

# EL LUGAR DE LA ETOLOGIA EN LAS CIENCIAS DEL COMPORTAMIENTO: UN DEBATE INACABADO

ENRIQUE FONT<sup>1</sup>, FERNANDO COLMENARES<sup>2</sup>  
Y FEDERICO GUILLÉN-SALAZAR<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Depto. de Biología Animal. Univ. de Valencia.

<sup>2</sup> Depto. de Psicobiología. Univ. Complutense de Madrid.

<sup>3</sup> Fac. de Veterinaria, CEU-San Pablo. Moncada. Valencia.

## Resumen

Los intentos por revitalizar la psicología comparada y por limpiar su tradicional mala imagen han dado lugar a una revisión de las relaciones, tanto históricas como actuales, entre la psicología comparada y la etología. En el lugar que antes ocupaban estas dos disciplinas surge ahora la «ciencia del comportamiento animal». Los cuatro «porqués» de Tinbergen proporcionan a esta ciencia sintética un marco de referencia integrador al que, según algunos autores, los etólogos contribuyen con su interés por la evolución y la función del comportamiento mientras que los psicólogos comparatistas hacen lo propio con la causación y el desarrollo del comportamiento. Pero esta visión renovada de las relaciones entre la etología y la psicología comparada, que lleva camino de convertirse en dogma, trivializa las contribuciones de la etología e ignora que ésta contribuyó además al estudio del comportamiento con un cierto talante o «actitud etológica». Esta «actitud etológica», aunque rara vez ha sido definida formalmente, era tan característica del trabajo de los primeros etólogos como los cuatro «porqués» y, a pesar del colapso del edificio teórico de la etología clásica a mediados de los años 1950, sigue hoy tan viva como hace 50 años.

**Palabras clave:** etología, psicología comparada, relaciones interdisciplinarias, perspectiva histórica, actitud etológica, comportamiento animal.

## Abstract

Recent attempts to revitalize comparative psychology and to counter its negative image have brought about a revision of the relationships, current and historical, between comparative psychology and ethology. The merging of these traditional lines of enquiry has given rise to the contemporary «science of animal behavior». Tinbergen's four «whys» provide a unifying theoretical framework for this synthetic enterprise which, according to current wisdom, results from a combination of the ethologists' interest in the function and evolution of behavior with the comparative psychologists' emphasis in its causation and development. However, this view of the relationships between ethology and comparative psychology, which may soon become dogma, misrepresents the contributions of ethology and fails to consider the so-called «ethological attitude». Although rarely defined, the «ethological attitude» was as characteristic of the work of the early ethologists as the four «whys» and, despite the demise of the ethological theory of instinct in the mid 1950s, remains as valid today as it was 50 years ago.

**Key words:** ethology, comparative psychology, interdisciplinary relations, historical perspective, ethological attitude, animal behavior.

## Introducción

Según E.O. Wilson (1977), toda disciplina está acompañada en las primeras etapas de su desarrollo por una «antidisciplina» con la que mantiene una relación de competencia o incluso de abierto antagonismo (e.g., biología molecular *versus* química, biología celular vs. biología molecular, etc.). La relación entre la etología y varias disciplinas psicológicas, en particular la psicología comparada, se ajusta bien a esta descripción. Aunque las raíces de la etología y de la psicología comparada se pueden localizar dentro del campo de la biología, las dos disciplinas siguieron desde muy pronto caminos independientes y los intercambios entre ambas han estado salpicados de sonoros encuentros y desencuentros (Durant, 1986; Klopfer, 1974; Lorenz, 1981; Singer, 1987; Thorpe, 1979). Fruto de esta relación, los manifiestos a favor de una u otra disciplina con frecuencia se han limitado a ensalzar sus ventajas operativas frente a las de la correspondiente antidisciplina y han dado lugar a una serie de mitos relativos a la naturaleza de la etología y de la psicología comparada, a sus orígenes y a su historia. Los psicólogos comparatistas a menudo se nos presentan como un grupo de psicólogos norteamericanos interesados por el estudio del aprendizaje, particularmente de la rata albina, en condiciones de laboratorio. Los etólogos, por su parte, serían zoólogos europeos que estudian insectos, peces y aves, con un énfasis en la observación de comportamientos «instintivos» en el campo y en la evolución del comportamiento (e.g., Tabla 1 en Guillén-Salazar, 1994).

Recientemente, sin embargo, han arreciado los intentos por desmitificar las relaciones, tanto actuales como históricas, entre la etología y la psicología comparada. Estos esfuerzos revisionistas tienen el doble objetivo de limpiar la tradicional mala imagen de la psicología comparada y propiciar un mayor acercamiento entre etólogos y psicólogos comparatistas. Partiendo de una reinterpretación de su historia, nos ofrecen una imagen de la psicología comparada en la que destacan las semejanzas, no las diferencias, entre ésta y la etología. A lo largo de este siglo, los psicólogos comparatistas, se nos informa, han estudiado una gran diversidad de especies, no sólo en el laboratorio sino también en el campo, se han interesado por los comportamientos «instintivos», han mantenido una perspectiva evolutiva, han aplicado correctamente el método comparativo y — otra característica compartida con los etólogos — han sentido un considerable afecto por los animales que estudiaban (Dewsbury, 1989a, 1992a). Desde hace varias décadas, además, las diferencias entre etólogos y psicólogos comparatistas se han reducido hasta el punto de que investigadores formados en estas y otras disciplinas relacionadas colaboran, independientemente de su adscripción académica, en la construcción de una ciencia sintética del comportamiento animal, multidisciplinar e integradora (e.g., Ortega & Acosta, 1983). Esta confluencia de intereses a menudo se resume en el reconocimiento por parte de etólogos y psicólogos comparatistas de que los cuatro «porqués» de Tinbergen (i.e., causación o mecanismos, desarrollo, evolución y función) constituyen los pilares sobre los que debe asentarse el edificio teórico de la ciencia sintética del comportamiento animal (e.g., Dewsbury, 1989b; Snowdon, 1983).

La visión renovada de las relaciones entre la etología y la psicología comparada que acabamos de esbozar ha tenido una acogida muy desigual. La reinterpretación histórica, que puede haber contribuido a mejorar la percepción que algunos psicólogos comparatistas tenían de su disciplina, ha despertado las suspicacias de etólogos, psicólogos comparatistas e historiadores. Unos y otros la critican por considerar que constituye un intento partidista de juzgar el pasado desde la perspectiva privilegiada del presente (Burghardt, 1986; Burkhardt, 1987; Galef, 1987). Las valoraciones acerca de las relaciones entre la etología y la psicología comparada tras la supuesta síntesis entre ambas son, en general, más positivas, y han dado lugar a un auténtico aluvión de publicaciones (e.g., Colmenares, 1996a; Dewsbury, 1989b, 1992a; Gottlieb, 1979; Gray, 1973; Guillén-Salazar, 1994; Hinde, 1982; Mason & Lott, 1976; McFarland, 1976; Ortega & Acosta, 1983; Snowdon, 1983; Timberlake, 1993). La mayoría de los autores opina que,

aunque inacabada y permanentemente amenazada de disolución, una síntesis entre la etología y la psicología comparada es preferible a los enfrentamientos que en el pasado mantuvieron los practicantes de estas dos disciplinas. No falta, sin embargo, quien se resiste a renunciar a sus raíces históricas y aboga por la separación entre la etología y la psicología comparada (véase Wyers et al., 1980).

Desgraciadamente, los intentos por defender la respetabilidad de la psicología comparada y por estimular el acercamiento entre etólogos y psicólogos comparatistas han dado origen a una imagen distorsionada de la naturaleza de la etología. Los esfuerzos deliberados por conciliar estas dos tradiciones históricas y por situar sus contribuciones al mismo nivel han llevado a algunos autores a definir la etología como el estudio de la evolución y de la función o valor adaptativo del comportamiento (e.g., Drickamer & Vessey, 1992; Galef, 1987; Goodenough, McGuire, & Wallace, 1993; Snowdon, 1983). Esta caracterización de la etología permite sugerir que la síntesis entre ésta y la psicología comparada consistió en una mera yuxtaposición de los intereses de los etólogos por estos dos «porqués» con los intereses de los psicólogos comparatistas por los dos «porqués» restantes. A lo sumo, conceden algunos, la etología habría aportado también a la ciencia sintética del comportamiento animal un cierto «enfoque naturalístico» que rara vez se define (e.g., Alvarez, 1994). Aunque atractiva por su simplicidad, esta visión de las relaciones entre la etología y la psicología comparada trivializa las contribuciones de la etología e ignora que ésta aportó también al moderno estudio del comportamiento animal una «actitud etológica» que impregna el trabajo de muchos etólogos y psicólogos comparatistas actuales.

El objetivo de la presente contribución es examinar algunos de los argumentos que han surgido en el debate sobre las relaciones históricas entre la etología y la psicología comparada. Para ello revisamos ideas relativas al estatus actual de estas dos disciplinas y a los acontecimientos históricos que desembocaron en los intentos de síntesis entre ambas en las décadas de 1950 y 1960. Por último, intentamos identificar los principales elementos de la «actitud etológica» a partir de una revisión de la literatura. Aunque muchos investigadores se muestran desinteresados por la historia, es indudable que el debate sobre las relaciones históricas entre la etología y la psicología comparada afecta a nuestra percepción de la naturaleza actual de estas dos disciplinas. Los que no hemos experimentado personalmente los acontecimientos que tuvieron lugar durante la etapa formativa de la etología y de la psicología comparada nos vemos necesariamente forzados a recurrir a las historias escritas de nuestras disciplinas respectivas. Pero una interpretación histórica equivocada puede condicionar nuestra opinión acerca de lo que verdaderamente es importante y entorpecer la comunicación con los practicantes de la antidisciplina vecina (Demarest, 1985). Los esfuerzos por desmitificar las relaciones entre la etología y la psicología comparada han conseguido desterrar algunos mitos, pero en su lugar pueden estar apareciendo otros nuevos. Por encima de las confusiones semánticas y de las disputas territoriales, pensamos que es necesario recordar las importantes contribuciones de la etología al estudio del comportamiento animal.

## **Etología y psicología comparada hoy**

Aunque su nacimiento generalmente se sitúa en torno a las mismas fechas (Jaynes, 1969), el paso del tiempo no parece haber tratado por igual a la etología y a la psicología comparada. La etología moderna es actualmente reconocida como una de las ramas más características e influyentes de la biología (Durant, 1981), especialmente a partir de la concesión en 1973 del premio Nobel a Karl von Frisch, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen (Marler & Griffin, 1973). A pesar de ser una disciplina relativamente joven y de haberse originado a partir de unas pocas

ideas nucleares (Burghardt, 1982; Lorenz, 1981), la etología se ha ganado una merecida reputación como la aproximación más completa al estudio del comportamiento (Burghardt, 1985).

Las opiniones acerca del estatus de la psicología comparada, por otra parte, son mucho más diversas. Algunos vienen entonando desde hace años un réquiem por la desaparición prematura de la psicología comparada a manos de un voraz imperialismo biológico y buscan en la historia los motivos que propiciaron su debacle (e.g., Boice, 1971; Eaton, 1970; Lockard, 1971). Entre los argumentos más citados para explicar el fracaso de la psicología comparada en relación a la etología están su progresivo alejamiento de la biología, la falta de cohesión interna y la ausencia de figuras carismáticas que, como hicieran Lorenz y Tinbergen para la etología, galvanizasen a un gran número de investigadores y dieran unidad y dirección a sus esfuerzos (e.g., Burghardt, 1985; Dewsbury, 1992a; Gottlieb, 1979). Otros, sin embargo, ven en la psicología comparada una disciplina que goza de enorme vitalidad y que alberga un potencial aún mayor de desarrollo futuro.

Entre los que suscriben este último punto de vista destaca Donald A. Dewsbury, un psicólogo comparatista que desde hace años viene ocupándose de la historia de los estudios de comportamiento animal en Norteamérica. Para Dewsbury, la mala imagen de la psicología comparada tiene su origen en la tendencia de muchos investigadores a confundir la psicología comparada con la psicología animal, ignorando que esta última está constituida, en realidad, por tres corrientes netamente diferenciadas. Estas corrientes se corresponderían, en términos generales, con los contenidos de las tres revistas de psicología animal que publica actualmente la American Psychological Association: la psicología comparada (*Journal of Comparative Psychology*), la psicología fisiológica (*Behavioral Neuroscience*) y la psicología orientada al estudio de procesos (*Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*). Muchas de las críticas que tradicionalmente han recaído sobre la psicología comparada serían, según este autor, injustificadas ya que denuncian problemas que afectan al trabajo de otros psicólogos distintos de los auténticos psicólogos comparatistas (Dewsbury, 1984a, 1990, 1992a).

## La «nueva» historia de la psicología comparada

La historia de la psicología comparada que cuentan muchos libros de texto es una letanía de salidas en falso, periodos de franco declive (e.g., el periodo entre las dos guerras mundiales) y frecuentes crisis de identidad, y suele incluir una sórdida crónica de los intercambios, negativos cuando no decididamente hostiles, entre etólogos y psicólogos comparatistas. No obstante, en su libro de historia (1984a) y en varias publicaciones posteriores, Dewsbury ha reinterpretado la historia de la psicología comparada para ofrecernos una versión radicalmente distinta de la que hasta ahora conocíamos. Para Dewsbury, el trabajo de los psicólogos comparatistas ha tenido una *continuidad* histórica desde sus inicios hasta nuestros días y ha estado siempre mucho más próximo al trabajo y concepciones de los etólogos de lo que las historias oficiales dan a entender (Dewsbury, 1989b, 1992a). Esta *afinidad* entre etólogos y psicólogos comparatistas se manifestaría en la coincidencia de sus planteamientos y en el conocimiento que unos y otros tenían de sus trabajos respectivos. Así, Dewsbury proporciona una larga lista de psicólogos comparatistas que citaron en sus publicaciones a von Frisch, Lorenz, Tinbergen, y a los «protoetólogos» norteamericanos Charles Otis Whitman y Wallace Craig (Dewsbury, 1984a). No resulta sorprendente, por tanto, que Dewsbury concluya además que el trabajo de los etólogos es hoy en día indistinguible del de los psicólogos comparatistas, si no de todos, sí al menos del de una casta especial de psicólogos comparatistas «cuyo trabajo combina métodos psicológicos y zoológicos y el estudio de cuestiones sobre la evolución, el desarrollo, la causación y el significado adaptativo del comportamiento» (Dewsbury, 1990, p. xi).

