

VARIABILIDAD CONDUCTUAL Y COMPORTAMIENTO ADAPTATIVO

J. J. VEÁ

Universidad de Barcelona

Resumen

Los cambios en el repertorio conductual pueden describirse como un proceso de modificación adaptativa del comportamiento. Un proceso adaptativo se puede definir a partir de: 1) un mecanismo que produzca variaciones, 2) un proceso de selección, y 3) un mecanismo que almacene y reproduzca variaciones. La existencia de variabilidad en un repertorio conductual hace posible la adaptación del organismo a los cambios ambientales. El aprendizaje se puede pues concebir como un proceso que reduce esta variabilidad conductual. Por otra parte, un aumento de variabilidad conductual está relacionado con la aparición de nuevas soluciones conductuales a problemas ambientales.

Abstract

Behavioral repertory changes can be described as a process of adaptive modification of behavior. An adaptation process can be defined in terms of three conditions: 1) a mechanism that generates variation, 2) a selection process, and 3) a mechanism able to store and to reproduce variations. The variability of behavioral repertory makes the adaptation of the organism to environmental changes possible. Learning is viewed as a process to reduce this behavioral variability. Increment of variability is related to innovation processes.

Introducción

Cualquier animal necesita poder reaccionar adecuadamente a los cambios ambientales que se producen en su entorno. Por este motivo es necesario que pueda establecer relaciones predictivas entre los hechos que ocurren a su alrededor. La capacidad de establecer estas relaciones entre sucesos ambientales y modificar el propio comportamiento en consecuencia recibe el nombre de adaptación. La conducta adaptativa puede ser clasificada básicamente en dos tipos. Por una parte, el animal puede estar equipado genéticamente con la capacidad de identificar situaciones y dar una respuesta apropiada, o bien puede disponer de los mecanismos necesarios para generar nuevas respuestas eficaces en situaciones desconocidas.

La conducta adaptativa del primer tipo es producto de la selección natural, al suprimir a los individuos que identifican situaciones de forma incorrecta o responden de modo inadecuado a los requerimientos de la situación ambiental. La conducta adaptativa del segundo tipo se produce al transferirse información del ambiente al individuo por un proceso de selección.

El primer mecanismo puede ser suficiente para un biotopo limitado y relativamente invariable. Pero la posibilidad de modificar el repertorio conductual de forma adaptativa es imprescindible en un ambiente cambiante y complejo. En otras palabras, para que se produzca una adaptación a un ambiente cambiante es necesaria una evolución paralela del comportamiento. Esta evolución se produce por la selección de variantes conductuales por el ambiente y el conjunto del proceso recibe, en sus formas más complejas, el nombre de aprendizaje. Este paralelismo entre la adaptación conductual (ontogenética) y la selección natural ha sido remarcado por diversos autores (Pringle, 1951; Campbell, 1960; Russell, 1962; Staddon, 1976; Gass, 1979, etc.). Existe acuerdo en considerar tres condiciones como necesarias para la evolución de un sistema (ya sea una especie o el repertorio conductual de un organismo):

- A) Un mecanismo que genera *variación*.
- B) Un proceso de *selección*.
- C) Un mecanismo que *conserva* y permita *reproducir* las variantes seleccionadas.

Selección y variación —además de un mecanis-

mo de memoria genética o nerviosa— son pues los dos procesos que permiten la adaptación.

En ambos casos hay un trasvase de información medio organismo. En la evolución filogenética esta información sobre qué variantes fenotípicas son más adecuadas se codifica en la dotación genética de los descendientes de los supervivientes, por lo que determinados fenotipos son mantenidos a lo largo de la filogénesis por el interés que presentan para la perpetuación de la especie en cuestión. En la evolución del comportamiento individual la información útil se codifica en la memoria nerviosa. Posiblemente, un modelo adecuado para describir formalmente esta codificación sea considerar la formación de un sistema de reglas «si < situación + comportamiento > entonces < consecuencias >».

En el caso de la evolución ontogenética del comportamiento de un individuo, la función hipotética de la variabilidad de su repertorio conductual consiste en permitir al individuo producir comportamientos originales en respuesta a problemas inéditos (Bovet, 1979). Un individuo de una especie determinada presenta un repertorio relativamente estable (etograma) de patrones comportamentales, lo que recibe también el nombre (cf. Maynard-Smith, 1982) de estrategia evolutivamente estable (EES). Este conjunto de EES representa el «fenotipo conductual» tipo del organismo.

