extinción (Amsel y Stanton, 1980; Bitterman, 1975, 1986). Por ejemplo, Amsel y Stanton definieron un "nivel no-cognoscitivo" en el que peces (*Carassius auratus*), tortugas (*Chrysemys picta*), ratas infantiles y humanos en tareas de enmascaramiento cognoscitivo (e.g., Spence, 1966) no exhiben contraste sucesivo negativo, y un "nivel cognoscitivo" representado por palomas, ratas adultas y humanos en situaciones normales donde existe evidencia de contraste sucesivo.

vo negativo. De estos datos se deriva que serían necesarias diferentes teorías del aprendizaje para describir los mecanismos presentes en diferentes niveles de organización. Por ejemplo, una teoría hulliana clásica podría describir el aprendizaje en el "nivel no-cognoscitivo", pero alguna forma de teoría cognoscitiva sería necesaria para poder describir el aprendizaje en el "nivel cognoscitivo".

La principal oposición a este enfoque proviene de la gran generalidad de muchos fenómenos de aprendizaje en especies que difieren ostensiblemente tanto en la organización del sistema nervioso central, como en las características ecológicas de su ambiente natural. Skinner (1956) argumentó que con un alto grado de control experimental es posible eliminar las diferencias inter-específicas, mostrando que los registros acumulativos de palomas, ratas y monos en un programa de intervalo fijo son fundamentalmente similares. Con este argumento existen por lo menos dos problemas. Primero, el hecho de que *algunos* fenómenos de aprendizaje sean generales no significa que necesariamente *todos* los fenómenos de aprendizaje lo sean; al carecer de una teoría comparativa tampoco somos capaces de predecir la performance de un animal determinado en una tarea cualquiera de aprendizaje, lo que significa que para conocer la generalidad de cualquier fenómeno es necesario trabajar con cada una de las especies vivientes. Segundo, que dos especies exhiban un mismo fenómeno de aprendizaje no necesariamente quiere decir que los mecanismos subyacentes son idénticos. Por ejemplo, las abejas (*Apis mellifera*) exhiben contraste sucesivo negativo pero, a diferencia de las ratas, este fenómeno se basa en mecanismos de adaptación sensorial (Bitterman, 1976).

Macphail (1982, 1985a, 1985b), por su parte, ha cuestionado la evidencia sobre diferencias cualitativas o cuantitativas en los mecanismos de aprendizaje de los vertebrados (excluido el hombre), postulando lo que denomina la "hipótesis nula". Aunque aparentemente más parsimoniosa, la hipótesis nula de Macphail se sostiene sobre la premisa de que algunos vertebrados inferiores (i.e., peces) son más sofisticados que lo que la evidencia experimental muestra (ver Macphail, 1982, p. 78, sobre el aprendizaje de reglas), y asumiendo explicaciones sobre ciertos fenómenos que no están universalmente aceptadas (ver Macphail, 1982, p. 98 sobre los mecanismos del ensombrecimiento y del bloqueo).

Para comprender el impacto del enfoque de los constreñimientos biológicos es necesario recordar algunas premisas de las teorías generales clásicas del aprendizaje, como el principio de la equipotencialidad (cualquier respuesta o estímulo puede asociarse con cualquier reforzador), o el intervalo óptimo entre estímulos, que establecía que retardos temporales de unos pocos segundos podían impedir la formación de asociaciones. Durante la década de 1960 se descubrieron fenómenos de aprendizaje que violan estas premisas fundamentales de las teorías clásicas. Dos de estas pruebas fueron la adquisición de aversiones gustativas en ratas y el aprendizaje del canto en algunas aves paseriformes (ver otros ejemplos en Shettleworth, 1972).