Las tesis de Dewsbury relativas a la *continuidad* de la psicología comparada y a su *afinidad* con los estudios de etología tienen tanto defensores como detractores. Para algunos, Dewsbury ha puesto de manifiesto la verdadera naturaleza de la psicología comparada y le ha devuelto la posición de excelencia que merecía y que tradicionalmente se le había negado (e.g., Bernstein, 1987; Loeches-Alonso, Gil-Burman, & Peláez, 1994). Otros, sin embargo, acusan a Dewsbury de tergiversar deliberadamente la historia y de hacer hincapié únicamente en aquellos acontecimientos que demuestran la modernidad del trabajo de los psicólogos comparatistas y sugieren proximidad a las posturas de los etólogos. Después de todo, argumentan, uno debería aprender de la historia para evitar cometer los errores del pasado, no reescribir la historia con el dudoso propósito de ratificar, o incluso glorificar, el presente (Burghardt, 1986; Burkhardt, 1987). Bennett G. Galef (1987), un psicólogo comparatista, opina que la *continuidad* que Dewsbury cree encontrar entre la psicología comparada del pasado y la actual es un espejismo, y añade:

... los psicólogos comparatistas no necesitan reinterpretar su pasado para justificar su presente o su futuro. Son libres tanto de dar nueva vida a ramas extinguidas de su árbol intelectual como de unir su tradición intelectual a la de otros de quienes se habían mantenido separados durante décadas .... Tenemos una herencia en psicología comparada de la que podemos sentirnos orgullosos .... No necesitamos ni ignorar los avances realizados por aquellos que trabajan en otras tradiciones ni abandonar el intento de examinar las causas próximas y el desarrollo del comportamiento que ha caracterizado la psicología comparada desde los comienzos del siglo XIX. (p. 260)

No cabe duda de que Dewsbury ha realizado una magnífica labor al sacar a la luz aspectos de la historia de la psicología comparada que quizás habían quedado ocultos tras los mitos al uso. Muchas de sus afirmaciones contrastan, no obstante, con las opiniones expresadas por los propios protagonistas en esta historia. Pese a que ahora intente convencernos de lo contrario, fueron precisamente algunos de los que Dewsbury identifica como «héroes» de la psicología comparada los que denunciaron las discontinuidades que experimentó esta disciplina (Beach, 1950; Schneirla, 1946). Con respecto a la *afinidad* entre la etología y la psicología comparada, vale la pena recordar que tanto Lashley, un psicólogo comparatista, como Tinbergen, un etólogo, se refirieron a las diferencias entre sus disciplinas respectivas en sus contribuciones al volumen de traducciones de artículos de etología que editó Claire H. Schiller en 1957. El prefacio, escrito por Tinbergen, empezaba con la frase «Siempre que me encuentro con estudiosos del comportamiento americanos me sorprende la enorme diferencia de enfoque que existe entre ellos y nosotros» (1957, p. xv). Aunque las comparaciones entre la etología y la psicología comparada constituyeron un tema recurrente en su dilatada obra, es preciso reconocer que es posible que en esta ocasión concreta Tinbergen se estuviese refiriendo a la psicología americana en general, sin diferenciar a los psicólogos comparatistas de otros psicólogos animales. Las opiniones de Lorenz (1985), sin embargo, no dejan lugar a dudas:

... no puedo estar de acuerdo con el libro de historia del Dr. Dewsbury [1984a] que parece afirmar que los psicólogos comparatistas han estado haciendo etología durante todo este tiempo. La etología es una ciencia comparativa en el mismo sentido en que lo es la morfología comparada. La etología comparada, por tanto, no podría ni siquiera haber comenzado a existir antes del descubrimiento de algo que pudiera ser comparado en el mismo sentido que los huesos, los dientes o las plumas. (p. xiii)

Eckhard Hess, otro «héroe» de la psicología comparada y uno de los principales cruzados con que contó la etología en Norteamérica, se lamentaba en 1953 en su revisión del estatus de la psicología comparada para el *Annual Review of Psychology* de que en ninguno de los tres primeros volúmenes de esta serie se hiciera mención al trabajo de Lorenz ni de ninguno

de los etólogos europeos (Hess, 1953). Aún así es posible, como dice Dewsbury, que tanto etólogos como psicólogos comparatistas estuviesen al tanto de lo que ocurría al otro lado del Atlántico. De hecho, desde que la etología inició su andadura como disciplina científica allá por los años 1930 los etólogos citaban frecuentemente, y a menudo en términos muy favorables, el trabajo de Schneirla, Beach, Lashley, Lehrman y Hess. El problema, por tanto, no era de desconocimiento. Los etólogos conocían el trabajo de los psicólogos comparatistas pero percibían que tenían que llenar un nicho intelectual que la psicología, en cualquiera de sus formas, había dejado vacante (Beer, 1975; Burghardt, 1973, 1985, 1986).

## La síntesis revisitada

Muchos estarán probablemente de acuerdo con Dewsbury en que el trabajo de los psicólogos comparatistas está hoy en día muy próximo al de los etólogos. Aunque Dewsbury ha acusado a los etólogos de exagerar las diferencias entre la etología y la psicología comparada, han sido justamente etólogos los que con más contundencia se han expresado al respecto de las afinidades entre estas dos disciplinas (e.g., Tinbergen, 1955). Algunos, como Klopfer (1974), han llegado a referirse a la psicología comparada como la «etología americana» (en contraposición a la etología clásica o europea). Hinde (e.g., 1982) ha subrayado en varias ocasiones que la distinción entre etólogos y psicólogos comparatistas actualmente apenas existe. Immelmann y Beer (1989), por su parte, confiesan que es imposible trazar una línea que marque claramente la separación entre la etología y la psicología comparada. Más recientemente, Colmenares (1996a) ha recalcado que las diferencias entre los etólogos o entre los psicólogos comparatistas probablemente no son menores que las que existen entre estas dos disciplinas; el que el trabajo de cualquiera de ellos se considere como psicología comparada o como etología depende más de su adscripción a un determinado departamento universitario que de diferencias sustanciales en el tipo de problemas estudiados, la metodología o los posicionamientos teóricos.

La percepción generalizada de que las semejanzas entre la etología y la psicología comparada pesan hoy más que sus posibles diferencias tiene su origen en la síntesis etológica moderna (o contemporánea, según los autores) que tuvo lugar en las décadas de 1950 y 1960 y que supuso un acercamiento sin precedentes entre las posturas, previamente irreconciliables, de etólogos y psicólogos comparatistas. Este periodo histórico se caracterizó por la celebración de encuentros regulares que facilitaron el conocimiento mutuo entre investigadores de uno y otro lado del Atlántico, conocimiento que en algunos casos se transformó en una relación de afecto y amistad entre los participantes en dichos encuentros (Baerends, 1985/1989; Beer, 1975; Dewsbury, 1989a, 1992a, 1995). Aunque fueron muchos los temas tratados, las discrepancias giraron fundamentalmente en torno a las posturas mantenidas por etólogos y psicólogos comparatistas en el debate naturaleza-ambiente y se concretaron en las críticas, surgidas de las filas de los psicólogos, a la teoría del instinto que hasta entonces habían defendido Konrad Lorenz y Niko Tinbergen (e.g., Lehrman, 1953). Los intercambios entre las dos escuelas, en un primer momento agrios y difíciles, fueron dando paso gradualmente a un mayor entendimiento y a un sentimiento compartido de que tanto etólogos como psicólogos comparatistas participaban en una misma empresa común y podían por tanto beneficiarse de sus aportaciones respectivas (véase Danielli & Brown, 1950; Schaffner, 1955). Tanto Schneirla como Tinbergen se expresaron muy favorablemente acerca de las ventajas que podría reportar el conjugar estos dos enfoques complementarios. Ya en 1946, Schneirla escribía, «Los investigadores europeos tienen mucho que ganar del estrecho contacto con la metodología estadística que se emplea en los laboratorios americanos; y los americanos del movimiento naturalista que se ha mantenido en la psicología animal europea» (p. 316). Algunos años más tarde, Tinbergen (1955) añadió:

... a pesar de las diferencias entre la psicología americana y la etología, las afinidades entre las dos son tan intensas que, si no fuera por razones históricas, los dos campos no habrían tenido nombres distintos. Ambos constituyen intentos muy semejantes de construir una ciencia del comportamiento animal. Ambos comienzan a partir de observables. Ambos han abandonado por completo una tendencia que aún se puede encontrar en la psicología europea, una tendencia hacia el subjetivismo. Ambos aplican esencialmente los mismos métodos que emplean otras ciencias biológicas, naturalmente, con las modificaciones necesarias que requiere el objeto [de estudio] especial. (p. 76)

Los etólogos salieron, en general, más beneficiados que los psicólogos comparatistas de estos intercambios, no porque de la puesta en común se demostrase que sus tesis eran correctas, sino porque supieron asimilar lo mucho de valor que tenían que decir los psicólogos comparatistas. La teoría etológica del instinto no fue, sin embargo, criticada sólo por los psicólogos comparatistas. Los propios etólogos realizaron también una importante labor de autocrítica (e.g., Hinde, 1977; Tinbergen, 1963). Las críticas de los psicólogos comparatistas y las autocríticas de los etólogos sentaron las bases para los posteriores intentos de síntesis entre las dos disciplinas (Hinde, 1970; Marler & Hamilton, 1966) y fueron ingredientes esenciales en la composición de una etología renovada a la que algunos autores se refieren como «etología moderna» (e.g., Barnett, 1981; Burghardt, 1985; Gould, 1982; Hailman, 1982; Tinbergen, 1985/1989).

En contraste, las críticas que los etólogos dirigieron a la psicología comparada (y las no menos abundantes autocríticas de los propios psicólogos comparatistas) no consiguieron alterar la marcha de esta disciplina. Las quejas por la falta de diversidad comparativa formuladas por Schneirla (1946) y más tarde por Beach (1950), por ejemplo, no lograron estimular la aplicación de medidas correctivas por parte de los psicólogos comparatistas. Ambos autores denunciaron a partir de un análisis de la literatura un incremento en la utilización de mamíferos, especialmente ratas, durante el periodo comprendido entre 1910 y 1940. Parece razonable suponer que tanto Schneirla como Beach conocían bien el estatus de su disciplina, no sólo por lo que revelase el análisis bibliométrico, sino también a través de su propia experiencia personal como psicólogos comparatistas. Dewsbury (1984a), sin embargo, argumenta que Schneirla y Beach estaban equivocados porque no supieron distinguir entre los artículos publicados por psicólogos y aquellos publicados por zoólogos, lo que creaba la falsa impresión de que el trabajo de los psicólogos comparatistas había sido, sobre todo en las primeras décadas, más comparativo de lo que en realidad fue (¡luego el trabajo de los psicólogos comparatistas nunca fue realmente comparativo!). A pesar de las protestas de Dewsbury, análisis más recientes han confirmado las conclusiones de Schneirla y de Beach: la rata albina ha sido con mucho la especie preferida por los psicólogos comparatistas y el énfasis en el estudio de unas pocas especies, sobre todo de mamíferos, ha sido una constante en la psicología comparada a lo largo de todo este siglo (referencias en Doré & Kirouac, 1987; véase también Boakes, 1984; Burkhardt, 1987).

Otra objeción dirigida contra la psicología comparada se refería a la afición de los psicólogos comparatistas al laboratorio y su proverbial desapego por los estudios de campo. Dewsbury (1984a, 1989a, 1992a) considera, no obstante, que la caracterización de la psicología comparada como ciencia de laboratorio es parte de su leyenda negra y no se ajusta a la realidad (no obstante, véase Burkhardt, 1987). Los psicólogos comparatistas también llevaron a cabo, como los etólogos, estudios de campo. J.B. Watson, por ejemplo, pasó tres veranos estudiando el comportamiento de los charranos en Bird Key, una de las islas del grupo de las Dry Tortugas, cerca de Florida. Los resultados de este trabajo dieron lugar a dos modestas publicaciones, una de las cuales aparece reproducida en Dewsbury (1984b). No obstante, este trabajo, que Burghardt califica de «admirablemente etológico» (1986, p. 80), no tuvo continuidad en la obra de Watson y su repercusión sobre el resto de la psicología comparada fue aparentemente nula.

Otro de los ejemplos favoritos de Dewsbury es el de Clarence Ray Carpenter, un psicólogo comparatista cuyos estudios de campo sobre el comportamiento de varias especies de primates le han valido la consideración de «padre» fundador de la primatología (Dewsbury, 1989a; véase también Ortega & Acosta, 1983). Dewsbury olvida mencionar, sin embargo, que los trabajos de Carpenter fueron acogidos con indiferencia por sus colegas dentro de la psicología comparada, hasta el punto de que, decepcionado, Carpenter abandonó la psicología comparada a principios de los años 1940 y no regresó a ella hasta mediados de la década de 1960, cuando, debido en parte a los esfuerzos de los etólogos, los estudios de la ecología y el comportamiento de los primates en estado salvaje empezaron a ser verdaderamente apreciados (Burghardt, 1986; Hess, 1985/1989).

Ni las críticas ni los escasos trabajos con una orientación claramente «naturalística» (Lehrman, 1971) tuvieron apenas eco entre los psicólogos comparatistas. Los auténticos psicólogos comparatistas eran pocos y no constituían un grupo coherente; muchos de sus estudiantes se dejaron tentar por la promesa de un atajo hacia leyes generales del comportamiento a partir del estudio del aprendizaje de laberintos en las ratas y sucumbieron a la influencia asfixiante del paradigma conductista dominante en la psicología de mediados de siglo (Burghardt, 1985). A pesar de las voces de alarma, la psicología comparada siguió su marcha inexorable por derroteros que finalmente la llevaron, en opinión de los propios psicólogos comparatistas, al borde de la extinción (Boice, 1971; Eaton, 1970; Gottlieb, 1979; Kalat, 1983; Lockard, 1971; Snowdon, 1983). Paradójicamente, esta extinción logró evitarse en el último momento mediante la alianza de la psicología comparada con su antidisciplina tradicional, la etología. Más adelante surgirían nuevas amenazas, como la amenaza sociobiológica, pero hacia el final de la década de 1960 la síntesis entre la etología y la psicología comparada estaba servida y el tiempo habría de demostrar su utilidad tanto para los etólogos como para los psicólogos comparatistas.