La adaptación de esta especie a su ambiente está en principio asegurada por estos patrones de comportamiento seleccionados filogenéticamente (comportamiento instintivo, ver Tinbergen 1951). Sin embargo, una buena parte de las especies animales son capaces de realizar ajustes a su repertorio conductual a lo largo de su vida, introduciendo nuevos patrones de conducta en su repertorio.

Adaptación individual a los cambios ambientales

Consideramos al organismo como un sistema que interactúa con el medio. Esta interacción se realiza mediante un canal de entrada (percepción de las características de la situación ambiental) y otro de salida (comportamiento del organismo). El comportamiento del organismo puede tener como consecuencia la modificación de características del medio. Estas modificaciones ambientales proporcionan una retroalimentación de la eficacia del comportamiento en obtener cambios ambientales adecuados para su supervivencia. De este modo las características del ambiente modulan, por un proceso de selección, el comportamiento del organismo en función de sus consecuencias. El valor de dichas consecuencias es estimado por el organismo a partir de los sistemas de control motivacional.

Podemos describir, como hemos indicado, estas modificaciones del comportamiento como un proceso adaptativo. Este proceso consiste en «descubrir», por parte del organismo, cuál es la relación —que proporciona una determinada situación am-

biental— entre el comportamiento y sus consecuencias, guardar este conocimiento y poderlo emplear en situaciones similares. Al conjunto de procesos implicados en este descubrimiento y su aplicación le llamamos *aprendizaje*. En otras palabras, la adaptación supone un conocimiento de las características del medio y la posibilidad de aplicar este conocimiento. Por este motivo, si la conducta de los organismos sirve para facilitar su supervivencia, esta conducta debe modificarse en relación, no sólo de su estado interno, sino también en relación a los cambios ambientales.

Variabilidad y selección

Tradicionalmente (Collier y Rovee-Collier, 1983), los procesos de selección por parte del ambiente y la fijación y estabilidad de los comportamientos seleccionados han sido el objetivo prioritario de las teorías del aprendizaje. Se intentaba saber cómo y por qué se fijaban determinadas pautas de comportamiento y no otras. Por este motivo en la mayor parte de investigaciones —llevadas a cabo en el laboratorio— se ha utilizado como variable dependiente únicamente una categoría conductual (respuesta). El interés de estos trabajos se centraba en el proceso de selección, y por tanto en la investigación de las relaciones de producción de esta conducta con modificaciones ambientales simultáneas, y en su estabilidad temporal, dejando de lado la variabilidad inicial del comportamiento.

El estudio de la variabilidad conductual supone la identificación previa de un repertorio de conductas típicas de la especie (etograma). Este repertorio puede ser segmentado —como indica Barlow, 1977— en el tiempo, en actos con una morfología característica que pueden ser reconocidos. De este modo podemos considerar una variabilidad global del repertorio, definida en términos de duración y frecuencia de sus elementos, o bien una variabilidad intracategoría para el análisis de la «fijación» de las conductas del etograma. Para el análisis global del comportamiento adaptativo pensamos que es suficiente el análisis de la variabilidad del repertorio. Proponemos dos métodos (véase figura 4): El de la «pendiente» y el cálculo de la estereotipia (Steinberg, 1977). Estos métodos proporcionan un índice global de la variabilidad del repertorio durante el periodo de tiempo registrado, a partir de medidas de frecuencia y/o duración.

El proceso de selección de una variante comportamental por el ambiente se realiza por la formación de una relación entre un elemento comportamental arbitrario del repertorio del organismo y sus consecuencias. Siendo, como hemos visto, estas consecuencias básicamente el logro de cambios ambientales que permitan comportamientos necesarios a la supervivencia (conducta consumatoria según Tinbergen, 1951) del individuo (comer, beber, escapar a un predador) o de la especie (conducta sexual).

Una vez establecida esta relación comportamien-

to-consecuencias, en una determinada situación, la variabilidad del repertorio disminuye produciéndose secuencias de comportamiento repetidas y estereotipadas. En el cuadro 1 se resumen las características de estos dos tipos de comportamiento.

