
PRINCIPIOS Y REGLAS DEL DESARROLLO DEL COMPORTAMIENTO

MARÍA VICTORIA HERNÁNDEZ LLOREDA
*Departamento de Psicología y Educación
Universidad Camilo José Cela
Departamento de Metodología de las
Ciencias del Comportamiento
Universidad Complutense de Madrid*

FERNANDO COLMENARES
*Departamento de Psicobiología
Universidad Complutense de Madrid*

e-mail: mhernandez@ucjc.edu

RESUMEN

El cambio constituye una propiedad intrínseca de los seres vivos y conocer cómo y por qué cambia el comportamiento durante la vida de un organismo ha constituido históricamente un importante desafío dentro de la ciencia del comportamiento. En este artículo presentamos una panorámica de algunos de los conceptos, teorías y debates que han sido claves en el área del comportamiento animal y humano. Se exploran aspectos tales como la capacidad de los organismos de alcanzar las mismas metas ontogenéticas a través de rutas alternativas (equifinalidad); el debate sobre si existe continuidad en la ontogenia, la plasticidad o maleabilidad comportamental; cambios en la sensibilidad de los organismos a entradas de diferentes fuentes, internas y externas, etc. Tanto las especies como los individuos difieren en su capacidad para cambiar su comportamiento y así adaptarse mejor a las condiciones cambiantes. No obstante, quedan aún importantes lagunas de conocimiento

ABSTRACT

Change is an intrinsic property of living beings, and to unravel how and why behaviour develops during an organism's lifespan has traditionally posed a major challenge in behavioural science. In this paper, we present a brief overview of some of the key concepts, theories and debates in the field of animal and human behavioural development. We explore such fundamental topics as equifinality (that allows organisms to reach the same developmental endpoints through alternative developmental pathways); continuity vs. discontinuity in behavioural development; why the sensitivity that organisms show to inputs from different sources (internal and external) changes over the course of development and so on. It is clear that species and individuals differ often strongly in their ability to change their behaviour so as to better adapt to changing circumstances. What is not yet clear enough is what are the principles and rules that guide behavioural development and to what extent they are

en el terreno de los principios y reglas que guían el desarrollo del comportamiento, su universalidad o especificidad de dominio.

PALABRAS CLAVE

cambio conductual, reglas de desarrollo, equifinalidad, continuidad, plasticidad, periodo sensible.

universal, species-typical or domain-specific.

KEY WORDS

behavioural change, developmental rules, equifinality, continuity, plasticity, sensitive period.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la variabilidad comportamental ha sido uno de los temas centrales en la ciencia de la conducta. Determinar las causas de que un organismo se comporte de la manera en la que lo hace y de forma distinta a otros organismos ha despertado tradicionalmente un interés que ha conducido a la búsqueda de las diferentes fuentes de variabilidad de la conducta. Posiciones tradicionales han visto el desarrollo como fruto de factores internos o externos actuando por separado. Esto ha dado lugar a que durante mucho tiempo el estudio de la variabilidad conductual se haya centrado en determinar qué porcentaje de la variación observada es debida a factores internos y qué porcentaje a factores externos. Ahora bien, la identificación de una fuente de variación, p. ej., interna, no implica que la otra, p. ej., externa, no intervenga (Bateson, 1983a). Así pues, diferencias genéticas pueden predisponer al organismo a ser más susceptible a la influencia ambiental, o cambios externos pueden desencadenar la activación de genes que hasta entonces no se habían manifestado. Por consiguiente, la separación entre los distintos determinantes de las diferencias individuales no sólo se hace difícil, sino que pierde sentido al considerar al organismo como un sistema abierto en constante interacción con su entorno (Bateson, 1983a; Bateson y Martin, 2000; Gottlieb, 1992; Hinde, 1992; Lehrman, 1953; Oyama 1982, 1985, 1993). Por otro lado, que un determinado factor pueda tener influencia en el desarrollo no quiere decir que de hecho la tenga. La existencia de múlti-

ples rutas en el desarrollo (principio de *equifinalidad*) es buena prueba de ello. Centrarse en la búsqueda de factores que puedan incidir en el desarrollo puede apartarnos de la trayectoria real del mismo, ya que se deja de lado aquello que de hecho afecta al desarrollo, por aquello que potencialmente puede afectarlo.

Más que en factores concretos que pueden alterar la expresión fenotípica comportamental del desarrollo, nos centraremos en aquellos principios generales que parecen regirlo de una forma más o menos universal. La exploración de principios generales del desarrollo que subyacen a todo proceso de cambio, y por tanto de la conducta humana, nos lleva a la perspectiva adoptada por un conjunto de disciplinas que si bien no tienen por objeto exclusivo de estudio el cambio, éste constituye una de las parcelas de la materia abordada. Nos referimos a la ciencia del comportamiento animal (p. ej., Alcock, 1998; Colmenares, 1996a; Goodenough, McGuire y Wallace, 2001; Hinde, 1970, 1982; Huntingford, 1984; McFarland, 1987, 1999; Timberlake, 1993), que aglutina diversas disciplinas como la etología, la psicología comparada y la psicobiología (Colmenares, 1996b; Dewsbury, 1989, 1991).