## Los cuatro «porqués» y la ciencia del comportamiento animal

Los esfuerzos por construir una ciencia sintética del comportamiento animal tuvieron, no obstante, un éxito limitado. Para algunos, la síntesis no fue tal síntesis, sino más bien una amalgama, una mezcla escasamente coherente de métodos, conceptos y problemas que hasta entonces habían sido patrimonio exclusivo de etólogos o de psicólogos comparatistas (McBride, 1987; Timberlake, 1993). Otros opinan que las diferencias entre las dos escuelas persisten en la actualidad debido a que la síntesis-amalgama fue incompleta, ya que únicamente se ocupó de dos de los cuatro «porqués» de Tinbergen. El libro de Robert A. Hinde «Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology» (1970, primera edición de 1966) uno de los que más contribuyó, si no a convencernos de que se había producido una síntesis, si al menos a difundir la idea de que ésta era posible, dedicaba únicamente un capítulo a la evolución del comportamiento y otro al estudio de su función, frente a los 15 que se ocupaban de las causas inmediatas del comportamiento y a los nueve dedicados a su desarrollo. El tratamiento preferente que recibieron los dos «porqués» en los que los psicólogos comparatistas tradicionalmente habían desempeñado su labor fue de hecho blanco de los ataques de algunos etólogos que opinaban que el libro de Hinde no reflejaba adecuadamente las contribuciones de su disciplina (véase comentario múltiple en *Anim. Behav.*, 1971, vol. 19, pp. 791-818). El problema ha sido subsanado con creces en los años que han transcurrido desde la publicación del libro de Hinde con la aparición de una abundante literatura dedicada al estudio de los aspectos funcionales del comportamiento (Dawkins, 1976; Krebs & Davies, 1978; Slater & Halliday, 1994; Trivers, 1985; Wilson, 1975). Aunque es obra fundamentalmente de investigadores formados en la tradición etológica, esta literatura se ha beneficiado también de las importantes aportaciones de los psicólogos comparatistas (e.g., Kamil, 1983; Pulliam, 1981; Sherry, Krebs, & Cowie, 1981).



La precaria alianza entre etólogos y psicólogos comparatistas se ha visto recientemente amenazada por las divisiones internas surgidas dentro de estos dos colectivos. La neuroetología, la sociobiología y la ecología del comportamiento son algunas de las subdisciplinas surgidas dentro del seno de la etología, en ocasiones con sus propias revistas especializadas y reuniones independientes del resto. Aunque para algunos es un síntoma inequívoco del vigor de la disciplina, la proliferación de subdisciplinas etológicas puede, si sus practicantes ejercen políticas separatistas, poner en peligro la integridad de la etología (Dawkins, 1989). Dewsbury ha amonestado a los psicólogos comparatistas precisamente por el mismo motivo (Dewsbury, 1989b, 1990). Algunas subdisciplinas particularmente díscolas, como la sociobiología, han llegado incluso a amenazar con fagocitar tanto a la etología como a la psicología comparada (Wilson, 1975). Estas amenazas provocaron una reacción, en gran medida paranoica, entre etólogos y psicólogos comparatistas que, lejos de presentar un frente común, se reagruparon con sus antiguos correligionarios y contestaron a las amenazas separadamente por medio de sendos comentarios múltiples publicados, el de los etólogos en la revista *Animal Behaviour* (1976, vol. 24, pp. 698-718) y el de los psicólogos comparatistas en *American Psychologist* (Wyers et al., 1980; véase también Snowdon, 1983). El tiempo ha demostrado que muchos de los temores de unos y de otros eran injustificados, y tras el revuelo inicial resulta que, como predijo Barlow, ha sido la sociobiología la que se ha reincorporado pacíficamente a la etología, revitalizándola en el proceso (Barlow, 1989; M.S. Dawkins, 1989, 1995; R. Dawkins, 1979).

En el terreno siempre escabroso de la terminología, la síntesis-amalgama fue, ya desde el libro de Hinde, acompañada de la propuesta de sustituir las denominaciones tradicionales de etología y psicología comparada por el término aparentemente más neutral de «comportamiento animal» (Hinde, 1970; McFarland, 1976; Ortega & Acosta, 1983; Timberlake, 1993). Así, la ciencia sintética resultante de la fusión o hibridación de la etología y la psicología comparada se denominaría «ciencia del comportamiento animal» o simplemente «comportamiento animal» y sus practicantes serían, por tanto, «animal behaviorists», una expresión poco elegante en opinión de algunos (Barlow, 1989) y de difícil traducción al castellano. Para Dewsbury (1989b), la denominación «comportamiento animal» se ha utilizado como un término que, a modo de paraguas, daría cobijo a las contribuciones de etólogos y psicólogos comparatistas, representantes de las dos tradiciones sobre las que se cimenta el moderno estudio del comportamiento animal. Sin embargo, la profusión de títulos que contienen alguna permutación de los tres términos (i.e., etología, psicología comparada y comportamiento animal) sugiere que no todos encuentran acogedor el abrigo que proporciona este paraguas o piensan que parte del contenido semántico de los términos originales se ha perdido en la transformación. Además, las denominaciones de etología y psicología comparada se siguen utilizando en los títulos de libros, revistas, sociedades científicas y reuniones de ámbito nacional e internacional (e.g., International Ethological Conference).

A pesar de sus defectos, son muchos los que mantienen su confianza en la síntesis entre la etología y la psicología comparada. Esta confianza está en parte justificada por el empleo de los «porqués» de Tinbergen (1951, 1963), cuatro interrogantes que resumen el tipo de problemas teóricos abordados en el moderno estudio del comportamiento animal (Dewsbury, 1989b; Snowdon, 1983). Los cuatro «porqués» se han convertido en referencia obligada para todos los estudiosos del comportamiento y constituyen el marco integrador que proporciona coherencia a las contribuciones de etólogos y psicólogos comparatistas (Dewsbury, 1992b). Como afirma Hailman (1982), la amplia aceptación de los «porqués» de Tinbergen sugiere, no sólo que existe un consenso en cuanto a su utilidad como principios de organización del estudio del comportamiento, sino también que las cuatro preguntas incluyen a todas las otras preguntas, más detalladas o específicas, que uno pudiera formular acerca del comportamiento animal.

Es alentador que otras disciplinas encuentren también utilidad en la formulación de Tinbergen. Pero la afirmación de que los cuatro «porqués» constituyen también el fundamento teórico de la psicología comparada (*no* de la síntesis-amalgama entre la etología y la psicología comparada; e.g., Bernstein, 1987; Dewsbury, 1989a; Loeches-Alonso et al., 1994) o incluso de la psicobiología (Dewsbury, 1991), tiene visos de apropiación indebida y probablemente hará levantar las cejas a más de un etólogo. Después de todo, muchos consideran que los cuatro «porqués» son una contribución genuinamente etológica. Aunque los cuatro «porqués» tienen muchos e ilustres precursores (Dewsbury, 1992b; Hailman, 1982), Tinbergen fue el primero en aplicarlos a la explicación causal del comportamiento, en «The Study of Instinct» (1951) y más formalmente en un artículo dedicado a analizar los objetivos y la metodología de la etología (1963), no de la psicología comparada ni tampoco de la psicobiología. En cualquier caso, esta confluencia de criterios permite albergar esperanzas con respecto al futuro de las relaciones entre la etología y esas otras disciplinas.

## Un problema de actitud

A pesar de que tanto su alcance como sus posibles méritos siguen siendo objeto de debate, la noción de una síntesis entre la etología y la psicología comparada es cada vez más popular y aparece ya recogida en numerosas publicaciones que a menudo le otorgan la categoría de hecho consumado. Ahora bien, la síntesis, tal y como nosotros la entendemos, no es tanto una situación de hecho como una agenda que debería presidir las relaciones presentes y futuras entre estas dos disciplinas. Por otra parte, el proceso de popularización de la síntesis ha dado lugar a una excesiva simplificación de las relaciones entre la etología y la psicología comparada. Algunas versiones, alimentadas en parte por la «nueva» historia de la psicología comparada, parecen sugerir que la síntesis se reduce a una mera operación aritmética con los cuatro «porqués» de Tinbergen. Así, la ciencia sintética del comportamiento animal sería aquella que reúne las aportaciones de las dos disciplinas tradicionales que, además, contribuyen a ella en régimen de estricta igualdad. Etólogos y psicólogos comparatistas se reparten equitativamente las competencias en cuanto a los cuatro «porqués»: los psicólogos comparatistas se ocupan de la causación y del desarrollo mientras que los etólogos aportan su experiencia en el estudio de la evolución y de la función o valor adaptativo del comportamiento (Drickamer & Vessey, 1992; Galef, 1987; Goodenough et al., 1993; Snowdon, 1983). Pero este discurso simplista y eminentemente conciliador corre el riesgo de introducir nuevas distorsiones en nuestra percepción de las relaciones entre la etología y la psicología comparada. Mientras que los mitos hasta ahora dominantes podían distorsionar la verdadera naturaleza de la psicología comparada, esta visión renovada de las relaciones entre la psicología comparada y la etología tiende a infravalorar las contribuciones de esta última. Con el paso del tiempo los trabajos originales son consultados cada vez menos y los autores recurren a citar fuentes secundarias. Es preciso, por tanto, recordar a las generaciones más jóvenes cuáles fueron las contribuciones de etólogos y psicólogos comparatistas a la construcción de la ciencia sintética del comportamiento animal. Los etólogos *también* tienen una herencia de la que pueden sentirse orgullosos y no debemos permitir que ésta se pierda en aras de la simplicidad o de la reconciliación.

En primer lugar, la caracterización de la etología como el estudio de la evolución y del valor adaptativo del comportamiento no resiste un análisis mínimamente crítico. Si bien es cierto que los etólogos aportaron al estudio del comportamiento un interés por su evolución y valor adaptativo que estaba ausente de los planteamientos de los psicólogos comparatistas, no lo es menos que los etólogos también participaban de la tradicional preocupación de los psicólogos comparatistas por la causación y por el desarrollo del comportamiento. Una parte muy importante del aparato

teórico de la etología clásica, equivocado o no, tenía precisamente que ver con estos dos «porqués», y fue en el terreno de la causación y del desarrollo donde etólogos y psicólogos comparatistas libraron las batallas más importantes en la guerra que culminaría con la síntesis etológica moderna. Los conceptos de estímulo signo, mecanismos desencadenadores innatos y pautas de acción fija surgieron en el contexto de la interpretación etológica de los mecanismos causales del comportamiento. Lo mismo puede decirse de algunos de los modelos más característicos de la etapa clásica de la etología, como el modelo psíquico de Lorenz y el modelo jerárquico de Tinbergen (e.g., Tinbergen, 1951). Con respecto al desarrollo del comportamiento, no podemos ignorar que la impronta o troquelado, una forma de aprendizaje, fue durante mucho tiempo uno de los temas más emblemáticos de la etología (Tinbergen, 1985/1989). De hecho, el trabajo de los etólogos durante las décadas de 1950 y 1960, la época en la que tuvo lugar la síntesis moderna, se orientaba mayoritariamente hacia el estudio de la causación y del desarrollo del comportamiento (Fig. 4.6 en Huntingford, 1991). En los últimos veinte años, sobre todo a partir de la publicación de «Sociobiology» (Wilson, 1975) y de «Behavioural Ecology» (Krebs & Davies, 1978), el énfasis se ha desplazado hacia el estudio de la función o valor adaptativo del comportamiento. Esta tendencia muestra, no obstante, signos de corregirse, y una de las características más acusadas de la etología contemporánea, en lo que supone un auténtico regreso a los orígenes, es el énfasis que pone en la necesidad de integrar información relativa a los distintos «porqués», a los que concede el mismo valor (e.g., Bateson, 1991; Curio, 1994; Davies, 1991; Dewsbury, 1992b; Huntingford, 1993).

En segundo lugar, no debemos ignorar que la etología contribuyó a la ciencia sintética del comportamiento, además de con los cuatro «porqués», con un cierto talante o actitud que se ha dado en llamar la «actitud etológica» (Burghardt, 1973; Hinde, 1977) y que coincide en gran medida con la aproximación o el enfoque etológico de otros autores (Colmenares, 1996b). De hecho, esa actitud etológica podría ser la contribución más importante que la etología ha hecho al estudio del comportamiento (Burghardt, 1973). La actitud etológica estaba ya presente en el trabajo de Lorenz, Tinbergen y de sus asociados, mucho antes incluso de la publicación de «The Study of Instinct». Es posible encontrar trazas de ella también en el trabajo de algunos precursores de la etología, como Gilbert White o el mismísimo Charles Darwin (Beer, 1975). Pero quizás más importante es el hecho de que la actitud etológica no se vió en absoluto afectada por la síntesis entre la etología y la psicología comparada. Durante los intercambios entre etólogos y psicólogos comparatistas que desembocaron en la síntesis moderna, estos últimos dirigieron sus ataques contra el edificio teórico de la etología, *no* contra la actitud etológica que muchos de ellos compartían con los etólogos (Beer, 1975; Dewsbury, 1989a, 1992a). La actitud etológica ha persistido prácticamente inalterada hasta nuestros días y constituye, por tanto, un elemento de continuidad en la historia de la etología. El propio Tinbergen (1985/1989) se refirió a esta cuestión de forma elocuente:

... es una lástima que la generación más joven haya olvidado ya el trabajo original que allanó el camino para sus ideas actuales, ¡así como para el pan suyo de cada día! Esto no es extraño — la gente joven prefiere decir «pero» en lugar de «y» — pero es triste que sean tan pocos los colegas jóvenes que ven la continuidad en la historia de la etología. La continuidad está ahí, a pesar de que en cada etapa puede que hayan existido muchos callejones sin salida, y ciertamente hubo muchas pistas falsas interpuestas en nuestro camino. (p. 455)