García y Koelling (1966) observaron que una rata aprendía a suprimir la

ingestión de una solución de sacarina si ésta se apareaba con la administración de rayos X, que producían malestares intestinales, pero no si se apareaba con la administración de choques eléctricos. Por otra parte, un tono adquiriría propiedades aversivas si se apareaba con un choque eléctrico pero no si se apareaba con rayos X. Además, la aversión gustativa se adquiriría con muy pocos ensayos y aunque existieran retardados del orden de minutos entre la administración de la solución de sacarina y los rayos X. Estos resultados parecían violar los principios de equipotencialidad y del intervalo óptimo entre estímulos. Varias anomalías han sido detectadas desde entonces en la situación de aversión gustativa, tales como la aparente ausencia de readquisición luego de la extinción (Danguir y Nicolaidis, 1977) y la presencia de potenciación en situaciones en que podría esperarse ensombrecimiento (Palmerino, Rusiniak y Garcia, 1980; Vila, Colotla, Miranda y Arzate, 1982).

Marler y Tamura (1964) inicialmente mostraron que existía transmisión cultural de las características del canto de *Zonotrichia leycophrys* pertenecientes a una serie de poblaciones de los alrededores de la bahía de San Francisco, California. Posteriormente, quedó evidenciada la naturaleza selectiva del aprendizaje del canto: la exposición a cantos de otras especies producía cantos anormales, al igual que la privación total de experiencia con el canto de la propia especie; el canto adulto normal dependía de la exposición al canto de la propia especie durante un periodo temprano (Marler, 1970; ver además Marler y Peters, 1977). Resultados como éstos promovieron desarrollos teóricos (Garcia, Hankins y Rusiniak, 1974; Rozin y Kalat, 1971; Seligman, 1970; Shettleworth, 1972) que señalaban la necesidad de interpretar los mecanismos de aprendizaje como adaptaciones a las condiciones de vida del organismo; en otras palabras, un enfoque cladogenético del aprendizaje en el que se enfatizaban los aspectos adaptativos.

Existen ahora indicios de que el enfoque de los constreñimientos biológicos, tal como se presentó inicialmente, tiene algunos problemas metodológicos. Domjan (1983), Domjan y Galef (1983) y Shettleworth (1983) sugirieron la necesidad de integrar estos estudios dentro de enfoques más tradicionales. Por ejemplo, Domjan y Galef (1983) argumentaron que la metodología utilizada en estudios sobre constreñimientos biológicos no permite mostrar la existencia de mecanismos adaptativos para determinados ambientes ecológicos porque los estudios involucran generalmente a una sola especie (Garcia y Koelling, 1966) o a especies poco emparentadas (Wilcoxon, Dragoin y Kral, 1971). Domjan y Galef propusieron un método comparativo con tres fases: (1) La observación de especies altamente emparentadas pero adaptadas a condiciones ecológicas diferentes. (2) La postulación de hipótesis sobre diferencias en los procesos de aprendizaje asociativo como consecuencia de tales divergencias adaptativas. (3) La contrastación de tales hipótesis en experimentos de laboratorio bajo condiciones controladas.

A diferencia de la metodología anagenética, ésta requiere el estudio de especies filogenéticamente emparentadas pero ecológicamente divergentes; además, evita la interpretación ex post facto de los resultados (Gould y Lewontin, 1979).