EQUIFINALIDAD Y MULTIFINALIDAD

El concepto de *equifinalidad* nace en el marco de la teoría general de sistemas (von Bertalanffy, 1976) y hace referencia a la posibilidad de los sistemas abiertos (dentro de los cuales se encuentran los seres vivos) de alcanzar un mismo estado final por diversos caminos, a diferencia de los sistemas cerrados cuyo estado final está determinado por el estado inicial del sistema. El proceso inverso, también propio de los sistemas abiertos, se denomina *multifinalidad*, esto es, cuando condiciones iniciales similares pueden llevar a estados diferentes (Arnold y Osorio, 1998). Esto tiene como consecuencia que alteraciones en las condiciones precedentes no tienen por qué conducir a diferentes estados finales. El sistema puede reconducir o amortiguar estas perturbaciones alcanzando el mismo estado por caminos distintos (von Bertalanffy, 1976).

Con anterioridad a la teoría general de sistemas, Waddington (1957) utilizó una metáfora que ha servido de base e inspiración para gran parte de la investigación sobre el desarrollo. Se concibe la existencia de un *escenario epigenético* constituido por crestas y valles de laderas más o menos pronunciadas. Cada rasgo del organismo es representado por una «canica» que discurre por este escenario, cuyas características (lo que se denomina el *paisaje epigenético*) imponen constricciones en determinados puntos de su trayectoria. Estas constricciones son las que determinan la forma particular que adopta la trayectoria individual de cada rasgo. Hay rasgos que en ciertos momentos del desarrollo atraviesan valles de laderas muy pronunciadas. El resultado es que dichos rasgos mostrarán una variación interindividual muy reducida: se dice que están muy canalizados. Las perturbaciones sólo pueden generar variabilidad interindividual en las trayectorias de desarrollo de los rasgos si dichas perturbaciones actúan en etapas en las que el rasgo en cuestión se encuentra descendiendo por un valle poco angosto, de tal modo que la canica puede rodar fuera de ese valle y emprender una trayectoria distinta a través de otro valle (*i.e.*, otra ruta ontogenética). En contraste, si el valle es un desfiladero, las alteraciones de la trayectoria serán temporales y serán corregidas por esa inercia del organismo, provocada por la elevada pendiente de las laderas, a restablecer ciertos valores. Waddington denominó *homeorresis* a la tendencia de los organismos (de su diseño) a corregir cualquier desviación, inducida por algún factor externo o interno, de la ruta ontogenética típica de la especie, ruta que por su predecibilidad y estabilidad recibió el nombre de *creoda*. El escenario epigenético supone una forma de modelizar los mecanismos implicados en el desarrollo individual, en el que se destaca la capacidad de autorregulación del organismo, capaz de salvar las perturbaciones que pueden ocurrir en su curso de desarrollo o de compensar ciertas desviaciones. El modelo de Waddington, que pretende recoger las propiedades esenciales del proceso de desarrollo, está, por tanto, en la misma línea de la *equifinalidad*: rutas distintas hacia una misma *meta*.

Aunque el modelo de Waddington es de carácter informal, muchos autores han derivado modelos más formalizados de cómo puede tener lugar esta autorregulación en el desarrollo de la conducta. Bateson (1976,

1983b) ha propuesto su extensión al campo del desarrollo conductual. La *equifinalidad* parece regir el desarrollo conductual. Un ejemplo de ello lo encontramos en el desarrollo del lenguaje. El desarrollo del lenguaje en el niño exhibe una gran variedad de patrones de cambio. Existen diferencias importantes tanto en el comienzo de los primeros atisbos del lenguaje en el niño como en el ritmo de desarrollo de esta función. Esto hace que su desarrollo en un determinado estadio sea un predictor muy pobre de estadios posteriores.

Aunque recomiende su uso, Bateson (1976) también señala algunos problemas fundamentales en la aplicación de este principio. Además del problema de la medición del cambio, nos encontramos con los problemas de índole filosófica y taxonómica de establecer cuándo dos estados deben considerarse distintos. El problema es el siguiente: cuando se habla de un mismo estado final, qué propiedades o principios generales son los que hacen que dos estados pertenezcan a la misma categoría, es decir, sean contemplados como equivalentes. El estudio de la *equifinalidad* se hace especialmente complicado cuando se analizan pautas de conducta social. La noción de *equifinalidad* hace referencia a la existencia de un estado final o estacionario (Sackett, Sameroff, Cairns y Suomi, 1981) cuya identificación resulta difícil en el caso de la conducta social. Sackett et al. (1981) hacen hincapié en la especial dependencia del comportamiento social con respecto del contexto en el que éste ocurre y la posibilidad, por tanto, de que existan diferentes rutas con diferentes finales respondiendo, por tanto, al proceso inverso o *multifinalidad* –un mismo principio y diferentes finales (Arnold y Osorio, 1998)–. Las llamadas *tácticas alternativas* (Caro y Bateson, 1986) podrían situarse en esta línea.

AUTORREGULACIÓN DEL DESARROLLO

Aunque la conducta de un individuo en un momento concreto de su desarrollo está controlada por un complejo sistema, esto no impide que existan regularidades en el comportamiento de los individuos de la misma especie. Estas regularidades implican la existencia de mecanismos de con-

trol, tanto internos como externos, y de ciertas reglas que gobiernan lo que se han denominado rutas o trayectorias de desarrollo –*developmental pathways*– (Bateson, 1976; Chalmers, 1987).