La actitud etológica es responsable del «sabor etológico» que caracteriza buena parte de la investigación actual sobre comportamiento animal (Huntingford, 1984). Investigación que, por otra parte, desarrollan investigadores formados en cualquiera de las dos disciplinas tradicionales de etología y psicología comparada. De hecho, la actitud etológica ha sido compartida, al menos en parte, por algunos de los más destacados psicólogos comparatistas que ha dado este siglo,

como Kline, Yerkes, Lashley, Beach y Schneirla (Dewsbury, 1989a, 1992a). En 1973, en el transcurso de una sesión plenaria celebrada durante la XIII Conferencia Etológica Internacional, el etólogo Colin G. Beer se planteaba la curiosa pregunta de si podía considerarse que el entonces recientemente fallecido Daniel S. Lehrman había sido un etólogo. El contenido íntegro de su ponencia se publicó dos años más tarde en la revista *Animal Behaviour* en forma de un delicioso artículo que merecería ser leído por todos los aspirantes a etólogos (Beer, 1975). Lo sorprendente de la pregunta de Beer es que Lehrman, uno de los discípulos aventajados de Schneirla, fue precisamente el que lideró los ataques contra la teoría del instinto de Lorenz-Tinbergen, lo que durante mucho tiempo le granjeó la consideración de enemigo arquetípico de la etología. Su artículo titulado «A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior» (Lehrman, 1953) fue un importante revulsivo para las tesis de los etólogos y representa, en opinión de muchos, uno de los momentos estelares en la historia moderna del estudio del comportamiento animal (Dewsbury, 1992a). Sin embargo, Beer logra convencernos, a través de una narración cargada de reminiscencias personales y de buen sentido etológico, de que tanto Lehrman como su mentor, T.C. Schneirla, estaban imbuidos de la actitud etológica y con el tiempo llegarían a convertirse en dos de los más ardientes defensores de la orientación «naturalística» en el estudio del comportamiento animal (Beer, 1975; véase también Lehrman, 1971):

La etología era, entonces como ahora, más que su teoría; y Lehrman se sintió atraído por la etología por aspectos tales como su énfasis naturalístico, su preocupación por las cuestiones de evolución y adaptación, y su interés por cultivar una morfología comparada del comportamiento. (p. 961)

## La actitud etológica

¿Pero, qué es la *actitud etológica*? La idea de que la etología es algo más que los cuatro «porqués» no es, por supuesto, nueva, aunque pocos son los que se han aplicado a la tarea de intentar aclarar en qué consiste esa cualidad casi indefinible que caracteriza el trabajo de los auténticos etólogos. De entre las varias fórmulas disponibles, la de Burghardt (1973, 1985) es una de las más representativas y ha sido además citada, entre otros, por Dewsbury (1989a, 1992a) que la ha utilizado en varias ocasiones para comparar el trabajo de etólogos y psicólogos comparatistas. La lista que presentamos a continuación está adaptada a partir de Burghardt (1973, 1985), con las adiciones y modificaciones sugeridas por Hinde (1970, 1977, 1982), Lehrman (1971), Beer (1975), Huntingford (1984) y Bateson (1987). Según estos autores, la actitud etológica resulta de la combinación de los siguientes «elementos críticos»:

1) *El estudio de comportamientos relevantes en el contexto de la existencia natural del animal*: los etólogos creen firmemente que los animales deben ser estudiados en condiciones naturales; por este motivo centran su atención en el comportamiento de los animales en su hábitat natural o en ambientes artificiales que permitan la expresión de comportamientos «naturales». El comportamiento es, como cualquier otro rasgo fenotípico, fruto de la selección natural Darwiniana. La selección natural es responsable de que el comportamiento de los animales se encuentre adaptado al ambiente — tanto animado como inanimado — en el que viven y han evolucionado. Ese ambiente es, por tanto, el más adecuado para poner de manifiesto la integración entre el animal y su ambiente, y sólo en él cobra el comportamiento su auténtico significado. Aunque no todos los etólogos trabajan en condiciones naturales, la mayoría intenta interpretar los resultados de su investigación en relación al contexto ecológico al que está adaptada la especie o población animal que está estudiando.

Los psicólogos comparatistas se han defendido de las acusaciones de artificialidad lanzadas contra ellos por los etólogos argumentando que el comportamiento de una rata en un laberinto

es, en cierto sentido, un comportamiento «natural». El comportamiento de una rata recorriendo un laberinto tiene correlatos obvios en el comportamiento de los roedores en estado salvaje y ningún etólogo en su sano juicio se atrevería a dudar de su «naturalidad». Los etólogos objetan, sin embargo, al uso indiscriminado de cajas de Skinner, «shuttle boxes», placas calientes, rejillas electrificadas y, sobre todo, al tipo de preguntas planteadas tradicionalmente por los psicólogos comparatistas (Burghardt, 1986). Las preguntas a las que intenta responder el etólogo surgen de la observación del comportamiento de los animales en su hábitat natural; generalmente es el propio comportamiento de los animales, y no un determinado marco teórico o conceptual, el que proporciona los problemas de estudio.

En el pasado ha existido una acusada tendencia a exagerar el enfoque naturalístico de que hacen gala los etólogos, hasta el punto de que algunos han llegado a caracterizar a la etología como una disciplina exclusivamente «de campo». Sin embargo, el etólogo es tremendamente oportunista y explota en cada momento las posibilidades que ofrecen distintos escenarios para el estudio del comportamiento. Además de permitir responder a distintos tipos de preguntas acerca del comportamiento, los estudios llevados a cabo en el laboratorio y en el campo proporcionan información complementaria. Por otra parte, y como señala Timberlake (1993), no es probable que la evolución haya dotado a los animales de dos repertorios de comportamiento, uno que exhiben en condiciones naturales y otro en cautividad, por lo que parece razonable suponer que incluso en el más artificial de los ambientes el comportamiento de los animales guardará alguna relación con su comportamiento en condiciones naturales.

2) *El énfasis en la importancia de la descripción, especialmente en las primeras etapas de un estudio*: los primeros etólogos ponían mucho énfasis en la necesidad de que cualquier estudio fuese precedido de un periodo de observación y descripción del comportamiento. La observación y la descripción del comportamiento deben ser, según ellos, el punto de partida de toda investigación etológica. En palabras de Tinbergen (1963):

... una cosa que los primeros etólogos tenían en común fue el deseo de retomar como punto de partida un enfoque inductivo, regresar a la observación y la descripción de la enorme variedad de repertorios de comportamiento animal .... En cierto sentido, esta «vuelta a la naturaleza» fue una reacción contra la tendencia dominante en la psicología de aquella época a concentrarse en una pocas especies mantenidas en ambientes artificiales, para formular teorías de carácter general y proceder deductivamente para contrastar estas teorías mediante métodos experimentales. Se ha dicho que, en su afán por entrar en el siglo veinte y convertirse en una ciencia respetable, la psicología se saltó el estadio de descripción preliminar que han atravesado otras ciencias naturales, y en consecuencia fue perdiendo su relación con los fenómenos naturales. (p. 412)

Como ciencia natural que es, la etología atravesó una primera etapa fundamentalmente inductiva. Los primeros etólogos disfrutaban con la tarea de observar y describir minuciosamente el comportamiento de los animales, añadiendo así un dato adicional y de gran importancia, el de su comportamiento, a la historia natural de las especies que estudiaban. Algunos piensan que la información acumulada con el paso de los años justifica el abandono del enfoque inductivo — y con él, de la observación y descripción del comportamiento — en favor de la metodología hipotético-deductiva más en boga hoy en día (Lorenz, 1973). Pero desgraciadamente conocemos con cierto detalle el comportamiento de apenas un puñado de especies. Además, el investigador que aborda por primera vez el estudio de una especie, tanto si su comportamiento ha sido descrito previamente como si no, cometería un grave error si olvidase que la observación paciente de los animales, a ser posible en su ambiente natural, constituye un prelude esencial del análisis científico del comportamiento. Ese periodo de observaciones «preliminares» (Martin & Bateson, 1993) o «de reconocimiento» (Lehner, 1996) no sólo proporciona al investigador la necesaria familiaridad con los animales y con su comportamiento, sino que además le permi-

te reconocer problemas biológicamente relevantes y constituye una fuente de hipótesis acerca de la causación, el desarrollo, la evolución y la función del comportamiento (Huntingford, 1984).

La observación sistemática del comportamiento de los animales no sólo permite describir el fenómeno que se está estudiando. Muchas preguntas interesantes acerca del comportamiento pueden contestarse por medio de la observación. A diferencia de la investigación experimental, en que el investigador manipula las variables de interés, la observación naturalística se basa en el estudio de la variación natural, es decir, aquella que ocurre de forma espontánea en el sistema que se está investigando, sin intervención ni manipulación por parte del observador. Sin embargo, la etología no es, como algunos pretenden, una ciencia puramente observacional. Observación naturalística y manipulación experimental no son más que los extremos de un continuo, y la mejor investigación en etología se caracteriza por una prudente combinación de ambas (Lehner, 1996; Martin & Bateson, 1993). Pero incluso cuando es necesario hacer experimentos, estos deben ir necesariamente precedidos de la observación y de la descripción del comportamiento de los animales, a ser posible en su ambiente natural. Además, los experimentos que eventualmente haya que realizar deberían de ser sencillos y, en la medida de lo posible, llevarse a cabo en el campo (Huntingford, 1984).

3) *La utilización de unidades y medidas del comportamiento adecuadas*: el comportamiento es un flujo constante de posturas y movimientos integrados en un continuo que arranca con el nacimiento del animal y no finaliza hasta su muerte; para poder analizarlo es necesario dividir ese flujo continuo en categorías o unidades claramente identificables, darles un nombre y describirlas adecuadamente. Una de las principales contribuciones de los primeros etólogos consistió en señalar que el comportamiento presenta una estructura lo suficientemente ordenada como para satisfacer el criterio de replicabilidad esencial en cualquier disciplina científica. El comportamiento puede dividirse en unidades discretas — las pautas de comportamiento — que se repiten aproximadamente de la misma manera y que a menudo se suceden las unas a las otras de forma predecible.

El objetivo de muchas de las primeras investigaciones etológicas era producir inventarios de las pautas de comportamiento de distintas especies (i.e., etogramas), «exactamente del mismo modo que el anatomista podría describir laboriosamente los huesos que componen el esqueleto de esos mismos animales» (Huntingford, 1984, p. 1). Pero el proceso de identificación de las unidades de comportamiento es en gran medida arbitrario. Muchos comportamientos no presentan «líneas de sutura» naturales y su identificación plantea problemas similares a los que surgen a la hora de distinguir especies en taxonomía o unidades fenotípicas en el estudio de la evolución (e.g., Lewontin, 1979). Las unidades de comportamiento no tienen existencia propia, independiente del observador; más bien son un reflejo de sus hipótesis y expectativas con respecto al comportamiento. Debido a la variabilidad del comportamiento y a la arbitrariedad inherente a la identificación de unidades, distintos observadores no siempre coinciden en una determinada segmentación del comportamiento. Los etólogos tienen una bien merecida reputación por la atención tan extraordinaria que han prestado al desarrollo de métodos sistemáticos y rigurosos para describir y para clasificar el comportamiento de los animales (véase más abajo). No obstante, el número de publicaciones dedicadas a analizar el problema de la identificación de unidades de comportamiento es relativamente escaso (Barlow, 1968; Dawkins, 1983; Drummond, 1981; Fassnacht, 1982; Fentress, 1990; Hutt & Hutt, 1970; Lehner, 1996; Lorenz, 1959/1970b; Marler & Hamilton, 1966; Martin & Bateson, 1993; Sackett, 1978; Slater, 1978). En la práctica, la conveniencia de un determinado esquema de segmentación depende más de los objetivos del estudio que de propiedades inherentes al comportamiento, y muchas de las incertidumbres relativas a los límites y el tamaño de las unidades de comportamiento se disipan

a medida que el observador va adquiriendo familiaridad con la especie objeto de estudio (Schleidt, Yakalis, Donnelly, & McGarry, 1984).

En 1906, Herbert Spencer Jennings escribió:

Todo organismo posee ciertas formas características de actuación, que están condicionadas en gran medida por su estructura corporal y que limitan sus acciones en todo tipo de condiciones ... Generalmente es posible determinar con cierto grado de perfección los diversos movimientos que un organismo tiene a su disposición. Estos forman por regla general un sistema coordinado, que hemos denominado ... el sistema de acción. (p. 300)

El sistema de acción de Jennings pronto se transformó en el etograma de los etólogos, y tanto Lorenz como Tinbergen reiteraron numerosas veces a lo largo de su carrera la recomendación de Jennings de que «en el estudio del comportamiento de cualquier organismo, el primer requisito para el entendimiento es trazar el sistema de acción» (Jennings, 1906). Aunque los manuales de etología rara vez dejan de mencionar la importancia de la descripción en general y de los etogramas en particular, cada vez es menos frecuente encontrar etogramas en las principales revistas de etología. Dado el esfuerzo que supone su elaboración, la mayoría de los etogramas que aparecen en la literatura son en realidad etogramas parciales («catálogos», Lehner, 1996), y aún no disponemos de etogramas — ni tan siquiera parciales — para muchas de las especies que se utilizan habitualmente en el estudio del comportamiento (Leonard & Lukowiak, 1985; Schleidt et al., 1984). Sin embargo, y a pesar de alguna protesta ocasional (e.g., Gordon, 1985), la identificación de unidades de comportamiento y la confección de etogramas siguen siendo requisitos indispensables para el estudio etológico:

La contribución que perdura es el método de trabajo que considera que el flujo constante de comportamientos está compuesto por comportamiento que varía de forma relativamente continua (el antiguo comportamiento apetitivo) y por pedazos de comportamiento relativamente estereotipado (el descendiente del comportamiento consumatorio). El nombrar estos últimos, los pedazos, MAPs, o lo que sea, y tratarlos como unidades, es lo que todavía caracteriza gran parte del trabajo actual sobre comportamiento. (Barlow, 1989, p. 13)

Los etólogos no inventaron, por supuesto, la descripción del comportamiento, pero — y en esto se diferencian de los primeros naturalistas y de los autores de las antiguas descripciones de animales — pusieron mucho énfasis en la necesidad de separar descripción e interpretación (Burghardt, 1973). Los etólogos reconocen la existencia de dos métodos generales para describir las unidades de comportamiento. La descripción empírica, física o estructural atiende a la topografía o forma del comportamiento; es una descripción en términos de posturas y movimientos, e incluye detalles relativos a su intensidad, frecuencia o estructura temporal. La descripción funcional o descripción por consecuencia se basa en la consideración de la función del comportamiento, a menudo entendida como las consecuencias inmediatas o a corto plazo del comportamiento para el propio animal que lo realiza, para otros animales de su misma o de distinta especie, o para el ambiente (Hinde, 1970, 1982; Lehner, 1996; Martin & Bateson, 1993). Sin embargo, la función del comportamiento puede también referirse a las ventajas, en términos de eficacia biológica, que confiere un determinado comportamiento (Hailman, 1976b; Houston & McNamara, 1988; Jamieson, 1986; Krebs, 1976), o más específicamente, a aquella o aquellas consecuencias beneficiosas en virtud de las cuales la selección natural actúa para mantener el comportamiento en cuestión (Gould & Vrba, 1982; Williams, 1966). Estos usos del término función corresponden a lo que Hinde (1975, 1982) ha denominado función en sentido débil y función en sentido fuerte, respectivamente. A pesar de que ambos métodos de descripción presentan tanto ventajas como inconvenientes, la descripción funcional ha sido tradicionalmente

blanco de las críticas de los etólogos debido a que la atribución de significado funcional a un comportamiento encierra, al menos en las primeras fases de un estudio, un elemento de interpretación. La función de un comportamiento no siempre resulta evidente, y muchos comportamientos pueden tener más de una función (Hinde, 1982; Huntingford, 1984). La descripción funcional entraña, por otra parte, serios riesgos, como el de asumir prematuramente que una determinada consecuencia del comportamiento es su verdadera función. Además, una interpretación funcional errónea puede viciar el análisis posterior del comportamiento (Lorenz, 1959/1970b; Schneirla, 1950).