De acuerdo con estas observaciones podemos distinguir dos estados comportamentales (Fentress, 1976; Staddon, 1984; véase figura 1). En primer lugar un estado que podemos llamar de *exploración*, con un repertorio conductual altamente variable, con secuencias comportamentales de organización difusa y muy sensibles a los cambios ambientales. Incluimos en este estado conductual toda la actividad del organismo en la que el animal asimila información proveniente del ambiente. El nivel de variabilidad conductual (del repertorio) puede depender (Berlyne, 1966) de factores extrínsecos (situación estimular nueva) o intrínsecos (estados motivacionales), así como de un componente aprendido que consistiría en la representación de las consecuencias obtenidas con anterioridad en situaciones similares. En principio, el grado de variabilidad parece ser directamente proporcional por una parte al grado de desconocimiento del medio (Gass, 1979, véase confirmación empírica en la figura 4 B —es decir, al grado de disparidad entre la información sensorial y las expectativas (reglas) sobre el ambiente almacenadas en memoria—, y por otra al nivel motivacional (véase figura 4 A).

CUADRO 1

Patrones de Comportamiento tipo A (exploración) y tipo B (ejecución), véase figura 1. Modificado de las tablas I y II de Fentress (1976)

TIPO A: Exploración (patrones de comportamiento de organización difusa)

- Conductas pobremente organizadas y fácilmente interrumpibles.
- Comportamiento altamente sensible a los cambios estímulares.
- Límites difusos entre categorías de conducta.
- Repertorio con un alto nivel de variabilidad.

TIPO B: Ejecución (patrones de comportamiento consolidados y estereotipados)

- Información estimular poco relevante en el control del comportamiento.
- Patrones de conducta altamente organizados (al aumentar la organización, la estructura dinámica del comportamiento se limita).
- Estructura secuencial poco variable.
- Comportamiento poco sensible a cambios estímulares (relativamente independiente de la guía sensorial).
- Variabilidad del repertorio baja (cambios de patrón comportamental poco frecuentes).

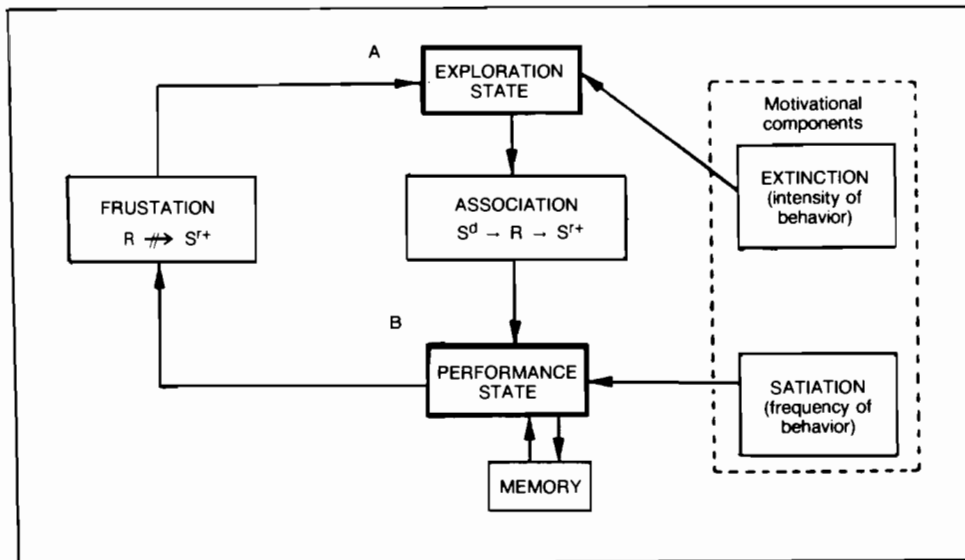


Figura 1. Estados comportamentales posibles. Las flechas indican las transiciones entre estados y el nombre habitual del proceso. A) El estado de exploración se caracteriza por presentar un repertorio conductual altamente variable, con secuencias comportamentales de organización difusa y muy sensibles a los cambios ambientales. B) En el estado de ejecución los patrones comportamentales están altamente organizados, son relativamente independientes de variaciones estímulares y tienen una estructura secuencial fuerte. Figura tomada de Veá, J., y Quera, V. (en revisión). «A finite state model of fixed ratio responding».