Bateson (1976) hipotetiza cómo pueden funcionar y qué características deben poseer el conjunto de reglas que controlan el desarrollo comportamental. La comparación entre el estado actual y un «estado ideal», internalizado por el individuo, podría actuar controlando ese desarrollo. Estados de privación, ya sea ésta física o social, que interfirieran en el desarrollo comportamental de un individuo, podrían ser *compensados* si existiera un sistema que en cada momento comparara su estado actual con el óptimo, es decir, con el que «debería tener» para maximizar una determinada función. Un sistema de estas características debería poseer como propiedad fundamental la flexibilidad a la hora de regular el modo de alcanzar este «estado ideal». Ya hemos visto que diferentes caminos pueden conducir a un mismo punto (*equifinalidad*); ahora bien, una vez que el individuo selecciona uno de ellos, tiende, por un proceso de validación funcional (véase Jacobson, 1969), a seguir esa vía. De este modo, los individuos pueden adoptar diferentes estilos comportamentales, ya sean debidos al azar o por constricciones del entorno (Bateson, 1976). Un mismo final podría ser conseguido por sistemas alternativos operando en determinadas circunstancias, lo que sería de gran valor adaptativo para el individuo en caso de que uno de ellos fallara o en caso de que su valor funcional difiriera en entornos distintos. Los trabajos sobre el desarrollo del canto en las aves parecen apoyar la existencia de estos mecanismos en función de condiciones exteriores (Bateson, 1976). Bateson plantea la posibilidad de que algunos mecanismos de control sean asimismo modificados por la experiencia, es decir, postula la existencia de reglas que cambian reglas, ajustando al organismo a las condiciones del entorno (Bateson, 1983b). La predisposición del organismo a aprender determinadas cosas (Hinde y Stevenson-Hinde, 1973) puede modificar la información con la que trabajan los mecanismos de control del desarrollo conductual así como el mecanismo en sí mismo (Bateson, 1976, 1983b).

Las reglas de desarrollo parecen requerir la existencia de mecanismos de autorregulación mediante los cuales el organismo recibe información sobre la realización de su conducta que posteriormente guía su dirección (Chalmers, 1987). La ocurrencia de cambios conductuales en ausencia de cambios fisiológicos ha llevado a diferentes autores a proponer modelos de desarrollo que incluyen reglas de desarrollo junto a mecanismos que implementan dichas reglas. Entre otras, la teoría de la inversión parental de Trivers (1972) o la del juego desarrollada por Fagen (1981) responden a este modelo. Desde un punto de vista funcional, si la cantidad de ejecución de una determinada conducta es importante para el individuo, entonces cabe esperar que se hayan desarrollado mecanismos que gobiernen su frecuencia (Chalmers, 1987).

Chalmers (1987) distingue entre las reglas que controlan la ruta del desarrollo (*directing rules*) y aquellas que determinan el final de una fase (*stopping rules*). Las primeras requieren tanto una evaluación cuantitativa de la conducta, como su comparación con un patrón o valor ideal. La evaluación cuantitativa, ya sea sobre el patrón motor o sobre sus consecuencias, puede ser instantánea (qué es lo que el individuo hace en un determinado momento) o acumulativa (qué es lo que el individuo ha hecho hasta ese momento). En cuanto a la comparación con un patrón, este puede ser dependiente o independiente de la edad. Las reglas que determinan el final de la conducta o patrón conductual también pueden responder a factores diferentes. Así, el final puede venir marcado por la cantidad de conducta realizada o puede ser independiente de ésta, dependiendo de claves internas, asociadas a la edad, o de claves externas.

En función del tipo de regla, tanto en las reglas de dirección como en las que marcan el final del patrón conductual, las perturbaciones en el desarrollo tendrán diferentes efectos (Chalmers, 1987). Las reglas pueden ser de tal naturaleza que cambien el valor ideal del sujeto bajo determinadas circunstancias. Por ejemplo, en ocasiones no es conveniente poner en marcha los mecanismos de compensación si el coste de alcanzar un valor determinado supera a los beneficios. Es lo que en palabras de Bateson y Martin (2000, pág. 111) supone hacer «*the best of a bad job*». El organismo

puede potenciar otras cualidades y ser competitivo aunque no haya alcanzado los valores previamente ideales. Si la divergencia con respecto a la norma está dentro de las capacidades del sistema, el desarrollo podría volver a su curso normal; de lo contrario, los mecanismos de control podrían dejar de operar pudiendo tener efectos a largo plazo (Hinde y Bateson, 1984).

La posibilidad de modificar las reglas tiene importantes repercusiones en las relaciones sociales. El comportamiento «ideal» de un individuo puede verse modificado en su relación con los otros. Modelos comportamentales de uno de los individuos de la relación pueden modificar los del otro produciéndose una interacción dinámica que modifica tanto la relación entre ambos como el comportamiento de cada uno de los individuos que afectará, a su vez, a la interacción con los otros. Los trabajos de Hinde y Simpson (1975) con macacos rhesus revelan que a medida que avanza el desarrollo, cada uno de los miembros de la díada madre-cría se muestra más receptivo a las «claves» conductuales proporcionadas por el otro. Bateson (1976) presenta un marco que, como él mismo indica, integra la perspectiva basada en los mecanismos de control del desarrollo y la de aquellas posturas más centradas en la interacción. El hecho de que determinados factores no tengan efectos a largo plazo no implica necesariamente que no tengan relevancia, podrían ser indicadores de mecanismos de compensación. Por otro lado, la existencia de cambios inducidos por el entorno, no descarta la existencia de control interno. De hecho, la plasticidad conductual puede apoyarse en los mecanismos que controlan la acción del organismo.