No obstante, la objetividad de la descripción del comportamiento en términos de su forma física es más aparente que real, y el ideal del observador libre de prejuicios registrando fielmente el comportamiento de los animales es inalcanzable en la práctica. Con su peculiar estilo, Lorenz (1950) enunció lo que Colin Beer y otros han denominado «la doctrina de la inmaculada percepción»: «Hay una ley inviolable de la ciencia natural inductiva según la cual ésta tiene que *comenzar* con la observación pura, totalmente exenta de cualquier teoría preconcebida e incluso de cualquier hipótesis de trabajo» (p. 232). Pero incluso la más aséptica de las descripciones, referida exclusivamente a las posturas y movimientos observados y exenta de cualquier interpretación preconcebida acerca de su significado funcional, es en gran medida subjetiva. La descripción del comportamiento nunca es completa; toda descripción implica la pérdida o rechazo de información. El observador actúa como un filtro que selecciona información a distintos niveles, desde los segmentos que decide identificar como unidades de comportamiento hasta los detalles que incluye en su descripción. Millikan (1993), por ejemplo, ha sugerido que, tanto si los describen por su función como por su forma, los etólogos se fijan preferentemente en comportamientos que parecen tener una función, e ignoran aquellos que aparentemente no la tienen. La mera selección de información ya constituye una interpretación; muchos errores pueden evitarse, según Drummond (1981), si el observador es consciente de su papel en el proceso de selección de información.

La función de un comportamiento puede determinarse experimentalmente (Drummond, 1981; Hinde, 1982), con lo que las objeciones relativas a la utilización de uno u otro método de descripción desaparecen. No obstante, el consenso entre los especialistas es que los comportamientos deben describirse inicialmente atendiendo a su forma física (Huntingford, 1984). A medida que progresan las observaciones y el observador adquiere familiaridad con el comportamiento de la especie objeto de estudio las descripciones iniciales se van refinando y pueden ser substituidas por descripciones funcionales. En general, los etogramas incluyen una mezcla de descripciones de los dos tipos. Pero dado que la función de los comportamientos rara vez es objeto de comprobación experimental o de otro tipo, las descripciones funcionales que generalmente contienen los etogramas no reflejan más que la función supuesta o probable del comportamiento.

4) *El interés por el estudio de un amplio rango de especies y de comportamientos*: una de las diferencias más frecuentemente citadas entre la etología y la psicología comparada se refiere a la diversidad de especies animales estudiadas por los especialistas de una y otra disciplina (Dewsbury, 1992a; Doré & Kirouac, 1987). Los psicólogos comparatistas han centrado tradicionalmente sus esfuerzos en el estudio de unas pocas especies, especialmente estudiantes universitarios y versiones domesticadas de algunos mamíferos roedores y palomas, mientras que los etólogos han utilizado un mayor número de especies en sus investigaciones. No obstante, es posible encontrar ejemplos de psicólogos comparatistas que han trabajado con organismos muy diversos, desde protozoos hasta primates (Dewsbury, 1992a), y los etólogos están todavía lejos de alcanzar su objetivo de estudiar el comportamiento de *todos* los grupos zoológicos (Thorpe, 1979). Actualmente disponemos de más trabajos de etología dedicados al estudio del comportamiento de los vertebrados que de los invertebrados (a pesar de que los primeros representan apenas el 4% de las especies animales conocidas), y entre los vertebrados,



las aves y los mamíferos han recibido una atención desproporcionada en comparación con los peces, los anfibios o los reptiles (Doré & Kirouac, 1987).

Tanto los etólogos como los psicólogos comparatistas han estado generalmente de acuerdo en que el estudio del comportamiento de un amplio rango de especies hace posible la búsqueda de principios generales del comportamiento. Sin embargo, mientras que los etólogos han hecho del estudio de la diversidad del comportamiento animal un fin en sí mismo, para muchos psicólogos comparatistas los animales sólo son útiles en la medida en que su comportamiento pone de manifiesto leyes generales cuya importancia deriva de su aplicabilidad a un gran número de especies y, en último término, al hombre (Lehrman, 1971; Lockard, 1971). Hull (1945), por ejemplo, escribió:

La teoría de la ciencia natural del comportamiento desarrollada por el presente autor y por sus asociados asume que la totalidad del comportamiento de los individuos de una determinada especie, y el de todas las especies de mamíferos, incluido el hombre, tiene lugar según el mismo conjunto de leyes primarias. (p. 56)

Uno de los principales obstáculos para el desarrollo teórico de la psicología comparada ha sido su tendencia a considerar a determinados animales como «típicos» o representativos: la carpa dorada como representante de todos los peces, la paloma de las aves, la rata de los mamíferos, el macaco rhesus de los primates no-humanos, etc. Esta forma de proceder encontró apoyo en las ideas de Thorndike relativas a la generalidad de los procesos de aprendizaje en distintas especies animales (e.g., Boakes, 1984) y contribuyó decisivamente a eliminar la perspectiva comparativa del estudio «comparado» del aprendizaje (véase más abajo). Algunos, como Tolman, llegaron a considerar seriamente la posibilidad de que el comportamiento de una rata aprendiendo un laberinto pudiera ser representativo del comportamiento no social de virtualmente todas las especies animales (Burghardt, 1986; véase Tolman, 1987). Como consecuencia, la elección por parte de los psicólogos comparatistas de una determinada especie animal a menudo se ha basado en motivos de tradición, conveniencia o accesibilidad antes que en consideraciones relativas a su comportamiento. Por el contrario, los etólogos se han ocupado del comportamiento de una gran variedad de animales y aunque algunos, como Lorenz, utilizaron animales domésticos en sus investigaciones, en general han desterrado el uso exclusivo de especies domesticadas (Burghardt, 1973).

El comportamiento animal incluye fenómenos muy diversos que pueden localizarse en función de su complejidad en distintos puntos a lo largo de un hipotético eje molar-molecular (Colmenares, 1996b; Lehner, 1996; Martin & Bateson, 1993; Sackett, 1978). Los etólogos se caracterizan por estudiar el comportamiento en toda su complejidad, desde comportamientos «moleculares» como posturas, movimientos o expresiones faciales hasta categorías de comportamiento más «molares» como la agresión, los cuidados parentales o la cooperación (Burghardt, 1973; Hinde, 1977). Evidentemente, el grado de detalle con que uno estudia el comportamiento ha de ser adecuado al problema con que uno se enfrenta (Martin & Bateson, 1993). El único requisito que impone el etólogo es que los problemas de estudio deben abordar el análisis de algún comportamiento que sea relevante para el animal, independientemente de que, además, dicho problema pueda o no ser de interés directo para avanzar en la comprensión del comportamiento humano.

5) *El empleo del método comparativo*: históricamente, uno de los rasgos más distintivos de la etología ha sido su insistencia en la utilización del método comparativo (Baerends, 1958; Beer, 1980; Burghardt & Gittleman, 1990; Hinde & Tinbergen, 1958; Lorenz, 1950, 1981; Robinson, 1991; Tinbergen, 1959a, 1959b). Para muchos, la etología es, ante todo, «etología comparada», aunque en la actualidad rara vez se utiliza esta denominación dado que la perspectiva comparativa se ha extendido a toda la biología (Barrows, 1995; Harvey & Pagel, 1991). Etólogos

y psicólogos comparatistas han interpretado de diferente manera el calificativo «comparativo». Formados como biólogos, los primeros etólogos trasladaron al estudio del comportamiento el método comparativo tradicionalmente empleado en los estudios de taxonomía y de anatomía comparada. Los etólogos estaban interesados tanto en las semejanzas como en las diferencias entre organismos, y su principal objetivo era reconstruir el curso de la evolución del comportamiento y elucidar las relaciones filogenéticas entre distintos taxones utilizando caracteres de comportamiento (Barlow, 1989; Beer, 1975; Burghardt & Gittleman, 1990). Así, para los primeros etólogos, «comparativo» era un adjetivo intimamente ligado a un marco de referencia evolutivo basado en la anatomía comparada del siglo XIX (Burghardt & Gittleman, 1990). La utilización de unidades discretas de comportamiento y en particular de exhibiciones estereotipadas, que para los etólogos gozaban del mismo estatus que las estructuras morfológicas, les llevó a enfatizar las comparaciones entre especies estrechamente emparentadas y la identificación de homologías de comportamiento:

Quando hablamos de anatomía «comparada» o etología «comparada», el adjetivo adquiere una connotación muy especial. No se refiere simplemente a la comparación de las semejanzas y diferencias que existen entre distintas especies de animales, en sus formas corporales o en sus comportamientos — como asumieron erróneamente los científicos que se apropiaron del término para utilizarlo en el título del *Journal of Comparative Psychology*. La ciencia comparada representa un intento de reconstruir, a partir de la distribución de semejanzas y diferencias entre las criaturas vivas, los trayectos por los que ha discurrido su evolución .... La investigación etológica tuvo su origen en el hecho de que hay ciertas secuencias de comportamiento que son tan fiables como características de especies, géneros y unidades taxonómicas superiores como lo son cualquiera de las características morfológicas utilizadas en anatomía comparada. A ellas es igualmente aplicable el concepto de *homología*. (Lorenz, 1981, p. 72)

No obstante, la utilización de caracteres de comportamiento para establecer filogenias fue criticada por algunos de los discípulos de Schneirla (e.g., Atz, 1970), que argumentaron que el comportamiento era demasiado variable y modificable por la experiencia como para permitir las mismas conclusiones que se obtienen con caracteres «reales» como los huesos. Asimismo, los críticos dudaban de que fuera posible aplicar el concepto de homología a los caracteres de comportamiento. Los etólogos identificaban como homólogos los comportamientos que presentaban una topografía similar en distintas especies (Heinroth, 1930/1985) y carecían de una metodología adecuada para abordar los problemas de la semejanza debida a convergencia o paralelismo, endémicos en cualquier estudio que busque el establecimiento de homologías (Barlow, 1989; Burghardt & Gittleman, 1990). Como resultado, el concepto de homología de comportamiento se convirtió en un auténtico nudo gordiano que precipitó el abandono de las comparaciones filogenéticas y el consiguiente eclipse del estudio de la evolución del comportamiento en etología (Brooks & McLennan, 1991; Burghardt & Gittleman, 1990). Actualmente, sin embargo, estamos asistiendo a un resurgimiento de este tipo de estudios a partir de la aplicación a la evolución del comportamiento de métodos y conceptos derivados fundamentalmente del campo de la sistemática filogenética o cladismo (Gittleman, 1989; Gittleman & Decker, 1994; Harvey & Pagel, 1991; Martins, 1996).

Por su parte, los psicólogos comparatistas optaron por un enfoque reduccionista y antropocéntrico en el que el principal objetivo era la explicación evolutiva de las capacidades mentales únicas que posee la especie humana (Doré & Kirouac, 1987; Epstein, 1987; Médioni, 1987; Staddon, 1989; Tolman, 1987; véase también Macphail, 1987). Para los psicólogos comparatistas, únicamente las semejanzas eran realmente interesantes por cuanto sólo éstas podían revelar rasgos comunes en el comportamiento de distintas especies. Aunque no negaban su existencia, las diferencias entre distintos taxones eran generalmente descartadas como irrelevantes, el

resultado de diferencias en el equipamiento sensorial o de la adaptación a condiciones ecológicas peculiares. Las técnicas, principios o conceptos aplicables a un amplio rango de especies, argumentaban, tienen más poder explicativo que los que dependen de las peculiaridades del comportamiento de unas pocas especies (Lehrman, 1971). En manos de los psicólogos comparatistas, el método comparativo quedó reducido a un mero problema de situar algunas especies «representativas» de clases enteras de animales en una escala filogenética que presumiblemente ilustraría una tendencia general al incremento progresivo de la capacidad de aprendizaje, la percepción, la inteligencia, la organización cerebral u otras variables (Burghardt & Gittleman, 1990; Lockard, 1971; Zeigler, 1973). Este uso del método comparativo, basado en una concepción equivocada del proceso evolutivo, suscitó numerosas e importantes críticas (Hodos & Campbell, 1969; Lockard, 1971) que, sin embargo, no lograron desterrarlo completamente de la psicología comparada (Campbell & Hodos, 1991; Hodos & Campbell, 1990).

El método comparativo hace obviamente referencia a la necesidad de comparar, pero no existe un consenso universal acerca de lo que debemos comparar o del tipo de comparación más adecuado en cada caso. Los primeros etólogos ponían el énfasis en la comparación de comportamientos similares en especies estrechamente emparentadas y en el descubrimiento de homologías de comportamiento (Lorenz, 1941/1970a; McKinney, 1975; Wickler, 1961, 1973; no obstante, véase Lorenz, 1974). Actualmente, sin embargo, se ha ampliado enormemente el rango de comparaciones posibles. Timberlake (1993) ha propuesto, siguiendo a Hailman (1976a), una clasificación de los distintos tipos de comparaciones que se pueden llevar a cabo en etología y en psicología comparada en función del grado de afinidad genética o ecológica entre los organismos comparados y distingue entre comparaciones protoevolutivas, ecológicas, filogenéticas y microevolutivas.