Otro problema del enfoque de los constreñimientos biológicos consiste en la rapidez con que se interpretan adaptativamente algunos resultados anómalos sin considerar alternativas basadas en principios generales. Por ejemplo, Palmerino et al. (1980) interpretaron como adaptativa la potenciación de olores por sabores, en una preparación de aversión gustativa-olfativa, pues permitiría a las señales olfativas ser procesadas en circunstancias en que el canal olfativo estaría saturado. Palmerino et al. enfatizaron la posibilidad de que las aversiones gustativas se basen en mecanismos especializados pues en otras condiciones el resultado convencional hubiera sido el ensombrecimiento del estímulo menos saliente (el olfativo) por el más saliente (el gustativo) (Kamin, 1969). Sin embargo, Durlach y Rescorla (1980) mostraron que la potenciación del estímulo olfativo se basaba en una asociación intra-compuesto con el estímulo gustativo, más que en su asociación con el estímulo incondicionado. Esto muestra que es posible derivar resultados aparentemente anómalos (i.e., potenciación en lugar de ensombrecimiento) a partir de principios generales (i.e., asociaciones intra-compuesto). En esta línea, experimentos posteriores han mostrado que, al contrario de lo que sugerían los resultados iniciales de García y Koelling (1966), las ratas son capaces de asociar estímulos exteroceptivos con malestares gastrointestinales (Archer y Sjöden, 1980, 1981; Galef y Dalrymple, 1981; Krane, 1980), y que los retardos temporales tan extensos que no obstante permiten el aprendizaje, pueden deberse a la persistencia de la traza mnémica de los estímulos gustativos, más que a una preparación adaptativa específica para asociar determinado tipo de estímulos entre sí (Frane y Wagner, 1975). Además, existen problemas metodológicos que vician la interpretación de la existencia de asociaciones selectivas. Por ejemplo, Linwick, Patterson y Overmier (1981) mostraron que la inclusión de un control verdaderamente azaroso permite evaluar los efectos no asociativos de los estímulos condicionados sin lo cual se podría concluir que existen asociaciones selectivas cuando en realidad los estímulos difieren en sus efectos no asociativos.

Un problema fundamental del enfoque de los constreñimientos biológicos es la falta de estudios que muestren la contribución del aprendizaje a la eficacia inclusiva del organismo (Hamilton, 1964). El enfoque anagenético no requiere este tipo de pruebas puesto que, como ya vimos, el problema del éxito reproductivo es ortogonal al de los niveles de organización; una especie más simple no es por esa razón menos exitosa en el sentido evolutivo. Hollis (1982) sugirió que los estímulos condicionados podrían funcionar como estímulos preparatorios que optimizarían las interacciones con predadores, rivales, alimentos, etc. (ver sin embargo Miller y Ballaz, 1981). Hollis (1984) utilizó la preparación de condicionamiento pavloviano de la exhibición agonista del pez *Trichogaster trichopterus* para mostrar que la defensa del territorio es más efectiva cuando la intromisión de otro macho es señalada que cuando no lo es. no obstante, la defensa del territorio de apareamiento no es una medida directa de eficacia inclusiva.

Aunque asumamos que el postulado central del enfoque de los constreñi-

mientos biológicos (que los mecanismos de aprendizaje son daptaciones a las características del ambiente ecológico típico de la especie) es verdadero, aun nos queda por explicar la base ecológica y evolutiva de los mecanismos generales, de cuya existencia tenemos evidencia empírica. Es posible entrever un marco teórico que de cabida tanto a principios locales como a principios generales; o en términos de Staddon (1983, p. 3):

“What an animal learns, and the way that it learns it, is much affected by its niche. Because niches differ in many respects, so, too, do learning mechanisms. Since niches do not differ in every respect, there are also similarities among learning mechanisms”. (2)

Se puede anticipar la presencia de mecanismos especializados para condiciones ambientales específicas, tal como el método de Domjan y Galef (1983) propone estudiar. Pero hay aspectos del ambiente como el espacio, el tiempo, las relaciones causales, etc., que son probablemente comunes a muchas clases de nichos y que pudieron haber dado origen a mecanismos generales (Dickinson, 1980).