CONTINUIDAD Y ESTABILIDAD

Uno de los temas más controvertidos en el estudio del desarrollo ha sido el de si éste constituye un proceso de naturaleza continua o discontinua. Esta polémica ha generado una gran cantidad de trabajos que, de una forma u otra, han intentado apoyar empíricamente las dos posiciones enfrentadas. Una posición continuista sostiene que estadios precedentes

determinan estadios posteriores del desarrollo. Si esto es así, la experiencia temprana es esencial y predictiva del comportamiento futuro (Bowlby, 1951; Spitz, 1945). Una posición discontinuista, en cambio, postula que el desarrollo conductual está afectado por factores discretos por lo que experiencias previas no son determinantes del desarrollo posterior. La experiencia anterior sería un factor necesario pero no suficiente para el comportamiento que manifiesta el organismo en etapas posteriores (Clarke y Clarke, 1976; Kagan, 1976, 1992; Kagan y Klein, 1973).

Planteamientos mecanicistas han defendido una visión continuista del desarrollo (Bijou y Baer, 1968), al considerar que las propiedades de niveles superiores se derivan de las de los niveles inferiores, por lo que cualquier perturbación en niveles inferiores se trasladará a los superiores. Una visión organicista (p. ej., Werner, 1948), por el contrario, contempla el desarrollo como discontinuo, considerando la existencia de propiedades emergentes en cada nivel. De esta forma las desviaciones que tengan lugar en niveles inferiores no tienen por qué trasladarse a niveles superiores (Clarke y Clarke, 1976; Kagan, 1978, 1980, 1982).

Desde posiciones organicistas (p. ej., Mason, 1979, 1984; Werner, 1948) se ha tratado la continuidad como algo del todo, mientras que la discontinuidad residiría en las estructuras. El organismo deviene cambio, pero en esta sucesión de cambios que supone la ontogenia, cada organismo preserva su individualidad. Nuevas estructuras van sucediéndose, pero todas ellas preservan la coherencia que hacen de un individuo un organismo único. En el modelo organísmico (Gottlieb, 1976; Kuo, 1976; Schneirla, 1965), la continuidad reside en la interacción continua del organismo con el entorno. La interacción con el entorno en el que se desarrolla el organismo es el mecanismo responsable tanto de cambios conductuales como de cambios estructurales. Desde esta visión holista, la experiencia sólo puede entenderse en términos de la interacción de una determinada estructura en un ambiente concreto. La conducta no es isomorfa de estructuras psicológicas o comportamentales. Los efectos de las condiciones de desarrollo no aparecen de una forma invariante en el comportamiento del individuo. Es la interacción de las condiciones previas, que predisponen al organismo de

una forma concreta, y las circunstancias actuales, la que lleva al individuo a comportarse de la forma en la que lo hace en un momento determinado de su desarrollo (Hinde y Bateson, 1984). La continuidad en el desarrollo, más que buscarse en la estabilidad comportamental de un estadio a otro, reside en la «*coherencia a través de transformaciones*» (Sroufe, 1979). Los cambios repentinos en la conducta pueden aparecer por procesos de diferente naturaleza, desde factores predisponentes que generan las condiciones necesarias para cambios repentinos posteriores, hasta los fenómenos de sensibilidad especial, que trataremos más adelante. La conducta del individuo está profundamente influida por el entorno, tanto físico como social, en el que se encuentra. La presencia de continuidades o discontinuidades muchas veces no reflejan más que el efecto del contexto en el que está teniendo lugar la conducta (Hinde y Bateson, 1984). En la línea de evidencia de este papel del entorno con relación al problema de la discontinuidad en la conducta se encuentran los experimentos de separación madre-cría llevados a cabo con macacos rhesus (Hinde y Spencer-Booth, 1971). El efecto de la separación temprana sólo parecía aflorar en determinados contextos, no existiendo ninguna diferencia comportamental entre individuos criados en diferentes condiciones cuando eran expuestos, posteriormente, a contextos estimulares «normales». Cambios en el entorno pueden enmascarar o desvelar continuidades en el desarrollo, en el sentido de efectos a largo plazo de experiencias tempranas (Suomi, 1997).

El debate entre continuidad o discontinuidad, plagado como está de problemas metodológicos y conceptuales (Emmerich 1964; Hinde y Bateson, 1984; Kagan, 1978; Lerner, 1976; McCall, 1979; Pérez Pereira, 1995; Sackett *et al.*, 1981), no hace más que enturbiar el entendimiento de la verdadera naturaleza del desarrollo. El organismo es continuidad y cambio al mismo tiempo, en un proceso único donde todo lo que le sucede contribuye de una forma interactiva a su desarrollo. El desarrollo es tal que con frecuencia determinadas perturbaciones podrán ser asimiladas por el organismo, afectando por tanto a tan sólo una fase de desarrollo, otras, por el contrario, caerán fuera de la capacidad reguladora del organismo, produciendo cambios que marcarán experiencias sucesivas. En ocasiones, el

entorno facilitará un comportamiento homogéneo de los organismos con independencia de su historia pasada mientras que, en otras, el entorno será la base sobre la que se manifiesten experiencias individuales que marcarán las diferencias. Una visión de este tipo no puede ubicarse ni en una posición continuista ni en una discontinuista, sino en una visión holista donde el desarrollo es tanto proceso continuo como discontinuo.