6) *La adopción de una perspectiva evolutiva*: un importante ingrediente de la actitud etológica, fruto de las hondas raíces biológicas de la etología, es la tendencia a estudiar el comportamiento dentro del marco teórico que proporciona la teoría sintética de la evolución:

... la observación detallada de los movimientos que los animales exhiben en sus hábitats naturales y la aplicación de la teoría evolutiva a dicho comportamiento es la que dió a la etología su sabor especial y que todavía tiende a caracterizar la manera en que los zoólogos estudian el comportamiento de sus sujetos. (Huntingford 1984, p. 2)

La perspectiva evolutiva otorga unidad y coherencia al moderno estudio del comportamiento (Lockard, 1971; Mason & Lott, 1976), y éste, a su vez, ha contribuido de manera decisiva a los avances en la comprensión del proceso evolutivo. El propio Darwin desempeñó un papel absolutamente crucial al objetivar el estudio de los instintos y destacar el comportamiento de los animales antes que las fuerzas que lo impulsan o su origen divino. En «*The Origin of Species*» Darwin abordó el estudio de algunos fenómenos desconcertantes, como la presencia de castas no reproductoras en los insectos o la existencia de hormigas esclavistas, con argumentos sorprendentemente modernos y subrayó que, para que su teoría resultara convincente, estos y otros comportamientos deberían de ser explicables mediante un proceso evolutivo gradual de selección natural. En sus obras posteriores, Darwin extendió la perspectiva evolutiva a la especie humana y subrayó las semejanzas entre el comportamiento del hombre y el de los animales, abriendo la caja de Pandora de las disputas instinto vs. inteligencia y levantando vientos que aun hoy siguen soplando con fuerza (Beer, 1983; Burghardt, 1985; Burkhardt, 1983; Ghiselin, 1973; Lockard, 1971).

Durante la década de 1930, aproximadamente en la misma época en la que tuvo lugar la «síntesis etológica clásica» (Burghardt, 1985; Durant, 1981), quedó sellada la fusión entre la genética mendeliana y la teoría evolucionista de Darwin. Esta fusión, de la que ambas disciplinas salieron reforzadas, dio lugar a la teoría sintética de la evolución, es decir, la que desarrolla

las ideas de Darwin a la luz de la genética. Durante la década de los años sesenta tuvo lugar una segunda revolución en el campo de la biología evolutiva. Esta segunda revolución giraba en torno a dos formas de reinterpretar el proceso evolutivo (Cronin, 1991). Por un lado se inició el debate, que continúa hasta nuestros días, relativo a las unidades de selección: mientras que el lugar de honor en la teoría darwiniana clásica lo ocupaba el organismo individual, ahora empezaba a prestarse atención al papel de otras unidades, particularmente el gen, en el proceso evolutivo (e.g., Dawkins, 1976). Por otro lado, el comportamiento, sobre todo el comportamiento social, de los organismos, descuidado por el darwinismo tradicional (aunque no por Darwin), empezaba a restar protagonismo a la morfología en las explicaciones evolutivas. Muchas de las ideas de esta segunda revolución darwiniana habían sido anticipadas por autores como R.A. Fischer, J.B.S. Haldane y Sewall Wright. Sin embargo no empezaron a hacer sentir su impacto en el pensamiento evolutivo hasta mediados de la década de los sesenta (e.g., Williams, 1966). Aunque algunos han proferido acusaciones de que el darwinismo que emergió de esta segunda revolución no es fiel ni a la letra ni al espíritu del (neo)darwinismo ortodoxo (e.g., Sahlins, 1976), sus protagonistas, muchos de ellos etólogos (e.g., William D. Hamilton, Richard Dawkins, John Krebs, Robert Trivers), defienden que las nuevas ideas no son en realidad tan nuevas, sino que ya habían sido anticipadas por la teoría de Darwin pero no habían recibido suficiente atención hasta entonces (Dawkins, 1978). Estas ideas, nuevas o no, influyeron de manera decisiva en el curso que los estudios de comportamiento animal seguirían hasta nuestros días (Cronin, 1991).

Algunos psicólogos comparatistas se han lamentado de que su disciplina perdiera pronto el contacto con la biología tan característico de la psicología comparada en sus orígenes, y achacan los fracasos de la psicología comparada a su carencia de un marco teórico unificador equivalente al de la teoría de la evolución. Para el psicólogo comparatista Gilbert Gottlieb (1979), «si los psicólogos se hubieran mantenido fieles a su tradición intelectual original, en la que el pensamiento biológico ocupaba un lugar prominente, no habría habido necesidad ni lugar para la disciplina de la etología» (p. 163). Hodos y Campbell (1969) advirtieron a los psicólogos comparatistas del peligro que encerraba el formular teorías que no fuesen consistentes con la teoría de la evolución. El título de su artículo «Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology» hacía referencia precisamente a las deficiencias teóricas de la psicología comparada, deficiencias que, en opinión de estos autores, sólo podrían subsanarse convirtiendo a la teoría de la evolución en el fundamento teórico de la psicología comparada. Unos años más tarde, Lockard (1971) animaba a los estudiantes de psicología comparada a buscar una instrucción formal en distintas áreas de la biología, como la genética, la biología del desarrollo, la ecología y la evolución, mientras que Tolman (1987) afirmaba:

Dado que absolutamente todo lo que puede encuadrarse dentro de la ciencia de la psicología está asociado con un organismo biológico, y éste es, como todo organismo, un producto del proceso evolutivo, ésto nos debería conducir a la conclusión de que la teoría de la evolución, o algún aspecto especial de ella, también debería emplearse como la teoría marco de la psicología. (p. 289)

7) *La atención a los distintos niveles de análisis:* para muchos autores, una característica peculiar de la etología sería la integración de información procedente de diversos niveles de análisis (e.g., Bateson, 1987, 1991; Colmenares, 1996b; Hinde, 1977, 1982; Lehner, 1996; Schleidt, 1981). La mayoría de los etólogos que se refieren a esta cuestión, sin embargo, emplean el concepto de nivel de modo intuitivo, lo que se traduce en una cierta ambigüedad a la hora de especificar qué niveles son competencia de la etología.

En el estudio de sistemas complejos como los seres vivos, comúnmente asumimos que existe una estructura jerárquica de niveles de organización o complejidad, «desde los átomos y las

moléculas, pasando por las células, tejidos, organismos individuales, poblaciones, comunidades y ecosistemas, hasta la totalidad de la vida sobre la tierra» (Ayala 1974/1983, p. 9). Los niveles de organización no son sino colecciones de objetos que comparten ciertas propiedades y leyes. Cada nivel de organización se corresponde aproximadamente con los límites de las disciplinas científicas tradicionales: física, química, bioquímica, biología celular, anatomía, fisiología, etc. El concepto de nivel es esencialmente metodológico y epistemológico; los niveles *no* son ontológicamente distintos y, de hecho, sus objetos de estudio pueden ser idénticos. En la práctica, los niveles proporcionan una justificación para la división social del trabajo entre los investigadores (Rose, 1981). Ahora bien, si los objetos se agrupan en niveles, entonces los métodos adecuados para estudiar los objetos de un cierto nivel pueden no servir para estudiar objetos de otro nivel. Cada nivel de organización, al estar caracterizado por propiedades y leyes peculiares, requiere su propio «nivel de análisis» y debe ser estudiado en sí mismo (Bunge, 1989). La mayoría de las disciplinas biológicas se concentran en el estudio de objetos pertenecientes a un solo nivel de organización; otras, como la etología, hacen gala de estudiar un fenómeno, en este caso el comportamiento, en distintos niveles de organización. Por ese motivo puede resultar confuso emplear, como hacen algunos autores, los nombres de las disciplinas para designar niveles (e.g., el nivel biológico, el nivel psicológico) en lugar de referirse a ellos por los objetos que los integran.

El nivel de análisis en el que trabaja el etólogo es el nivel organizmico, i.e., el nivel del individuo, o más concretamente el de un aspecto del fenotipo de éste, como es el comportamiento (e.g., Hinde, 1977; Schleidt, 1981). Sin embargo, para comprender lo que ocurre en el nivel organizmico, el etólogo hace incursiones en otros niveles, tanto infraorganismicos como supraorganismicos. Además, el etólogo está convencido de la necesidad de mantener un tráfico bidireccional de ideas entre los distintos niveles de análisis. Numerosos autores han hecho hincapié en esta concepción bidireccional o dialéctica de la relación existente entre los distintos niveles de análisis. En relación a la neuroetología, Bateson (1987) dice:

... el reconocimiento de que pueden plantearse preguntas adecuadas en cada nivel no significa que una vez encontrados los agujeros para las palomas estas no tengan que arrullarse las unas a las otras. No es solo que el análisis del comportamiento pueda llevar al análisis de sucesos neurales, sino también que la neurobiología debería rendir fruto sugiriendo la dirección que deben seguir los estudios de comportamiento. (pp. 301-302)

En la misma línea que Bateson, Fentress (1991) discute la conveniencia de buscar un «equilibrio reverberante entre el análisis y la síntesis» en el estudio de los substratos neurales del comportamiento. Por su parte, Hinde (1982) nos recuerda la necesidad de tener también en cuenta los niveles supraorganismicos para comprender el comportamiento de los individuos que forman parte de grupos sociales:

... el comportamiento posee propiedades emergentes que no se encuentran en las neuronas, y cada uno de los niveles sucesivos de interacciones, relaciones interindividuales y estructura social posee propiedades añadidas, propiedades que simplemente no son aplicables al comportamiento de individuos aislados. La competencia y el altruismo, asuntos de importancia crucial para entender la estructura social, pueden únicamente aplicarse a una diada o a un grupo, no a un individuo. Y sin embargo dichas propiedades tienen consecuencias funcionales para los individuos. (p. 153)

Aunque el etólogo acostumbra a cruzar las fronteras entre niveles, su punto de referencia siempre es el organismo. A partir de él, realiza incursiones hacia arriba (niveles supraorganismicos) y hacia abajo (niveles infraorganismicos), con un objetivo último muy concreto: incorporar la información complementaria aportada por el estudio de los distintos niveles y obtener así una visión holista e integradora del comportamiento del organismo.

Algunos, como Sherman (1988; véase también Alcock, 1993; Alcock & Sherman, 1994; Holekamp & Sherman, 1989; Sherman & Alcock, 1993), utilizan la expresión «niveles de análisis» para referirse a los cuatro «porqués» de Tinbergen. Esta acepción es contraria a la aceptada por la mayoría de los autores y sugiere además que los cuatro «porqués» pueden ordenarse jerárquicamente, unos por encima de los otros (Dewsbury, 1992b). Sin embargo, la formulación de los «porqués» supone no sólo el reconocimiento de la existencia de cuatro parcelas legítimas para el estudio del comportamiento, sino también la aceptación de que todas son igualmente importantes y de que es necesario integrar los resultados de la investigación en cada una de dichas parcelas con los obtenidos en el estudio de las restantes (Tinbergen, 1963).

Una de las consecuencias que favorece la investigación en distintos niveles adoptada por el etólogo es la interdisciplinariedad. Ya en 1951, Tinbergen se refirió en «The Study of Instinct» a la importancia que para la etología tenía su relación con otras disciplinas, entre las que mencionó a las fisiologías sensorial y muscular, la neurofisiología, la endocrinología, la genética, la embriología, la paleontología, la taxonomía, la evolución, la ecología y la sociología. No obstante, ha sido Robert Hinde el etólogo que más importancia ha dado a este aspecto de la etología y el que más esfuerzos ha dedicado a la búsqueda de contactos con otras disciplinas biológicas y con las ciencias sociales humanas (Hinde, 1982, 1987, 1991). Para Hinde, uno de los logros más importantes de la etología ha sido precisamente el establecimiento de «cabezas de puente» con otras disciplinas. En 1982, refiriéndose a una publicación suya anterior, escribió:

Tenía la sensación [en 1959] de que estas relaciones con otras disciplinas eran algunos de los aspectos más importantes de la etología. Me pareció que la vitalidad de la etología no dependía tanto de los intentos por construir un sistema autosuficiente del tipo que estaba en boga en la psicología de la época, sino de los «intentos por establecer cabezas de puente para colaborar con investigadores en campos periféricos así como también con investigadores que trabajaran en los mismos fenómenos pero a un nivel distinto, como es el caso de los fisiólogos y los bioquímicos». Su éxito «debe valorarse por la medida en que estas cabezas de puente se consoliden». (pp. 15-16)

8) *El uso de una aproximación sistémica*: por último, algunos autores han sugerido que la etología se caracterizaría por aportar al estudio del comportamiento una aproximación, generalmente implícita o informal, de sistemas (Bateson, 1987, 1991, 1992; Fentress, 1992; Lorenz, 1981; Timberlake, 1993). Lorenz (1981) expresaba sus ideas al respecto del siguiente modo:

El objetivo de los biólogos es ... hacer comprensible un sistema orgánico como un *todo*. Esto no significa que el biólogo considere la totalidad [*entirety*] de un sistema como algún tipo de milagro. Es necesario dejar esto claro desde el principio porque hay algunos teóricos atomistas que consideran que la mera mención de las palabras «todo» o «totalidad» es una confesión de vitalismo. El biólogo no cree en «factores productores de totalidad» que no son ni necesarios ni accesibles a la explicación, pero es consciente de que el carácter sistémico del organismo excluye la utilización de algunos de los métodos de investigación menos sofisticados. Por encima de todo, en lo que se refiere a un sistema orgánico, uno no puede establecer nexos simples y unidireccionales entre causas y efectos. (p. 36)

Lorenz describía a continuación los pasos que él consideraba necesarios para estudiar los organismos como «sistemas en los que todo está interrelacionado e interactúa con todo lo demás» (1981, p. 38). Cada investigador, decía Lorenz, es libre de seguir sus propias preferencias e inclinaciones en cuanto a la elección del objeto de estudio, pero en cualquier caso, el experimento analítico ha de ir siempre precedido del examen de la totalidad utilizando un marco de referencia tan amplio como sea posible.