CONCLUSIONES

Aunque la crisis de la psicología comparada se ha desarrollado en términos de posiciones antitéticas, he tratado de mostrar que existen fundamentos evolutivos para considerar que los enfoques propuestos (anagenético y cladogenético) apuntan a problemas relacionados pero relativamente independientes. Por ejemplo, podremos desarrollar una teoría de la relación entre aprendizaje y adaptación con un enfoque cladogenético y con principios locales. Para ello, será necesario concentrarse en especies altamente emparentadas pero adaptadas a ambientes diferentes, y establecer relaciones entre el aprendizaje y la eficacia inclusiva (o algún buen índice de ella). Además, podremos desarrollar teorías sobre las tendencias macro-evolutivas a través de un enfoque anagenético y de principios basados en la noción de niveles de organización. Los principios generales determinarán las relaciones trans-ecológicas y trans-filogenéticas, invariantes para uno o una serie de phyla, que pueden utilizarse para describir el aprendizaje en una amplia gama de especies. La coexistencia de estas líneas sugiere que responden a preguntas diferentes; por lo tanto, es posible integrarlas en un marco metodológico general, tal vez análogo a la diferencia entre causas próximas y últimas. Si estos enfoques son

² “Lo que un animal aprende, y la manera en que lo aprende, depende mucho de su nicho. Dado que los nichos difieren en muchos aspectos, así también difieren los mecanismos de aprendizaje. Dado que los nichos no difieren en todos sus aspectos, existen también similitudes en los mecanismos de aprendizaje” (Traducción del autor).

en verdad irreductibles, ninguno por separado podrá contestar todas las preguntas posibles sobre el aprendizaje; sería como tratar de construir la imagen total de un sólido mirando exclusivamente una de sus caras.

REFERENCIAS

- Amsel, A. y Stanton, M. (1980). Ontogeny and phylogeny of paradoxical reward effects. *Advances in the Study of Behavior*, 11, 227-274.
- Archer, T. y Sjoden, P. (1980). Context-dependent taste-aversion learning with a familiar conditioning context. *Physiological Psychology*, 8, 40-46.
- Archer, T. y Sjoden, P. (1981). Environment-dependent taste-aversion extinction: A question of stimulus novelty at conditioning. *Physiological Psychology*, 9, 102-108.
- Bateson, P. (1984). Sudden changes in ontogeny and phylogeny. En G. Greenberg y E. Tobach (Eds.), *Behavioral evolution and integrative levels*, (pp. 155-166). Hillsdale: Erlbaum.
- Beach, F. A. (1950). The snark was a boojum. *American Psychologist*, 5, 115-124.
- Bitterman, M. E. (1960). Toward a comparative psychology of learning. *American Psychologist*, 15, 704-712.
- Bitterman, M. E. (1975). The comparative analysis of learning. *Science*, 188, 699-709.
- Bitterman, M. E. (1976). Incentive contrast in honeybees. *Science*, 192, 380-382.
- Bitterman, M. E. (1986). La evolución del aprendizaje. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 18.
- Brookshire, K. H. (1970). Comparative psychology of learning. En M. H. Marx (Ed.), *Learning: Interactions*, (pp. 291-364). Londres: Macmillan.
- Brookshire, K. H. (1976). Vertebrate learning: Evolutionary divergences. En R. B. Masterton, C. B. G. Campbell, M. E. Bitterman y N. Hottel (Eds.), *Evolution of brain and behavior in vertebrates*, (pp. 191-216). Hillsdale: Erlbaum.
- Cadwallader, T. C. (1984). Neglected aspects of the evolution of American comparative animal psychology. En G. Greenberg y E. Tobach (Eds.), *Behavioral evolution and integrative levels*, (pp. 15-48). Hillsdale: Erlbaum.
- Campbell, C. B. G. (1976). What animals should we compare? En R. B. Masterton, W. Hodos y H. Jerison (Eds.), *Evolution, brain, and behavior: Persistent problems*, (pp. 107-113). Hillsdale: Erlbaum.
- Danguir, J. Y Nicolaidis, S. (1977). Lack of reacquisition in learned taste aversions. *Animal Learning and Behavior*, 5, 395-397.
- Darwin, C. (1881). *The formation of vegetable mould through the action of worms*. Londres: Murray.
- Darwin, C. (1981). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton: Princeton University Press. (Original: 1871.)
- Demarest, J. (1983). The ideas of change, progress, and continuity in the comparative psychology of learning. En D. W. Rajecki (Ed.), *Comparative behavior: Studying man studying animals*, (pp. 143-179). Hillsdale: Erlbaum.
- Dewsbury, D. A. (1978). *Comparative animal behavior*. New York: McGraw-Hill.
- Dickinson, A. (1980). *Contemporary animal learning theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Domjan, M. (1983). Biological constraints on instrumental and classical conditioning: Implications for general process theory. *Psychology of Learning and Motivation*, 17, 215-277.
- Domjan, M. y Galef, B. G., Jr. (1983). Biological constraints on instrumental and classical conditioning: Retrospect and prospect. *Animal Learning and Behavior*, 11, 151-161.
- Durlach, P. J. y Rescorla, R. A. (1980). Potentiation rather than overshadowing in flavor-aversion learning: An analysis in terms of within-compound associations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 6, 175-187.
- Eisenberg, J. F. y Wilson, D. (1978). Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, 32, 740-751.
- Eldredge, N. y Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. New York: Columbia University Press.
- Eldredge, N. y Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. En T. J. M. Schopf (Ed.), *Models in paleobiology*, (pp. 82-115). San Francisco: Freeman, Cooper, & Co.
- Fantino, E. y Logan, C. A. (1979). *The experimental analysis of behavior. A biological perspective*. San Francisco: Freeman.