PLASTICIDAD COMPORTAMENTAL

El estudio de la ontogenia se ha interesado por la identificación tanto del curso normal del desarrollo como de su plasticidad, *i.e.*, la determinación de hasta qué punto se puede modificar el desarrollo normativo. Esta doble tarea lleva implícita la noción de desarrollo normal, que se refiere a aquellas conductas habitualmente emitidas en contextos específicos, típicos del hábitat en el que se desarrolla la especie (Barlow, 1977; Miller, 1981). Es importante señalar que la noción de normalidad conductual no tiene nada que ver con la distinción innato/aprendido. Con frecuencia conductas típicas de la especie son producto, en gran medida, de la experiencia (Gottlieb, 1976).

La plasticidad comportamental se refiere al grado de modificabilidad de la conducta. Son frecuentes dos usos del término plasticidad. El primero de ellos se refiere al rango de variación propia del desarrollo normal y el segundo a la modificación que puede sufrir la conducta fuera del rango normativo de variabilidad. En su primera acepción, la plasticidad ocurre dentro del desarrollo normativo, la plasticidad es parte de la norma; mientras que en su acepción más extrema, plasticidad es precisamente aquello que se sale de la norma de la especie. En este segundo caso, determinadas contingencias, fundamentalmente ambientales, generan esta *maleabilidad inducida* (Gottlieb, 1976). La plasticidad comportamental hace posible la emergencia de comportamientos que no se desarrollarían en condiciones normales, pero que el individuo tiene capacidad de manifestarlos. Son comportamientos con valor adaptativo para el organismo (Kuo, 1976). En este sentido es importante distinguir los cambios conductuales fruto de la

plasticidad comportamental del individuo, y en sí mismos adaptativos, de las llamadas conductas anormales maladaptativas, que pueden surgir por alteraciones en algún factor de los que controlan el desarrollo.

La plasticidad es una característica esencial en todos los niveles de un organismo, filogenético, genético e histogenético (de Beer, 1958), morfológico y fisiológico (Kuo, 1976), pudiéndose distinguir, asimismo, diferentes dimensiones. Así, se habla de plasticidad general y de sensibilidad especial (Mason, 1979).

El potencial conductual con el que puede manifestarse un organismo es muy superior al que expresa durante el curso de su desarrollo. Este potencial, sin duda, confiere ventajas adaptativas si se producen cambios en el entorno, lo que sugiere como hipótesis plausible que la evolución haya favorecido el mantenimiento de un grado de plasticidad más allá del rango de variación típico de la especie. La plasticidad puede estar asentada sobre distintos procesos. Una de las vías por las que el organismo puede alcanzar un grado de plasticidad elevado es a través del aprendizaje. El aprendizaje confiere al organismo la capacidad de modificar su comportamiento, su relación con el entorno, en función de la información obtenida a partir de la experiencia. Esta información es esencial para poder hacer más predecible, más controlable, el entorno de desarrollo y para poder activar tácticas alternativas (Caro y Bateson, 1986).

Estos cambios conductuales, resultado de alteraciones en las condiciones de desarrollo, y producto, por tanto, de la plasticidad comportamental, han sido bautizados por Kuo (1976) como *neofenotipos* conductuales y a su proceso de emergencia se le denomina *neofenogénesis*. Lo que llamamos desarrollo normal no es más que la expresión del comportamiento en un determinado contexto de desarrollo. Alteraciones en este contexto normal llevarán a nuevas expresiones comportamentales. En esta misma línea se sitúa el concepto de *norma de reacción* introducido por Gottlieb (1992). Este autor sostiene que el fenotipo exhibido por un individuo es el producto de un genotipo particular desarrollado en unas circunstancias especiales. Los trabajos de Cooper y Zubek (1958) sobre la capacidad de aprendizaje en ratas,

y la ausencia de diferencias ante condiciones extremas, llevaron a Gottlieb (*op. cit.*) a plantear la tesis de que las posibilidades de ese genotipo son tantas como posibles entornos de desarrollo haya, no hay limitación alguna (inherente en la idea de *rango de reacción*) en el desarrollo. No podemos predecir, por tanto, cómo se comportaría dicho organismo en un entorno distinto porque las posibilidades son infinitas, no hay *rango de reacción* sino *norma de reacción* (Gottlieb, 1992).

PERIODO CRÍTICO Y SENSIBLE

En estrecha relación con el concepto de la plasticidad conductual se encuentra el de periodo crítico o periodo sensible, aludido anteriormente. Junto a esta plasticidad general consustancial al desarrollo, existen periodos de una sensibilidad especial caracterizados por una mayor permeabilidad al efecto de la experiencia. Son periodos, por tanto, de una mayor susceptibilidad a las influencias ambientales. La idea de cambios en la sensibilidad a la experiencia ha sido un tema central en el estudio de la ontogenia del comportamiento, ligado fundamentalmente a los fenómenos de la impronta y del canto en las aves. La concepción, sin embargo, ha experimentado un importante cambio desde sus primeras aproximaciones.