La aproximación sistémica exige el reconocimiento de que las propiedades de los organismos son el producto de muchos factores distintos que a menudo interactúan de forma insospechada:

... en todos los niveles de análisis, los científicos que estudian el comportamiento se enfrentan con sistemas dinámicos que tienen la desagradable costumbre de alterar sus características cuando las condiciones cambian. La forma de entender estos sistemas es estudiándolos como procesos, no tomando instantáneas o abstrayendo cadenas causales lineales. (Bateson, 1991, p. 3)

Los organismos son sistemas dinámicos con propiedades no lineales y están dotados, por consiguiente, del carácter emergente y de las múltiples influencias que caracterizan a todo sistema dinámico (Bateson, 1987). Como sugiere la cita anterior de Lorenz, la aproximación sistémica está íntimamente ligada a la perspectiva holista-organísmica que muchos defienden en biología (e.g., Kohn, 1989; Mayr, 1982, 1988; Wenner, 1989). En etología, esta concepción holista se traduce en la necesidad de integrar información relativa a los cuatro «porqués» y de cruzar y recuzar los límites entre distintos niveles de análisis (Hinde, 1991). Desde el punto de vista metodológico, la aproximación sistémica aboga por el abandono de una visión estática del organismo en favor del estudio de procesos dinámicos, y advierte de los peligros que comporta la adhesión a explicaciones causales simplistas (Bateson, 1991). Aunque frecuentemente el investigador se ve tentado por el atractivo de diseños que implican la manipulación de una o dos variables, el riesgo con este tipo de investigación es que los resultados que obtengamos dependerán fundamentalmente de los procedimientos experimentales y pueden no ser extrapolables a otras situaciones distintas o a otro tipo de manipulaciones: «La adopción de una aproximación sistémica ha permitido a los investigadores organizar la información para desarrollar una perspectiva del animal y de su ambiente que es conceptual y experimentalmente más tratable y heurística» (Timberlake, 1993, p. 682).

## Conclusión

El principal objetivo del presente trabajo ha sido examinar desde una perspectiva histórica la identidad de la etología y su relación con la psicología comparada. Uno de los motivos que nos ha animado a abordar este tema ha sido la creciente proliferación en nuestro país de declaraciones que transmiten lo que a nuestro juicio constituye una visión anticuada y distorsionada del estatus histórico y actual de estas dos disciplinas del comportamiento animal, es decir, de sus características más genuinas (i.e., su *identidad*), de sus semejanzas (i.e., su *afinidad*) y de los cambios que dichas características han experimentado en el transcurso de su historia (i.e., su *continuidad*).

Es preciso recordar y enfatizar que aunque los famosos cuatro «porqués» del comportamiento fueron en su día y continúan siendo en la actualidad los pilares básicos sobre los que se apoya la aproximación o armazón teórico de la etología, no es menos cierto que los etólogos se han caracterizado además por mostrar una cierta «actitud» idiosincrásica a la hora de formular preguntas y de desarrollar una metodología apropiada para buscar respuestas a las mismas. Esta «actitud etológica», que ha impregnado el trabajo del etólogo desde sus comienzos, no ha experimentado cambios importantes durante la historia de la disciplina.

En contraste con la etología, la identidad de la psicología comparada ha mostrado en opinión de muchos etólogos y psicólogos comparatistas una discontinuidad histórica importante. Tras la denominada «síntesis» entre la etología y la psicología comparada de los años cincuenta y sesenta, la aproximación teórica (es decir, los cuatro «porqués») e incluso la «actitud» con que abordan los problemas del comportamiento los profesionales de ambas disciplinas han experimentado un acercamiento muy notable, tanto que en algunos campos la actividad de unos y otros y su ascendencia académica pueden resultar indistinguibles.

La caricaturización de la identidad de una disciplina puede generar mitos acerca de sus características que en nada contribuyen a facilitar la interacción con otras disciplinas más o

menos afines. No es cierto que la etología sólo sea el estudio de los cuatro «porqués», como tampoco lo es que algunos de ellos, por ejemplo, los que se ocupan del estudio de la función y evolución del comportamiento, sean más importantes que otros. Tampoco se ajusta a la verdad la afirmación de que la etología y la psicología comparada contribuyeron equitativamente a la síntesis-amalgama denominada ciencia del comportamiento animal. Es igualmente incorrecto sostener que la psicología comparada actual se ocupa principalmente del estudio del aprendizaje de la rata albina (o de cualquier otra especie animal) en el laboratorio, si bien la tesis defendida por algunos psicólogos comparatistas con respecto a la existencia de continuidad histórica dentro de la psicología comparada y, en consecuencia, de afinidad entre las dos disciplinas desde sus comienzos tampoco parece justificada.

Creemos que la labor de integración que es preciso desarrollar dentro de las ciencias del comportamiento animal para lograr un avance significativo en muchos de los objetivos que se persiguen y que resultan de interés mutuo se ve obstaculizada cuando se defienden actitudes hostiles, irrespetuosas e infundadas acerca de la naturaleza de las disciplinas que potencialmente pueden contribuir. Conocer lo que tenemos en común con el vecino puede ser tan interesante y productivo como conocer lo que nos diferencia. Esperamos que en el presente artículo, y en otras publicaciones recientes escritas en castellano (e.g., Colmenares 1996a, 1996b), hayamos contribuido a informar de una forma más equilibrada precisamente acerca de las semejanzas y las diferencias entre la etología, la psicología comparada y otras ciencias del comportamiento. Después de todo, esa empresa interdisciplinar que llamamos ciencia del comportamiento animal será, con independencia de los argumentos históricos, lo que los que la practican quieran hacer de ella. No es necesario reescribir la historia para reconocer las importantes contribuciones de los psicólogos comparatistas. Pero tampoco debemos olvidar las importantes aportaciones de los primeros etólogos y de sus numerosos descendientes intelectuales en departamentos tanto de psicología como de zoología. Así pues, el debate sigue abierto. No obstante, cuando éste se conduce con una actitud constructiva el resultado sólo puede ser uno: la construcción de una visión y de una comprensión más rica del comportamiento animal.

## Referencias

- Alcock, J. (1993). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 5th ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Alcock, J., & Sherman, P. (1994). The utility of the proximate-ultimate dichotomy in ethology. *Ethology*, 96, 58-62.
- Alvarez, F. (1994). Una historia de la etología. En J. Carranza (Ed.), *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento* (pp. 25-38). Cáceres: Publicaciones de la Universidad de Extremadura.
- Atz, J.W. (1970). The application of the idea of homology to behavior. En L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman & J.S. Rosenblatt (Eds.), *Development and Evolution of Behavior* (pp. 53-74). San Francisco, California: W.H. Freeman.
- Ayala, F.J. (1983). Introducción. En F.J. Ayala & T. Dobzhansky (Eds.), *Estudios Sobre la Filosofía de la Biología* (pp. 9-20). Barcelona: Ariel. (Orig. 1974)
- Baerends, G.P. (1958). Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. *Archives Neerlandische Zoologie (supplement 1)*, 401-417.
- Baerends, G.P. (1989). Two pillars of wisdom. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Studying Animal Behavior: Autobiographies of the Founders* (pp. 13-40). Chicago: The University of Chicago Press. (Orig. 1985).
- Barlow, G.W. (1968). Ethological units of behavior. En D. Ingle (Ed.), *The Central Nervous System and Fish Behavior* (pp. 217-232). Chicago: The University of Chicago Press.
- Barlow, G.W. (1989). Has sociobiology killed ethology or revitalized it? En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 8: Whither Ethology?* (pp. 1-45). New York: Plenum Press.
- Barnett, S.A. (1981). *Modern Ethology: The Science of Animal Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Barrows, E.M. (Ed.). (1995). *Animal Behavior Desk Reference*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Bateson, P. (1987). Epilogue: An ethological overview. En D.M. Guthrie (Ed.), *Aims and Methods in*



- Neuroethology* (pp. 301-305). Manchester: Manchester University Press.
- Bateson, P. (1991). Levels and processes. En P. Bateson (Ed.), *The Development and Integration of Behaviour* (pp. 3-16). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, P. (1992). Introduction. En P. Bateson & M. Gomendio (Eds.), *Behavioural Mechanisms in Evolutionary Perspective* (pp. 9-12). Madrid: Instituto Juan March.
- Beach, F.A. (1950). The snark was a boojum. *American Psychologist*, 5, 115-124.
- Beer, C.G. (1975). Was Professor Lehrman an ethologist? *Animal Behaviour*, 23, 957-964.
- Beer, C.G. (1980). Perspectives in animal behavior comparisons. En M.C. Bornstein (Ed.), *Comparative Methods in Psychology* (pp. 17-64). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Beer, C.G. (1983). Darwin, instinct, and ethology. *Journal of the History of the Behavioral Sciences*, 19, 68-80.
- Bernstein, I.S. (1987). Comparative psychology: The next 100 volumes. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 221-222.
- Boakes, R. (1984). *From Darwin to Behaviourism*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boice, R. (1971). On the fall of comparative psychology. *American Psychologist*, 26, 858-859.
- Brooks, D.R., & McLennan, D.A. (1991). *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Bunge, M. (1989). *Mente y Sociedad: Ensayos Irritantes*. Madrid: Alianza Editorial.
- Burghardt, G.M. (1973). Instinct and innate behavior: Toward an ethological psychology. En J.A. Nevin (Ed.), *The Study of Behavior* (pp. 321-400). Glenview: Scott Foresman.
- Burghardt, G.M. (1982). Ethology: A reiteration. *Science*, 216, 170-171.
- Burghardt, G.M. (Ed.). (1985). *Foundations of Comparative Ethology*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Burghardt, G.M. (1986). Review of *Foundations of Comparative Psychology* (D.A. Dewsbury, Ed.). *Ethology*, 73, 78-88.
- Burghardt, G.M. (1993). The comparative imperative: Genetics and ontogeny of chemoreceptive prey responses in naticine snakes. *Brain, Behavior and Evolution*, 41, 138-146.
- Burghardt, G.M., & Gittleman, J.L. (1990). Comparative behavior and phylogenetic analyses: New wine, old bottles. En M. Bekoff & D. Jamieson (Eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. II: Explanation, Evolution, and Adaptation* (pp. 192-225). Boulder: Westview Press.
- Burkhardt, R.W. (1983). The development of an evolutionary ethology. En D.S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 429-444). Cambridge: Cambridge University Press.
- Burkhardt, R.W. (1987). The *Journal of Animal Behavior* and the early history of animal behavior studies in America. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 223-230.
- Campbell, C.B.G., & Hodos, W. (1991). The scala naturae revisited: Evolutionary scales and anagenesis in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 211-221.
- Colmenares, F. (1996a). Etología, biología y psicología: Relaciones interdisciplinarias. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 51-111). Madrid: Editorial Síntesis.
- Colmenares, F. (1996b). Etología, psicología comparada y comportamiento animal: Introducción. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 17-50). Madrid: Editorial Síntesis.
- Cronin, H. (1991). *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Curio, E. (1994). Causal and functional questions: How are they linked? *Animal Behaviour*, 47, 999-1021.
- Danielli, J.F., & Brown, R. (Eds.). (1950). *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour*. New York: Academic Press.
- Davies, N.B. (1991). Studying behavioural adaptations. En M.S. Dawkins, T.R. Halliday & R. Dawkins (Eds.), *The Tinbergen Legacy* (pp. 18-30). London: Chapman & Hall.
- Dawkins, M.S. (1983). The organisation of motor patterns. En T.R. Halliday & P.J.B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour, vol. 1: Causes and Effects* (pp. 75-99). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Dawkins, M.S. (1989). The future of ethology: How many legs are we standing on? En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 8: Whither Ethology?* (pp. 47-54). New York: Plenum Press.
- Dawkins, M.S. (1995). *Unravelling Animal Behaviour*, 2nd ed. Harlow, Essex: Longman.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press. (2nd ed. 1989).
- Dawkins, R. (1978). Reply to Fix and Greene. *Contemporary Sociology*, 7, 709-712.
- Dawkins, R. (1979). Defining sociobiology. *Nature*, 280, 427-428.
- Demarest, J. (1985). Review of *Comparative Psychology in the Twentieth Century* (D.A. Dewsbury). *Animal Behaviour*, 33, 689-691.
- Dewsbury, D.A. (1984a). *Comparative Psychology in the Twentieth Century*. Stroudsburg, Penn.: Hutchinson Ross.
- Dewsbury, D.A. (Ed.). (1984b). *Foundations of Comparative Psychology*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Dewsbury, D.A. (1989a). A brief history of the study of animal behavior in North America. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 8: Whither Ethology?* (pp. 85-122). New York: Plenum Press.