- Farlow, J. O. y Dodson, P. (1975). The behavioral significance of frill and horn morphology in ceratopsian dinosaurs. *Evolution*, 29, 353-361.
- Galef, B. G. y Dalrymple, A. J. (1981). Toxicosis-based aversions to visual cues in rats: A test of the Testa and Ternes hypothesis. *Animal Learning and Behavior*, 9, 332-334.
- García, J. y Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- García, J., Hankins, W. G. y Rusiniak, K. W. (1974). Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. *Science*, 185, 824-831.
- Gonzalez, R. C. Behrend, E. R. y Bitterman, M. E. (1965). Partial reinforcement in the fish: Experiments with spaced trials and partial delay. *American Journal of Psychology*, 78, 198-207.
- Gonzalez, R. C. y Bitterman, M. E. (1967). Partial reinforcement effect in the goldfish as a function of amount of reward. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 64, 163-167.
- Gonzalez, R. C. y Bitterman, M. E. (1969). Spaced-trials partial reinforcement effects as a function of contrast. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 67, 94-103.
- Gottlieb, G. (1984). Evolutionary trends and evolutionary origins: Relevance to theory in comparative psychology. *Psychological Review*, 91, 448-496.
- Gould, S. J. (1976). Grades and clades revisited. En R. B. Masterton, W. Hodos y H. Jerison (Eds.), *Evolution, brain, and behavior: Persistent problems*, (pp. 115-122). Hillsdale: Erlbaum.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The espandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, 581-598.
- Greenberg, G. y Tobach, E. (Eds.) (1984). *Behavioral evolution and integrative levels*. Hillsdale: Erlbaum.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.
- Hilgard, E. R. y Bower, G. H. (1975). *Theories of learning*. Cuarta Edición. Elglewood Cliffs: Prentice Hall.
- Hodos, W. (1970). Evolutionary interpretations of neural and behavioral studies of living vertebrates. En F. O. Schmitt (Ed.), *The neurosciences*, (pp. 26-39). New York: Rockefeller University Press.
- Hodos, W. y Campbell, C. B. G. (1969). Scala naturae: Why there is no thory in comparative psychology. *Psychological Review*, 76, 337-350.
- Hollis, K. L. (1982). Pavlovian conditioning of signal-centered action patterns and autonomic behavior: A biological analysis of function. *Advances in the Study of Behavior*, 12, 1-64.
- Hollis, K. L. (1984). The biological function of Pavlovian conditioning: The best defense is a good offense. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 413-425.
- Hollis, K. L. y Overmier, J. B. (1978). The function of the teleost telecephalon in behavior: A reinforcement mediator. En D. I. Mostorky (Ed.), *The behavior of fish and other aquatic animals*, (pp. 137-195). New York: Academic Press.
- Hunter, W. S. (1913). The delayed reaction in animals and children. *Behavior Monographs*, 2, 1-86.
- Huxley, J. S. (1957). The three types of evolutionary progress. *Nature*, 180, 454-455.
- Ingenieros, J. (1919). *Principios de psicología*, Sexta Edición. Buenos Aires: Rosso.
- Johnston, T. D. (1981). Contrasting approaches to a theory of learning. *Behavioral and Brain Sciences*, 4, 125-173.
- Kamin, L. J. (1969). Predictability, surprise, attention, and conditioning. En B. A. Campbell y R. M. Church (Eds.), *Punishment and aversive behavior*, (pp. 279-296). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Kranc, R. V. (1980). Toxiphobia conditioning with exteroceptive cues. *Animal Learning and Behavior*, 8, 513-523.
- Kranc, R. V. y Wagner, A. R. (1975). Taste aversion learning with a delayed shock US: Implications for the "generality of the laws of learning." *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 882-889.
- Lester, D. (1974). A cross-species study of exploration and learning. *Perceptual and Motor Skills*, 39, 562.
- Lester, D. (1982). Levels of analysis in comparative psychology. *Journal of General Psychology*, 106, 57-59.
- Linwick, D., Patterson: Methodological considerations. *Animal Learning and Behavior*, 9, 508-512.
- Loeb, J. (1905). *Studies in general physiology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Longo, N. y Bitterman, M. E. (1960). The effect of partial reinforcement with spaced practice on resistance to extinction in the fish. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 75, 53-66.