El estudio del desarrollo de la impronta (Bateson, 1991) y del canto en las aves (Nottebohm, 1970), así como del desarrollo del lenguaje humano (Doupe y Kuhl, 1999), llevaron a la formulación del concepto de periodo crítico, un periodo de máxima susceptibilidad a la experiencia ambiental, con efectos a largo plazo (*i.e.*, irreversibles). El periodo crítico, que se caracterizaba por su carácter abrupto, *i.e.*, ventana de tiempo de extrema susceptibilidad, seguida y precedida por absoluta impermeabilidad al entorno, ponía el acento en el carácter continuo del desarrollo y en el papel determinante de las primeras experiencias sobre el resto de la ontogenia. La idea tradicional de continuidad en el desarrollo y del papel determinante de la experiencia temprana fue posteriormente criticada, como vimos al tratar el tema de la continuidad y discontinuidad en el desarrollo (Clarke y Clarke, 1976; Kagan, 1984).

Trabajos experimentales realizados en los años cincuenta y sesenta (Bateson, 1979; Immelmann y Suomi, 1981) justificaron la modificación y suavización de la noción de periodo crítico, haciendo hincapié en su carácter gradual, reversible y parcialmente controlado por el medio en lo que se refiere al momento del desarrollo en el que la sensibilidad se manifiesta. Con ello, el término *crítico* se sustituyó por el de *sensible*.

El concepto de periodo crítico, en su acepción más extrema, o sensible, en su acepción más moderada, ha permanecido en el marco de la vieja polémica herencia/medio, asociándose, dentro de ésta, a una posición de carácter hereditario. Autores como Oyama (1982, 1985) reclaman su reubicación dentro de la perspectiva interactiva herencia/medio, mantenida por investigadores como Schneirla, Lehrman y Hinde, entre otros. Desde esta posición, el periodo sensible supondría un momento de mayor competencia para intercambios entre el organismo y su entorno. El desarrollo, producto de la interacción del organismo con su entorno, tendría en los periodos sensibles los momentos de mayor operatividad. De ahí las palabras de Hinde: «...*the problem of sensitive periods for learning is the problem of the ontogeny of behaviour itself...*» (Hinde, 1970, pág. 566). Durante su ontogenia, el organismo va atravesando fases sucesivas en las que van cambiando los efectos que sobre él pueda tener el entorno. Su fenotipo conductual va siendo modificado en un proceso interactivo con un entorno que en cada fase del desarrollo presenta experiencias cuyo efecto potencial sobre el individuo está sujeto a cambios (Oyama, 1979).

La idea de periodo sensible ha llevado asociada una serie de concepciones erróneas que han sido criticadas y revisadas por diferentes autores (Bateson y Hinde, 1987; Hinde y Bateson, 1984; Oyama, 1979). En primer lugar, la existencia de periodos sensibles no implica necesariamente que su duración no dependa de factores ambientales o incluso de los logros alcanzados por el individuo. En segundo lugar, el periodo sensible es un término puramente descriptivo y no explicativo, los mecanismos responsables pueden diferir entre diferentes periodos así como con respecto al inicio y fin de los mismos. Por último, una cuestión fundamental es la del valor funcional de estos periodos. Los periodos críticos, más que tener un valor

funcional en sí mismos, podrían ser periodos de máxima reorganización y, por tanto, muy susceptibles a cualquier fuente de perturbación (Bateson, 1979; Hinde y Bateson, 1984).

Durante mucho tiempo, el concepto de periodo sensible permaneció unido al papel determinante de la experiencia temprana en el desarrollo. Ahora bien, el hecho de que determinada estimulación tenga un mayor impacto en las primeras fases del desarrollo, no excluye la posibilidad de la influencia de otras experiencias, sobre la misma conducta, en fases posteriores. La irreversibilidad de los cambios producidos en periodos sensibles, defendida tradicionalmente (Immelmann, 1984) ha sido cuestionada desde diferentes campos (Clarke y Clarke, 1976; Pettigrew, 1982). Trabajos realizados sobre factores inductores de estrés y sobre neurotransmisores como la noradrenalina (Pettigrew, 1982) presentan evidencia a favor del reconocimiento de la existencia de una elevada plasticidad comportamental y de la posibilidad de la recuperación en fases avanzadas del desarrollo.

CONSIDERACIONES FINALES

El comportamiento es uno de los rasgos fenotípicos que muestra cambios durante la trayectoria vital de cualquier organismo. La comprensión de los principios tanto universales como particulares que gobiernan dichos cambios constituye un objetivo del máximo interés científico y práctico, puesto que sus efectos y los procesos que los median comprometen todos los sistemas implicados en el diseño de los organismos (i.e., fisiológico, comportamental y psicológico) y afectan, en el caso de las especies sociales con un mayor desarrollo del sistema nervioso, al bienestar psicológico y social de los individuos y, en última instancia, a su eficacia biológica. En este artículo se ha presentado una breve panorámica de los problemas empíricos, de los conceptos, de las posiciones teóricas y de las controversias más significativas y persistentes dentro de este área multidisciplinar que agrupa a las diversas disciplinas cuyo objeto de estudio es la conducta animal y humana (p. ej., la Psicología Evolutiva, la Psicología Comparada, la Psicobiología y la Etología). El estudio del curso del desarrollo del comportamiento requiere la identifica-