- Dewsbury, D.A. (1989b). Comparative psychology, ethology, and animal behavior. *Annual Review of Psychology*, 40, 581-602.
- Dewsbury, D.A. (Ed.). (1990). *Contemporary Issues in Comparative Psychology*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Dewsbury, D.A. (1991). «Psychobiology». *American Psychologist*, 46, 198-205.
- Dewsbury, D.A. (1992a). Comparative psychology and ethology. A reassessment. *American Psychologist*, 47, 208-215.
- Dewsbury, D.A. (1992b). On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Ethology*, 92, 89-107.
- Dewsbury, D.A. (1995). Americans in Europe: The role of travel in the spread of European ethology after World War II. *Animal Behaviour*, 49, 1649-1663.
- Doré, F.Y., & Kirouac, G. (1987). What comparative psychology is about: Back to the future. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 242-248.
- Drickamer, L.C., & Vessey, S.H. (1992). *Animal Behavior: Mechanisms, Ecology, and Evolution*, 3rd ed. Dubuque: W.C. Brown.
- Drummond, H. (1981). The nature and description of behavior patterns. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 4: *Advantages of Diversity* (pp. 1-33). New York: Plenum Press.
- Durant, J.R. (1981). Innate character in animals and man: A perspective on the origins of ethology. En C. Webster (Ed.), *Biology, Medicine and Society 1840-1940* (pp. 157-192). Cambridge: Cambridge University Press.
- Durant, J.R. (1986). The making of ethology: The Association for the Study of Animal Behaviour, 1936-1986. *Animal Behaviour*, 34, 1601-1616.
- Eaton, R.L. (1970). An historical look at ethology: A shot in the arm for comparative psychology. *Journal of the History of the Behavioral Sciences*, 6, 176-187.
- Epstein, R. (1987). Comparative psychology as the praxist views it. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 249-253.
- Fassnacht, G. (1982). *Theory and Practice of Observing Behaviour*. London: Academic Press.
- Fentress, J.C. (1990). The categorization of behavior. En M. Bekoff & D. Jamieson (Eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, vol. 1: *Interpretation, Intentionality, and Communication* (pp. 7-34). Boulder: Westview Press.
- Fentress, J.C. (1991). Analytical ethology and synthetic neuroscience. En P. Bateson (Ed.), *The Development and Integration of Behaviour* (pp. 77-120). Cambridge: Cambridge University Press.
- Fentress, J.C. (1992). History of developmental neuroethology: Early contributions from ethology. *Journal of Neurobiology*, 23, 1355-1369.
- Galef, B.G. (1987). Comparative psychology is dead! Long live comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 259-261.
- Ghiselin, M.T. (1973). Darwin and evolutionary psychology. *Science*, 179, 964-968.
- Gittleman, J.L. (1989). The comparative approach in ethology: Aims and limitations. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 8: *Whither Ethology?* (pp. 55-83). New York: Plenum Press.
- Gittleman, J.L., & Decker, D.M. (1994). The phylogeny of behaviour. En P.J.B. Slater & T.R. Halliday (Eds.), *Behaviour and Evolution* (pp. 80-105). Cambridge: Cambridge University Press.
- Goodenough, J., McGuire, B., & Wallace, R. (1993). *Perspectives on Animal Behavior*. New York: Wiley.
- Gordon, D.M. (1985). Do we need more ethograms? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 68, 340-342.
- Gottlieb, G. (1979). Comparative psychology and ethology. En E. Hearst (Ed.), *The First Century of Experimental Psychology* (pp. 147-176). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Gould, J.L. (1982). *Ethology: The Mechanisms and Evolution of Behavior*. New York: Norton.
- Gould, S.J., & Vrba, E.S. (1982). Exaptation: A missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Gray, P.H. (1973). Comparative psychology and ethology: A saga of twins reared apart. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 223, 49-53.
- Guillén-Salazar, F. (1994). La etología y la psicología animal: ¿Un debate superado? *Revista de Psicología General y Aplicada*, 47, 59-64.
- Hailman, J.P. (1976a). Uses of the comparative study of behavior. En R.B. Masterton, W. Hodos & H. Jerison (Eds.), *Evolution, Brain and Behavior: Persistent Problems* (pp. 13-22). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Hailman, J.P. (1976b). Homology: Logic, information, and efficiency. En R.B. Masterton, W. Hodos & H. Jerison (Eds.), *Evolution, Brain and Behavior: Persistent Problems* (pp. 181-198). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Hailman, J.P. (1982). Ontogeny: Towards a general theoretical framework for ethology. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 5: *Ontogeny* (pp. 133-189). New York: Plenum Press.
- Harvey, P.H., & Pagel, M.D. (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Heinroth, O. (1985). On certain patterns of movement in vertebrates. En G.M. Burghardt (Ed.), *Foundations of Comparative Ethology* (pp. 339-342). New York: Van Nostrand Reinhold. (Orig. 1930).
- Hess, E.H. (1953). Comparative psychology. *Annual Review of Psychology*, 4, 239-254.
- Hess, E.H. (1989). The wild-goose chase. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Studying Animal Behavior: Autobiographies of the Founders* (pp. 183-191). Chicago: The University of Chicago Press. (Orig. 1985).
- Hinde, R.A. (1970). *Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.

- Hinde, R.A. (1975). The concept of function. En G.P. Baerends, C. Beer & A. Manning (Eds.), *Function and Evolution in Behaviour* (pp. 3-15). Oxford: Clarendon Press.
- Hinde, R.A. (1977). *Introducción a la etología para psicólogos*. Buenos Aires: Nueva Visión. (Orig. 1959).
- Hinde, R.A. (1982). *Ethology: Its Nature and Relations with Other Sciences*. Oxford: Oxford University Press.
- Hinde, R.A. (1987). *Individuals, Relationships and Culture: Links Between Ethology and the Social Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hinde, R.A. (1991). The interdependence of the behavioural sciences. En J.R. Krebs & G. Horn (Eds.), *Behavioural and Neural Aspects of Learning and Memory* (pp. 119-130). Oxford: Clarendon Press.
- Hinde, R.A., & Tinbergen, N. (1958). The comparative study of species-specific behavior. En A. Roe & G.G. Simpson (Eds.), *Behavior and Evolution* (pp. 251-268). New Haven, Conn.: Yale University Press.
- Hodos, W., & Campbell, C.B.G. (1969). Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review*, 76, 337-350.
- Hodos, W., & Campbell, C.B.G. (1990). Evolutionary scales and comparative studies of animal cognition. En R.P. Kesner & D.S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 1-20). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Holekamp, K.E., & Sherman, P.W. (1989). Why male ground squirrels disperse. *American Scientist*, 77, 232-239.
- Houston, A.I., & McNamara, J.M. (1988). A framework for the functional analysis of behaviour. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 117-163.
- Hull, C.L. (1945). The place of innate individual and species differences in a natural-science theory of behavior. *Psychological Review*, 52, 55-60.
- Huntingford, F.A. (1984). *The Study of Animal Behaviour*. London: Chapman and Hall.
- Huntingford, F.A. (1991). War and peace revisited. En M.S. Dawkins, T.R. Halliday & R. Dawkins (Eds.), *The Tinbergen Legacy* (pp. 40-59). London: Chapman & Hall.
- Huntingford, F.A. (1993). Behavioural mechanisms in evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 81-84.
- Hutt, S.J., & Hutt, C. (1970). *Direct Observation and Measurement of Behavior*. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas.
- Immelmann, K., & Beer, C. (1989). *A Dictionary of Ethology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Jamieson, I.G. (1986). The functional approach to behaviour: Is it useful? *American Naturalist*, 127, 195-208.
- Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'Ethology' and 'Comparative Psychology'. *Animal Behaviour*, 17, 601-606.
- Jennings, H.S. (1906). *Behavior of the Lower Organisms*. New York: Columbia University Press.
- Kalat, J.W. (1983). Evolutionary thinking in the history of the comparative psychology of learning. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 7, 309-314.
- Kamil, A.C. (1983). Optimal foraging theory and the psychology of learning. *American Zoologist*, 23, 291-302.
- Klopfer, P.H. (1974). *An Introduction to Animal Behavior: Ethology's First Century*, 2nd ed. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.
- Kohn, A.J. (1989). Natural history and the necessity of the organism. *American Zoologist*, 29, 1095-1103.
- Krebs, J.R. (1976). Review of E.O. Wilson's *Sociobiology*. *Animal Behaviour*, 24, 709-710.
- Krebs, J.R., & Davies, N.B. (Eds.). (1978). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. (4th ed. 1997).
- Lehner, P.N. (1996). *Handbook of Ethological Methods*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly Review of Biology*, 28, 337-363.
- Lehrman, D.S. (1971). Behavioral science, engineering, and poetry. En E. Tobach, L.R. Aronson & E. Shaw (Eds.), *The Biopsychology of Development* (pp. 459-471). San Diego, California: Academic Press.
- Leonard, J.L., & Lukowiak, K. (1985). The standard ethogram: A two-edged sword? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 68, 335-337.
- Lewontin, R.C. (1979). Sociobiology as an adaptationist program. *Behavioral Science*, 24, 5-14.
- Lockard, R.B. (1971). Reflections on the fall of comparative psychology: Is there a message for us all? *American Psychologist*, 26, 168-179.
- Loeches-Alonso, A., Gil-Burman, C., & Peláez, F. (1994). La psicología comparada: Una disciplina psicobiológica. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 47, 53-57.
- Lorenz, K. (1950). The comparative method in the study of innate behaviour patterns. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 4, 221-268.
- Lorenz, K. (1970a). Comparative studies of the motor patterns of Anatinae. En K. Lorenz (Ed.), *Studies in Animal and Human Behavior*, vol. II (pp. 14-114). Cambridge: Harvard University Press. (Orig. 1941).
- Lorenz, K. (1970b). Gestalt perception as a source of scientific knowledge. En K. Lorenz (Ed.), *Studies in Animal and Human Behavior*, vol. II (pp. 281-322). Cambridge: Harvard University Press. (Orig. 1959).
- Lorenz, K. (1973). The fashionable fallacy of dispensing with description. *Naturwissenschaften*, 60, 1-9.
- Lorenz, K. (1974). Analogy as a source of knowledge. *Science*, 185, 229-234.
- Lorenz, K. (1981). *The Foundations of Ethology*. New York: Springer-Verlag.
- Lorenz, K. (1985). Foreword. En G.M. Burghardt (Ed.), *Foundations of Comparative Ethology* (pp. xiii-xiv). New York: Van Nostrand Reinhold.

- Macphail, E.M. (1987). The comparative psychology of intelligence. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 645-695.
- Manning, A., & Dawkins, M.S. (1992). *An Introduction to Animal Behaviour*, 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Marler, P., & Griffin, D.R. (1973). The 1973 Nobel prize for Physiology or Medicine. *Science*, 182, 464-466.
- Marler, P., & Hamilton, W.J. (1966). *Mechanisms of Animal Behavior*. New York: John Wiley & Sons.
- Martin, P., & Bateson, P.P.G. (1993). *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Martins, E.P. (Ed.). (1996). *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Mason, W.A., & Lott, D.F. (1976). Ethology and comparative psychology. *Annual Review of Psychology*, 27, 129-154.
- Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University.
- Mayr, E. (1988). *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*. Harvard: Harvard University Press.
- McBride, G. (1987). Ethology and comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 272-274.
- McFarland, D.J. (1976). How animal behaviour became a science. *New Scientist*, 72, 376-379.
- McKinney, F. (1975). The evolution of duck displays. En G. Baerends, C. Beer & A. Manning (Eds.), *Function and Evolution of Behaviour* (pp. 331-357). Oxford: Clarendon Press.
- Médioni, J. (1987). Comparative psychology as a search for invariant rules. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 275-276.
- Millikan, R.G. (1993). *White Queen Psychology and Other Essays for Alice*. Cambridge, Mass.: The MIT Press.
- Ortega, J., & Acosta, J. (1983). Etología, psicología comparada o simplemente «Ciencia del Comportamiento Animal». *Revista de Psicología General y Aplicada*, 38, 141-148.
- Pulliam, H.R. (1981). Learning to forage optimally. En A.C. Kamil & T.D. Sargent (Eds.), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches* (pp. 379-388). New York: Garland STPM Press.
- Robinson, M.H. (1991). Niko Tinbergen, comparative studies and evolution. En M.S. Dawkins, T.R. Halliday & R. Dawkins (Eds.), *The Tinbergen Legacy* (pp. 100-128). London: Chapman & Hall.
- Rose, S.P.R. (1981). From causations to translations: What biochemists can contribute to the study of behavior. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 4: *Advantages of Diversity* (pp. 157-177). New York: Plenum Press.
- Sackett, G.P. (Ed.). (1978). *Observing Behavior*, vol. II: *Data Collection and Analysis Methods*. Baltimore: University Park Press.
- Sahlins, M. (1976). *The Use and Abuse of Biology: An Anthropological Critique of Sociobiology*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Schaffner, B. (1955). *Group Processes*. New York: Josiah Macy, Jr. Foundation.
- Schleidt, W.M. (1981). The behavior of organisms, as it is linked to genes and populations. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 4: *Advantages of Diversity* (pp. 147-155). New York: Plenum Press.
- Schleidt, W.M., Yakalis, G., Donnelly, M., & McGarry, J. (1984). A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of the bluebreasted quail (*Coturnix chinensis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64, 193-220.
- Schneirla, T.C. (1946). Contemporary American animal psychology in perspective. En P.L. Harriman (Ed.), *Twentieth Century Psychology* (pp. 306-316). New York: Philosophical Library.
- Schneirla, T.C. (1950). The relationship between observation and experimentation in the field study of behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 51, 1022-1044.
- Sherman, P.W. (1988). The levels of analysis. *Animal Behaviour*, 36, 616-618.
- Sherman, P.W., & Alcock, J. (Eds.). (1993). *Exploring Animal Behavior*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Sherry, D.F., Krebs, J.R., & Cowie, R.J. (1981). Memory for the location of stored food in marsh tits. *Animal Behaviour*, 24, 1260-1266.
- Singer, B. (1987). History of the study of animal behavior. En D. McFarland (Ed.), *The Oxford Companion to Animal Behaviour* (pp. 255-272). Oxford: Oxford University Press.
- Slater, P.J.B. (1978). Data collection. En P.W. Colgan (Ed.), *Quantitative Ethology* (pp. 7-24). New York: John Wiley & Sons.
- Slater, P.J.B., & Halliday, T.R. (Eds.). (1994). *The Evolution of Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Snowdon, C.T. (1983). Ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Annual Review of Psychology*, 34, 63-94.
- Staddon, J.E.R. (1989). Animal Psychology: The tyranny of anthropocentrism. En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 8: *Whither Ethology?* (pp. 123-135). New York: Plenum Press.
- Thorpe, W.H. (1979). *The Origins and Rise of Ethology*. London: Heinemann Educational Books.
- Timberlake, W. (1993). Animal behavior: A continuing synthesis. *Annual Review of Psychology*, 44, 675-708.
- Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Tinbergen, N. (1955). Psychology and ethology as supplementary parts of a science of behavior. En B. Schaffner (Ed.), *Group Processes* (pp. 75-167). New York: Josiah Macy, Jr. Foundation.

- Tinbergen, N. (1957). Preface. En C.H. Schiller (Ed.), *Instinctive Behavior* (pp. xv-xix). New York: International Universities Press.
- Tinbergen, N. (1959a). Behavior, systematics and natural selection. *Ibis*, 101, 418-430.
- Tinbergen, N. (1959b). Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): A progress report. *Behaviour*, 15, 1-70.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- Tinbergen, N. (1989). Watching and wondering. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Studying Animal Behavior: Autobiographies of the Founders* (pp. 431-463). Chicago: The University of Chicago Press. (Orig. 1985).
- Tolman, C.W. (1987). Comparative psychology: Is there any other kind? *Journal of Comparative Psychology*, 101, 287-291.
- Trivers, R. (1985). *Social Evolution*. Menlo Park, California: Benjamin/Cummings.
- Wenner, A.M. (1989). Concept-centered versus organism-centered biology. *American Zoologist*, 29, 1177-1197.
- Wickler, W. (1961). Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. *Fortschritte Zoologie*, 13, 303-365.
- Wickler, W. (1973). Ethological analysis of convergent adaptation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 223, 65-69.
- Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wilson, E.O. (1977). Biology and social sciences. *Daedalus*, Fall, 127-140.
- Wyers, E.J., Adler, H.E., Carpen, K., Chiszar, D., Demarest, J., Flanagan, O.J., Glaserfeld, E. von, Glickman, S.E., Mason, W.A., Menzel, E.W., & Tobach, E. (1980). The sociobiological challenge to psychology: On the proposal to «cannibalize» comparative psychology. *American Psychologist*, 35, 955-979.
- Zeigler, H.P. (1973). The problem of comparison in comparative psychology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 223, 126-134.