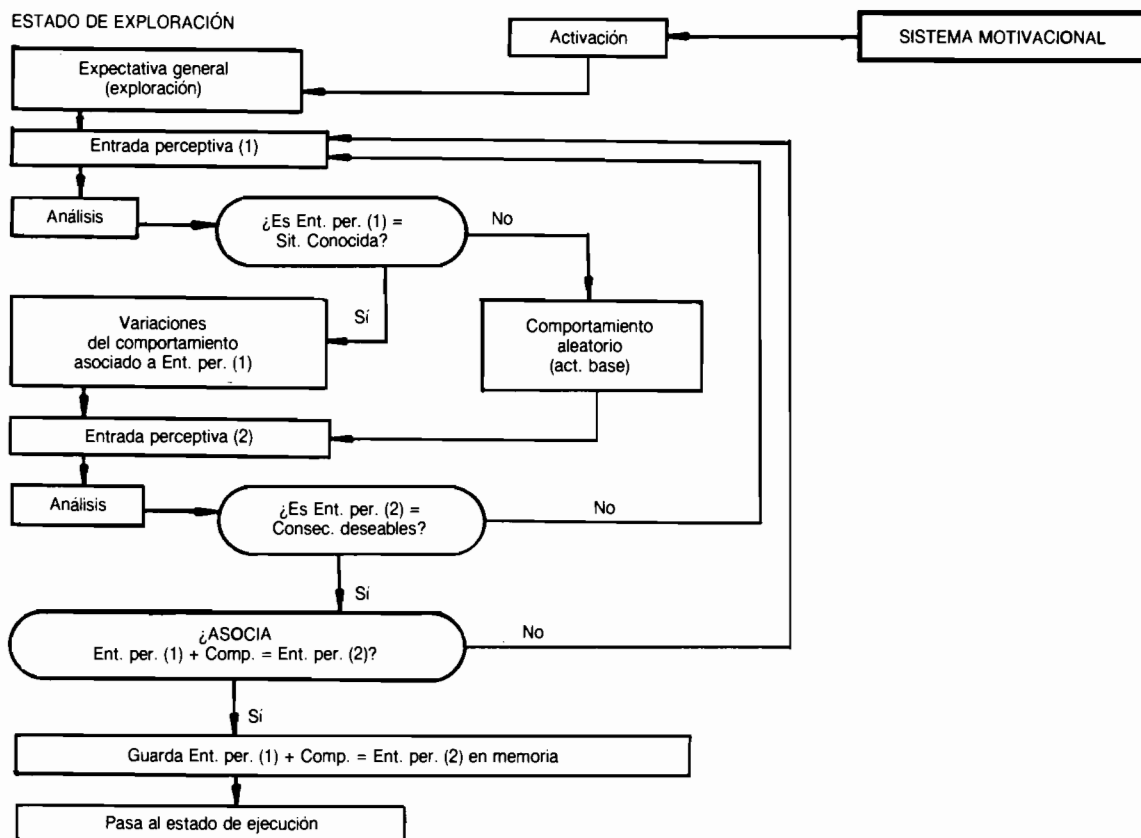


Figura 2. Diagrama de bloques correspondiente al estado de exploración. La función de este estado es la creación de nuevas reglas (expectativas) del tipo «Si < Situación + Comportamiento > entonces < Consecuencias >», utilizadas en el estado de ejecución. Se hipotetiza que las nuevas reglas pueden surgir de variaciones del comportamiento ya asociado a una situación (exploración inspectiva, véase Russell, 1983), o de variaciones aleatorias dentro del repertorio (exploración inquisitiva). El proceso de formación de la asociación se describe en Veá y Quera (en revisión). Se supone que la exploración se mantiene por la disparidad entre la entrada perceptiva y las expectativas (reglas guardadas en memoria) que se poseen sobre la situación.

En la figura 2 se representa un diagrama de bloques hipotético de los procesos que intervienen en el estado de exploración. La expectativa general es activada por una variación del nivel motivacional o por una incongruencia entre la situación (entrada perceptiva) y las representaciones en forma de reglas. La «familiaridad» con la situación produce un tipo de comportamiento más o menos variable cuyas consecuencias son evaluadas y asociadas en su caso al comportamiento relacionado (formación de la regla «Si < situación + comportamiento > entonces < consecuencias >»). Finalmente la nueva regla se almacena en memoria y se pasa al estado de ejecución. En este proceso de formación de reglas se produce la selección ambiental de las variantes conductuales con consecuencias adecuadas. Un modelo plausible de creación de reglas (asociación) puede encontrarse en Veá (1987), y Veá y Quera (en revisión).