ción de relaciones entre variables cuyos efectos pueden manifestarse de forma retardada dentro de la trayectoria vital de los individuos. La existencia de estos retardos, la paradójica «convivencia» de procesos reversibles e irreversibles, la posibilidad de que las «metas» evolutivas parciales o finales se puedan alcanzar por rutas alternativas (equifinalidad), la constatación de que el comportamiento puede ser controlado por mecanismos y procesos distintos en diferentes estadios de la ontogenia (continuidad), y el hecho de que la sensibilidad del comportamiento del organismo a los diversos factores que intervienen en su desarrollo cambie durante el curso del mismo hacen que el estudio de esta área constituya, sin duda, un desafío. La concepción actual del desarrollo del comportamiento (y de otros rasgos) hace hincapié en la continua interacción entre el organismo y el ambiente que determina su co-evolución en el sentido ontogenético y filogenético. El avance en la comprensión de este proceso de epigénesis probabilística requiere la clarificación de las herramientas teóricas, conceptuales y metodológicas que nos permitan develar las reglas y los principios que expliquen al mismo tiempo la singularidad de la ontogenia del comportamiento de cada individuo y la universalidad de muchas de sus características que a menudo trascienden no sólo al sujeto sino también a los miembros de una especie. En este sentido, la perspectiva comparada puede contribuir de forma significativa al esclarecimiento de algunos de los enigmas que plantea la comprensión de la relación entre la ontogenia y la filogenia.

REFERENCIAS

- Alcock, J. (1998). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Arnold, M. y Osorio, F. (1998). Introducción a los conceptos básicos de la Teoría General de Sistemas. Cinta de Moebio n°3, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile.
- Barlow, G. W. (1977). Modal Action Patterns. En T. A. Sebeok (Ed.), *How Animals Communicate* (pp. 98-134). Bloomington: Indiana University Press.

- Bateson, P. P. G. (1976). Rules and reciprocity in behavioural development. En P.P.G. Bateson y R.A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology* (pp.401-421). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, P. P. G. (1979). How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour*, 27, 470-486.
- Bateson, P. P. G. (1983a). Genes, environment and the development of behaviour. En T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour, Vol. 3: Genes, Development and Learning* (pp. 52-81). Oxford: Blackwell.
- Bateson, P. P. G. (1983b). Rules for changing the rules. En D. S. Bendall (Ed.), *Evolution from molecules to man* (pp.483-507). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, P. P. G. (1991). Making sense of behavioural development in the chick. En R. Andrew (Ed.), *Neural and behavioural plasticity* (pp. 113-132). Oxford: Oxford University Press.
- Bateson, P. P. G. y Hinde, R. A. (1987). Developmental changes in sensitivity to experience. En M. H. Bornstein (Ed.), *Sensitive Periods in Development* (pp. 19-34). Hillsdale, N. J.: Erlbaum Associates.
- Bateson, P. P. G. y Martin, P. (2000). *Design for a life. How behaviour develops*. Londres: Vintage.
- Bijou, S. W. y Baer, D.M. (1968): Child behaviour and development. *International Journal of Psychology*, 3, 221-236.
- Bowlby, J. (1951). *Maternal care and mental health*. World Health Organization.
- Caro, T. M. y Bateson, P. P. G. (1986). Organization and ontogeny of alternative tactics. *Animal Behaviour*, 34, 1483-1489.
- Clarke A. D. B. y Clarke, A. M. (1976). The formative years?. En A. M. Clarke y A. D. B. Clarke (Eds.), *Early experience*. Londres: Open Books.
- Colmenares, F. (1996a). Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal: Introducción. En F. Colmenares (Eds.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 17-50). Madrid: Síntesis.

- Colmenares, F. (1996b). Etología, Biología y Psicología: Relaciones interdisciplinarias. En F. Colmenares (Eds.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 51-111). Madrid: Síntesis.
- Cooper, R. M. y Zubek, J. P. (1958). Effects of enriched and restricted early environments on the learning ability of bright and dull rats. *Canadian Journal of Psychology*, 12, 159-164.
- Chalmers, N. R. (1987). Developmental pathways of behaviour. *Animal Behaviour*, 35, 659-674.
- De Beer, G. (1958). *Embryos and ancestors*. Oxford: Clarendon.
- Dewsbury, D. A. (1989). Comparative psychology, ethology, and animal behaviour. *Annual Review of Psychology*, 40, 581-602.
- Dewsbury, D. A. (1991). «Psychobiology». *American Psychologist*, 46, 198-205.
- Doupe, A.J. y Kuhl, P.K. (1999). Birdsong and human speech. Common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 567-631.
- Emmerich, W. (1964). Continuity and stability in early social development. *Child Development* 35, 31-332.
- Fagen, R. M. (1981). *Animal play behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Goodenough, J., McGuire, B. y Wallace, R. A. (2001). *Perspectives on animal behaviour*. Nueva York: Wiley.
- Gottlieb, G. (1976). Conceptions of prenatal development: Behavioural embryology. *Psychological Review*, 83, 215-234.
- Gottlieb, G. (1992). *Individual development and evolution: The genesis of novel behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Hinde, R. (1970). *Animal behaviour: A synthesis of ethology and comparative Psychology*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Hinde, R. A. (1982). *Ethology: Its nature and relations with other sciences*. Oxford: Oxford University Press.
- Hinde, R. A. (1992). Developmental Psychology in the context of other Behavioural Sciences. *Developmental Psychology*, 28, 1018-1029.