- Macphail, E. M. (1982). *Brain and intelligence in vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- Macphail, E. M. (1985a). Vertebrate intelligence: The null hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, 308, 37-51.
- Macphail, E. M. (1985b). Ecology and intelligence. En N. M. Weinberger, J. L. McGaugh y G. Lynch (Eds.), *Memory systems of the brain*, (pp. 279-286). New York: Guilford Press.
- Maier, N. R. F. y Schneirla, T. C. (1935). *Principles of animal psychology*. New York: McGraw-Hill.
- Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology Monographs*, 71, 1-25.
- Marler, P. y Peters, S. (1977). Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, 198, 519-521.
- Merler, P. y Tamura, M. (1964). Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science*, 146, 1483-1486.
- Medin, D. y Cole, M. (1975). Comparative psychology and human cognition. En W. K. Estes (Ed.), *Handbook of learning and cognitive processes. Vol. 1. Introduction to concepts and issues*, (pp. 111-149). Hillsdale: Erlbaum.
- Miller, R. R. y Balaz, M. A. (1981). Differences in adaptiveness between classically conditioned responses and instrumentally acquired responses. En N. E. Spear y R. R. Miller (Eds.), *Information processing in animals: Memory mechanisms*, (pp. 49-80). Hillsdale: Erlbaum.
- Morgan, C. L. (1894). *An introduction to comparative psychology*. Londres: Walter Scott.
- Palmerino, C. C., Rusiniak, K. W. y Garcia, J. (1980). Flavor-illness aversions: The peculiar roles of odor and taste in memory for poison. *Science*, 208, 753-755.
- Papini, M. R. (Ed.) (1986). Psicología comparada. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 18, Numero Especial.
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes*. Oxford: Oxford University Press.
- Pirlot, P. (1981). A quantitative approach to the marsupial brain in an eco-ethological perspective. *Revue de Canadian Biologie*, 40, 229-250.
- Plotin, H. C. y Odling-Smee, F. J. (1981). A multiple-level model of evolution and its implications for sociobiology. *Behavioral and Brain Sciences*, 4, 225-268.
- Plotkin, H. C. y Odling-Smee, F. J. (1986). Un modelo de la evolución de múltiples niveles y sus implicaciones para la psicología comparada. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 18.
- Rashotte, M. E., Griffin, R. W. y Sisk, C. L. (1977). Second-order conditioning of the pigeon's key-peck. *Animal Learning and Behavior*, 5, 25-38.
- Rensch, B. (1959). *Evolution above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Rescorla, R. A. (1979). Aspects of the reinforcer learned in second-order Pavlovian conditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 5, 79-95.
- Rescorla, R. A. (1982). Simultaneous second-order conditioning produces S-S learning in conditioned suppression. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 23-32.