En el segundo estado —estado de ejecución— los patrones comportamentales están altamente organizados, son relativamente independientes de variaciones estímulares y tienen una estructura secuencial fuerte. El repertorio conductual es poco variable y estereotipado. Se trata de programas de acción desarrollados para obtener determinadas consecuencias previamente conocidas (Fig. 3). Los factores ambientales influyen como estimulación discriminativa (elección del programa de acción adecuado) y los factores motivacionales en la «decisión» de activarlo o detenerlo. En la figura 3 se presenta el diagrama de bloques correspondientes a los procesos del estado de ejecución. Una vez activada la expectativa (regla) por la coincidencia de situación conocida + nivel motivacional alto, se realiza el comportamiento en cuestión hasta que la situación cambia o bien hasta que el nivel motivacional disminuye. En otras palabras, el comportamiento deja de ser

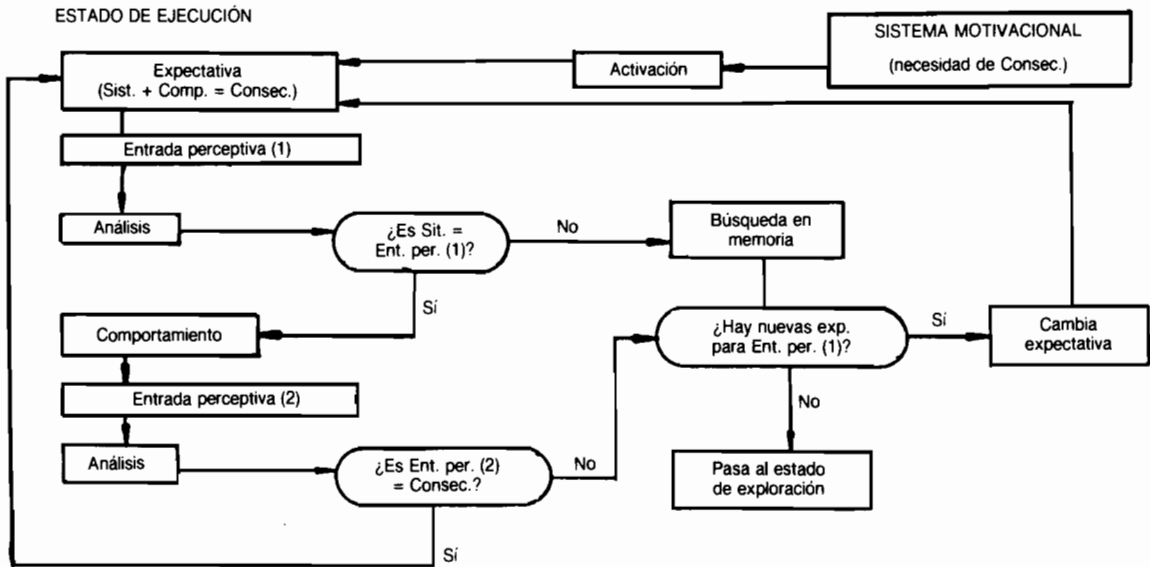


Figura 3. Diagrama de bloques correspondiente al estado de ejecución. Los bloques de decisión implican las alternativas, comportamiento o búsqueda en memoria, continuación o no continuación de la búsqueda, y repetición o no repetición del comportamiento en función de sus consecuencias. El concepto de expectativa equivale a la posesión de una regla del tipo «Si < Situación + Comportamiento > entonces < Consecuencias >», que puede estar o no activada debido a factores motivacionales.

eficaz, con lo que se busca en memoria una nueva expectativa, o si ésta no existe se pasa el estado de exploración.