- Hinde, R. A. y Bateson, P. P. G. (1984). Discontinuities versus continuities in behavioural development and the neglect of process. *International Journal of Behavioural Development*, 7, 129-143.
- Hinde, R. A. y Simpson, M. (1975). Qualities of mother-infant relationships in monkeys. En *Parent-infant Interactions. Ciba Foundation Symposium*, 33, pp. 39-67. Amsterdam: Elsevier.
- Hinde, R. A. y Spencer-Booth, Y. (1971). Effects of brief separation from mother on Rhesus monkeys. *Science*, 173, 111-118.
- Hinde, R. A. y Stevenson-Hinde, J. (Eds.). (1973). *Constraints on Learning*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Huntingford, F. (1984). *The study of animal behaviour*. Londres: Chapman & Hall.
- Immelman, K. (1984). The natural history of bird learning. En P. Marler & H.S. Terrace (Eds.), *The biology of learning*. Berlín: Springer-Verlag.
- Immelmann, K. y Suomi, S. J. (1981). Sensitive phases in development. En K. Immelman, G.W. Barlow, L. Petrinowich y M. Main (Eds.), *Behavioural development* (pp. 395-431). Londres: Academic Press.
- Jacobson, M. (1969). Development of specific neuronal connections. *Science*, 163, 543-547.
- Kagan, J. (1976). Resilience and continuity in psychological development. En A. M. Clarke y A. D. B. Clarke (Eds.), *Early experience*. Londres: Open Books.
- Kagan, J. (1978). Continuity and change in human development. En P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 3: Social Behaviour* (pp. 67-84). Nueva York: Plenum.
- Kagan, J. (1980). Four questions in psychological development. *International Journal of Behavioural Development*, 3, 231-241.
- Kagan, J. (1982). *Psychological research on the human infant: An evaluative summary*. Nueva York: William T. Grant Foundation.
- Kagan, J. (1984). *The nature of the child*. Nueva York: Basic Books. (El niño hoy. Desarrollo humano y familia. Madrid: Espasa Calpe. 1987).

- Kagan, J. (1992). Yesterday's premises, tomorrows promises. *Developmental Psychology*, 28, 990-997.
- Kagan, J. y Klein, R. E. (1973). Cross-cultural perspectives on early development. *American Psychologist*, 28, 947-961.
- Kuo, Z.Y. (1976). *The dynamics of behavioural development: An epigenetic view*. N.Y.: Plenum.
- Lehrman, D. S. (1953). A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behaviour. *Quarterly Review of Biology*, 28, 337-363.
- Lerner, R. M. (1976). *Concepts and theories of human development*. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley.
- Mason, W. A. (1979). Ontogeny of Social Behaviour. En P. Marler y J. G. Vandenbergh (Eds.), *Handbook of Behavioural Neurobiology. Vol 3. Social Behaviour and Communication* (pp. 1-28). Nueva York: Plenum.
- Mason, W. A. (1984). Animal learning: Experience, life modes and cognitive style. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 77, 45-56.
- McCall, R. B. (1979). The development of intellectual functioning and the prediction of later I. Q. En J. D. Osofsky (Ed.), *Handbook of infant development*. Nueva York: Wiley.
- McFarland, D. (1999). *Animal behaviour: Psychobiology, ethology and evolution*. Harlow: Longman.
- McFarland, D. (Ed.) (1987). *The Oxford companion to animal behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Miller, D. B. (1981). Conceptual strategies in behavioural development: Normal development and plasticity. En K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinowich y M. Main (Eds.), *Behavioural development* (pp. 58-82). Londres: Academic Press.
- Nottebohm, F. (1970). Ontogeny of birdsong. *Science*, 167, 950-956.
- Oyama, S. (1979). The concept of the sensitive period in developmental studies. *Merrill Palmer Quarterly*, 25, 83-103.
- Oyama, S. (1982). A reformulation of the concept of maturation. En P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 5* (pp. 101-131). New York: Plenum.

- Oyama, S. (1985). *The Ontogeny of information. Developmental systems and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oyama, S. (1993). Constraints and development. *Netherlands Journal of Zoology*, 43, 6-16.
- Pérez Pereira, M. (1995). *Nuevas perspectivas en psicología del desarrollo*. Madrid: Alianza.
- Pettigrew, J.D. (1982). Pharmacologic control of cortical plasticity. *Retina*, 2, 360-372.
- Sackett, G. P., Sameroff, A. J., Cairns, R. B. y Suomi, S. J. (1981). Continuity in behavioural development: Theoretical and empirical issues. En K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinowich y M. Main (Eds.), *Behavioural development* (pp. 23-57). Londres: Academic Press.
- Schneirla, T. G. (1965). Aspects of stimulation and organization in approach/Withdrawal processes underlying vertebrate behavioural development. En D. S. Lehrman, R. A. Hinde y E. Shaw (Eds.), *Advances in the Study of Behavior* (pp. 1-74). Londres: Academic Press.
- Spitz, R. (1945). Hospitalism: an inquiry into the genesis of psychiatric conditions in early childhood. *Psychoanalytic Study of the Child*, 1, 53-74.
- Sroufe, L. A. (1979). The coherence of individual development. *American Psychologist*, 34, 834-841.
- Suomi, S. J. (1997). Early determinants of behaviour: Evidence from primate studies. *British Medical Bulletin*, 53, 170-184.
- Timberlake, W. (1993). Animal behavior: A continuing synthesis. *Annual Review of Psychology*, 44, 675-708.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Eds.), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago: Aldine.
- Von Bertalanffy, L. (1976). *Teoría General de los Sistemas*. Buenos Aires: Fondo de Cultura Económica.
- Waddington, C. H. (1957). *The strategy of genes*. Londres: Allen and Sons.
- Werner, H. (1948). *Comparative psychology of mental development*. Nueva York: International University Press.