- Riddell, W., Corl, K., Bennett, V. D. y Reimers, R. O. (1974). Discrimination learning differences and similarities as a function of brain index. *Physiology and Behavior*, 13, 401-405.
- Rizley, R. C. y Rescorla, R. A. (1972). Associations in second-order conditioning and sensory pre-conditioning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 1-11.
- Romanes, G. J. (1883). *Animal intelligence*. New York: Appleton.
- Rozin, P. y Kalat, J. W. (1971). Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. *Psychological Review*, 78, 459-486.
- Rumbaugh, D. M. y Pate, J. L. (1984). Primates' learning by levels. En G. Greenberg y E. Tobach (Eds.), *Behavioral evolution and integrative levels*, (pp. 221-240). Hillsdale: Erlbaum.
- Schneirla, T. C. (1951). The "levels" concept in the study of social organization in animals. En M. Sherif y J. N. Rohrer (Eds.), *Social psychology at the crossroads*, (pp. 83-120). New York: Harper.
- Seligman, M. E. P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-418.
- Shettleworth, S. J. (1983). Function and mechanism in learning. En M. D. Zeiler y P. Harzem (Eds.), *Advances in analysis of Behavior. Vol. 3. Biological factors in learning*, (pp. 1-39). New York: Wiley.
- Skinner, B. F. (1956). A case history in scientific method. *American Psychologist*, 11, 221-233.
- Small, W. S. (1900). An experimental study of the mental processes of the rat. *American Journal of Psychology*, 11, 133-165.
- Snowdon, C. T. (1983). Ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Annual Review of Psychology*, 34, 63-94.
- Spence, K. W. (1966). Cognitive and drive factors in the extinction of the conditioned eye-blink in human subjects. *Psychological Review*, 73, 445-458.
- Staddon, J. E. R. (1983). *Adaptive behavior and learning*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Review*, 2, 1-109.
- Timberlake, W. (1984). An ecological approach to learning. *Learning and Motivation*, 15, 321-333.
- Vila, J., Colotal, V. A., Miranda, F. y Arzate, R. (1982). Asociaciones intra-senal en la aversión condicionada al tiner. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 8, 57-62.
- Warren, J. M. (1965). The comparative psychology of learning. *Annual Review of Psychology*, 16, 95-118.
- Watson, J. B. (1914). *Behavir. An introduction to comparative psychology*. New York: Holt.
- Watson, J. B. y Lashley, K. S. (1915). Homing and related activities in birds. *Carnegie Institution (Washington)*, 211, 9-60.
- Wilcoxon, H. C., Dragoin, W. B. y Kral, P. A. (1971). Illness-induced aversions in rat and quail: Relative salience of visual and gustatory cues. *Science*, 171, 826-828.
- Yarczower, M. (1984). Behavior and evolutionary progress: Anagenesis, grades, and evolutionary scales. En G. Greenberg y E. Tobach (Eds.), *Behavioral evolution and integrative levels*, (pp. 105-120). Hillsdale: Erlbaum.
- Zeiler, M. D. y Harzem, P. (Eds.) (1983). *Advances in analysis of behaviour. Vol. 3. Biological factors in learning*. New York: Wiley.