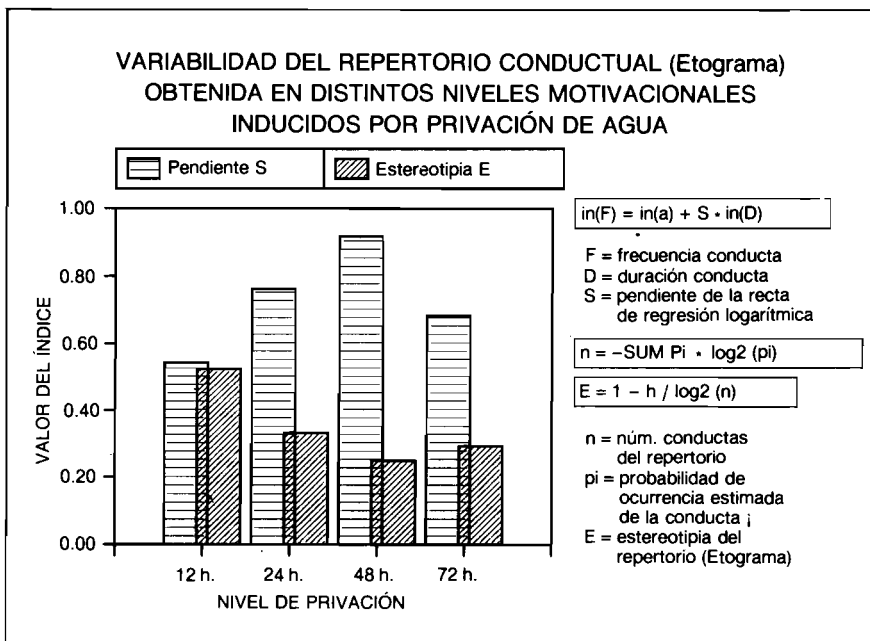
La distinción clave entre los dos estados es considerar si el ambiente aporta o no información al organismo seleccionando el comportamiento eficaz. Este proceso de selección y fijación de un patrón comportamental eficaz, que hemos llamado aprendizaje, implicará el paso de un estado de exploración a un estado de ejecución. El paso inverso se producirá por un cambio ambiental que disminuye o anula la eficacia del programa de acción que se está ejecutando. Lógicamente el establecer límites entre estos estados supone que el comportamiento puede ser segmentado en patrones con una morfología característica que, como ya hemos indicado (véase Barlow, 1967, 1978), pueden ser reconocidos.

Medición de la variabilidad de un repertorio

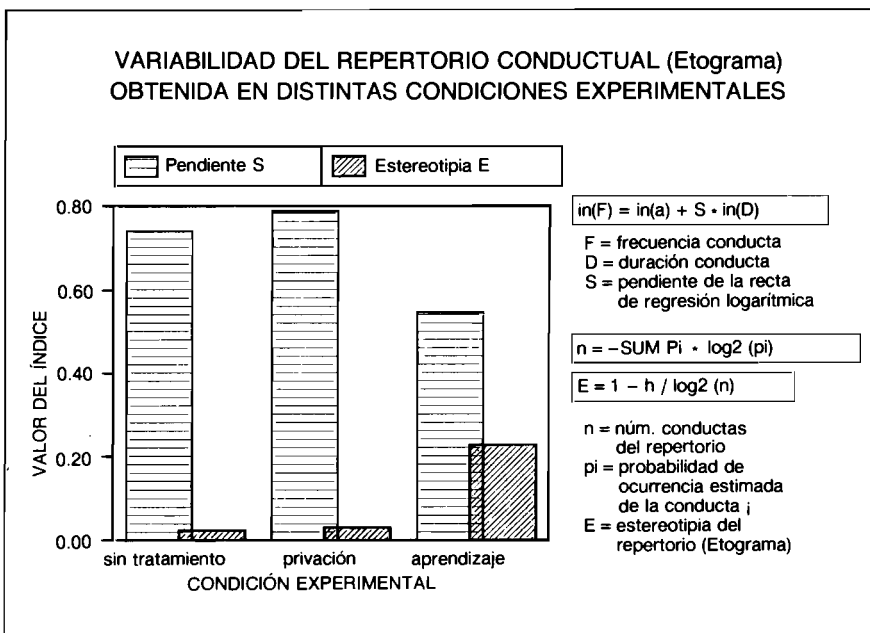
En nuestro caso hemos realizado un inventario del repertorio conductual (Etograma, véase cuadro 2) de la rata blanca (*ratus norvegicus*) en un ambiente artificial (una caja de experimentación de Skinner, véase Veá, 1985 a), realizando registros de la frecuencia y duración de las conductas en las distintas fases de los experimentos. Se han llevado a cabo medidas de variabilidad (estereotipia) del repertorio conductual basadas en la teoría de la información (Steinberg, 1977) y en la de la homogeneidad dura-

ción-frecuencia del repertorio (pendiente de la representación log.; véase Halfon, 1979, y Veá, 1985 b). En el primer experimento se ha registrado el comportamiento en cuatro sesiones de 60 minutos de duración con condiciones de privación de agua de 12, 24, 48 y 72 horas. El sujeto observado conocía por exposiciones anteriores el recinto experimental, por lo que no se da el efecto de situación nueva. Los resultados (figura 4 A) indican un aumento creciente de la variabilidad en las tres primeras condiciones, y una disminución (probablemente por efectos fisiológicos de la privación) en la última. En el segundo experimento (figura 4 B) se ha registrado el comportamiento de una rata durante el aprendizaje de una relación clásica palanca-refuerzo. La primera fase del registro se realizó sin privación, en la segunda con una privación equivalente a 50 horas sin bebida y en la tercera se ha realizado ya el aprendizaje. Los resultados indican que se produce un incremento de variabilidad en el paso de «sin tratamiento» a «privación», disminuyendo éste drásticamente al realizarse la asociación comportamiento-consecuencias y crearse un programa adaptado de acción (paso al estado de ejecución).

Podemos concluir que el efecto de la privación produce, hasta ciertos límites, un aumento de la variabilidad intraindividual del repertorio. Cuando se ha adquirido un programa de acción (representación «Si < Situación + Comportamiento > entonces < consecuencias >») la variabilidad se reduce, emitiéndose mayoritariamente respuestas de la clase implicada en el programa de acción. Si las conse-



A



B

Figura 4. Variabilidad del repertorio conductual descrito en el cuadro 2, obtenido en los distintos tratamientos en dos experimentos: A) Distintos niveles de motivación inducidos por privación de agua. B) Fases del proceso de aprendizaje, presión de palanca-obtención de agua, con o sin privación, en una caja experimental. La variabilidad se ha calculado con los dos métodos expuestos en la figura. En el método de la pendiente (S) se utiliza como índice de variabilidad del repertorio la pendiente de la recta de regresión ajustada a la transformación logarítmica de las frecuencias y duraciones observadas durante un intervalo de tiempo. Una pendiente pronunciada indica un repertorio de conductas frecuentes y cortas (alta variabilidad), una pendiente baja supone que las conductas son largas y poco frecuentes (baja variabilidad). El índice de estereotipia (E) —grado de equiprobabilidad de ocurrencia de las conductas— es otro indicador relevante (Steinberg, 1977) de la variabilidad del repertorio conductual. Se obtiene a partir del grado de incertidumbre (h), calculado con la fórmula de Shannon-Weaver. Una estereotipia próxima a 0 indica conductas equiprobables (alta variabilidad) y una estereotipia próxima a 1 conductas con distinta probabilidad (baja variabilidad).

CUADRO 2

Etograma de ratos norvegicus en una cámara experimental

CONDUCTAS

1. ACICALAMIENTO. Conductas de autoaseo de la superficie corporal, limpieza del pelaje y de la cara realizadas con la lengua y patas delanteras.
2. CAMINA. Deambulación por el recinto experimental usando las cuatro patas.
3. APRIETA PALANCA. Presiona, con cualquier parte del cuerpo, la palanca dispuesta en la cámara experimental.
4. OLFATEO. Olfatea (movimiento de bigotes, expulsión de aire y giro de la cabeza) en cualquier dirección.
5. MORDISQUEO. Muerde repetidamente elementos del recinto experimental (palanca, rejilla, paredes, etc.).
6. LAMETEO DEL BEBEDERO. Introduce la cabeza en el bebedero de la cámara experimental y lo lame repetidamente (en el bebedero no hay agua).
7. OTRAS CONDUCTAS. Cualquier otro tipo de conducta no codificado en el resto de categorías.
8. EN DOS PATAS, OLFATEO. Se levanta sobre las dos patas traseras y olfatea hacia la parte superior de la caja, apoyándose en la pared.
9. INMÓVIL. Inmovilidad completa del cuerpo, sentada o tendida en la rejilla, salvo movimientos de ojos, bigotes, cola o cabeza.

Nota: Esta categorización del comportamiento de la rata blanca es el producto final de la recategorización de etogramas anteriores más complejos. El número de pautas iniciales (unas 118) se ha reducido a nueve para facilitar el análisis y la interpretación. Los criterios empleados para llevar a cabo la recategorización han sido la similitud en la topografía de la conducta y su frecuencia.

cuencias se reducen o desaparecen por efecto de un cambio ambiental, y por tanto el comportamiento deja de ser eficaz, la variabilidad aumenta (cambio a un estado de exploración). En definitiva, los cambios ambientales en la dimensión conocido-desconocido, interactuando con los estados motivacionales, controlan el nivel de variabilidad del repertorio, y este nivel parece estar ligado (Bovet, 1979; Veá y Quera, en revisión) estrechamente a la capacidad de adaptación de un organismo a un ambiente cambiante, en otras palabras, a su capacidad de generar soluciones comportamentales nuevas ante los cambios ambientales.

Referencias

- Barlow, G. W. (1968): Ethological units of behavior. En D. Ingle (ed.): *The Central Nervous System and Fish Behavior*. Chicago, University of Chicago Press, 217-232.
- Barlow, G. W. (1977): Modal action patterns. En T. A. Sebeok (ed.): *How Animals Communicate?* Bloomington, Indiana University Press, 98-134.
- Berlyne, D. E. (1966): Curiosity and exploration, *Science*, 153, 25-33.
- Bovet, P. (1979): Le valeur adaptative des comportements aleatoires, *L'Annee Psychologique*, 79, 503-525.
- Campbell, D. T. (1960): Blind variation and selective retention in creative thought as in other knowledge processes, *Psychol. Rev.*, 67 (6), 380-400.
- Collier, G. H., y Rovee-Collier, C. K. (1983): An ecological perspective of reinforcement and motivation. En E. Sattinoff y P. Teitelbaum (eds.): *Handbook of Behavioural Neurobiology*, vol. 6, New York, Plenum Press, 427-441.
- Fentress, J. C. (1976): Dynamic boundaries of patterned behaviour. En P. P. G. Bateson y R. A. Hinde (eds.): *Growing Points in Ethology*, Cambridge, Cambridge University Press, 135-170.
- Gass, C. L. (1979): Behavioral foundations of adaptation. En P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (eds.): *Perspectives in Ethology*, vol. 6, *Mechanisms*, New York, Plenum Press, 63-107.
- Halfon, E. (1979): The effects of data variability in the development and validation of ecosystem models. En B. P. Zeigler, M. S. Elzar, G. J. Klier y T. I. Oren (eds.): *Methodology in Systems Modelling and Simulation*, New York, North Holland, 335-346.
- Maynard-Smith, J. (1982): *Evolution and Theory of Games*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Pringle, J. W. S. (1951): On the parallel between learning and evolution, *Behaviour*, 3, 174-215.
- Russell, W. M. S. (1962): Evolutionary concepts in behavioral science: IV. The analogy between organic and individual behavioral evolution, and the evolution of intelligence, *General Systems*, 7, 157-193.
- Russell, P. A. (1983): Psychological studies of exploration in animals: a reappraisal. En J. Archer y L. Birke (eds.): *Exploration in Animals and Humans*, Workingham, Van Nostrand Reinhold, 22-54.
- Staddon, J. E. R. (1976): Learning as adaptation. En W. K. Estes (ed.): *Handbook of Learning and Cognitive Processes*, vol. 2, Hillsdale, N.S., Erlbaum.
- Staddon, J. E. R. (1984): El conocimiento en los animales: El aprendizaje como ensamblaje de programas. En M. T. Anguera y J. J. Veá (eds.): *Conducta animal y representaciones mentales*, Barcelona, PPU, 61-72 (ed. orig. Cognition, 1981).
- Steinberg, J. B. (1977): Information theory as an ethological tool. En B. A. Hazlett (ed.): *Quantitative Methods in the Study of Animal Behavior*, New York, Academic Press, 47-74.
- Tinbergen, N. (1951): *The Study of Instinct*, Oxford, Clarendon Press.
- Veá, J. J.; Diego, P.; Orejas, J.; Batista, J.; Catalá, D., y Solé, A. (1985 a): Etograma d'una rata en una caixa de Skinner, Trabajo presentado a la reunión anual de la Societat Catalana de Recerca i Terapia del Comportament, Barcelona, 6, 1, 1985.
- Veá, J. J. (1985 b): Inteligencia artificial y etología: Aplicaciones de la simulación al estudio de la conducta animal, Comunicación presentada al III Congreso de Teoría y Metodología de las Ciencias, Gijón, 23-28 de septiembre de 1985.
- Veá, J. J. (1987): Algoritmos de aprendizaje en los animales: Simulación del comportamiento adaptativo, Comunicación al I Simposio de Ciencia Cognitiva, Sitges, 15-17 de enero de 1987.
- Veá, J. J., y Quera, V. (en revisión): A finite state model of fixed ratio responding.