

## Perspectivas para la biopsicología de las primeras décadas del siglo XXI

Juan D. Delius  
Adriana Godoy  
Martín Acerbo  
*Universidad de Konstanz*

*El trabajo traza esquemáticamente el probable desarrollo de la biopsicología durante los comienzos del siglo XXI desde el punto de vista del primer autor quien comenzó su carrera como biólogo y la está terminando como psicólogo. Las anticipaciones de futuro son desarrolladas a partir del concepto de que cualquier acto de conducta o de conciencia de un organismo es siempre el producto final de tres procesos históricos: filogenia, ontogenia y fisiogenia. Se considera que la teoría de la evolución biológica, suplementada por la más novel teoría de la evolución cultural cobrará un creciente valor explicativo en la psicología. Los genes, como productos moleculares de la filogenia, van a ser progresivamente reconocidos como los más importantes determinantes de la ontogenia neural. La mejorada comprensión de sus acciones ayudará a caracterizar más ciertamente la influencia que la experiencia tiene sobre la conducta. Las explicaciones fisiogénicas del comportamiento y la conciencia se basarán más y más en la descripción del funcionamiento de redes neurales. La complejidad de redes neurales naturales a su vez promoverá el estudio de redes neurales artificiales como modelos. Se recomienda que la psicología académica no se despegue institucionalmente de lo que será de forma creciente su más importante fundamento científico, la biopsicología.*

*Palabras clave: biopsicología, filogenia, ontogenia, fisiogenia, genética, humanos, animals, animats, redes neuronales, comportamiento, conciencia, cognición*

*The paper sketches the potential developments of biopsychology during the beginning of the 21st century from the perspective of the senior*

**Agradecimientos:** El primer autor expresa su agradecimiento a la/los colegas L. Aldavert-Vera, D. Costa-Miserachs e I. Morgado-Bernal (Barcelona), V. Simón (Valencia) y P. Gargiulo (Mendoza) por haber mantenido su castellano a través de variadas e inspiradoras conversaciones. Agradece también a sus pasados y presentes colaboradores/as D. Parker (Glasgow), J. Emmerton (Purdue), C. Lombardi (Buenos Aires), O. Güntürkün (Bochum), R. Jäger (Konstanz), W. Hörster (Konstanz), L. von Fersen (Nürenberg), C. Wynne (Perth), M. Siemann (Konstanz) y a J. Östheim (Konstanz) sus múltiples y esenciales sugerencias a lo largo de muchos años. Gracias, de todos los autores, a la *Deutsche Forschungsgemeinschaft*, Bonn, por el apoyo que ha brindado a nuestra investigación.

**Correspondencia:** Allgemeine Psychologie, Universität Konstanz, P.O. Box 5560, C.36. D 78457 Konstanz, Alemania.

*author who started his career as a biologist and is ending it as a psychologist. The projections are developed along the concept that any act of behaviour or conscience shown by any organism is always the final product of three historical processes: phylogeny, ontogeny and physiogeny. It is argued that the theory of biological evolution, supplemented by the newer theory of cultural evolution, will gain an increasing explanatory role in psychology. Genes, the molecular condensates of phylogeny, will be increasingly recognised as the most important determinant of neural ontogeny. The improved understanding of their action will allow a more precise characterisation of the influence that experience has upon behaviour. The physiogenic accounts of behaviour and conscience will be increasingly based on the description of the functioning of neural nets. The complexity of natural neural nets will in turn encourage the study of artificial neural net models. It is recommended that academic psychology should not estrange itself institutionally from what increasingly will be its most important scientific root, biopsychology.*

*Key words: Biopsychology, Phylogeny, Ontogeny, Physiogeny, Genetics, Humans, Animals, Animats, Neural networks, Behaviour, Conscience, Cognition.*

Estas son unas miopes y arriesgadas proyecciones acerca de la biopsicología de principios del siglo XXI, que concibe el primer autor, quien halló su vocación de biólogo a mitad del corriente siglo, que se convirtió en psicólogo unos 20 años más tarde y que cesará de actuar con el comienzo del nuevo milenio.<sup>1</sup>

Hay pocas dudas de que dentro de los diversos campos de la psicología, la biopsicología es la que ha hecho los mayores avances científicos durante la segunda mitad del siglo XX. Se concretó primeramente como psicología fisiológica bajo la guía de Karl Lashley (1930) basándose sobre varias raíces que en parte se remontaban a los mismos principios del siglo, entre otras las iniciadas por Ivan Pavlov, (1927), Walter Hess (1932) y Heinrich Klüver (1933). Desde comienzos de los años 50 ha ampliado su enfoque continuamente aprovechando los enormes avances que, desde entonces, han experimentado la neurobiología, la biología molecular (Pinel 1997), la ontobiología, la ecobiología y la filobiología hasta invadir prácticamente todos los ámbitos de la psicología, incluyendo campos que en sus orígenes fueron exclusivamente sociológicos o psicológicos tales como la psicología social (Emlen 1995) y la psicología cognitiva (Cosmides 1989). Para

1. Una mini-biografía probablemente ayudará al lector a interpretar estos pronósticos. Después de gozar de una temprana iniciación ecofaunística por William Partridge (1956; Delius 1953) y otra zoológica por Josué Nuñez (Nuñez y Dent 1970) en Buenos Aires, el autor se formó bajo la influencia etocognitiva de Otto Koehler (1941) y la neurofisiológica de Richard Jung (1964) en Freiburg, y finalmente se graduó bajo la dirección etofisiológica de Georg Birukow (1960) en Göttingen y la etoecológica de Niko Tinbergen (1962; Delius 1963) en Oxford. Su relación con la psicología comenzó en Oxford bajo la influencia fisiopsicológica de David Vowles (Harwood y Vowles 1967; Delius 1967) y la coguopsicológica de Stuart Sutherland (Sutherland y Mackintosh 1964), aunque no se concretó hasta 1967 con sucesivos cargos en los departamentos de psicología de las Universidades de Durham, Bochum y Konstanz. Los segundos autores, ambos jóvenes recientemente licenciados como biólogos en la Universidad de Buenos Aires, están trabajando actualmente con el primer autor en la Universidad de Konstanz sobre un tema biopsicológico de reconocida actualidad que merecerá mención más adelante. Han contribuido a dar alguna frescura a lo que, de otra manera, hubiera sido un recuento de las anticuadas opiniones de un casi-pensionista y han ayudado a mejorar su ya muy herrumbrado castellano rioplatense.

organizar los contenidos de estas anticipaciones del futuro nos valemos de un esquema concebido por Tinbergen según el cual el comportamiento y la conciencia de un individuo, sea animal o humano, así como todas las demás características del organismo en un momento dado, son el producto final de tres procesos biológicos que han ocurrido en una secuencia histórica a saber, la filogenia, la ontogenia y la fisiogenia. Para conveniencia del hilo de la trama, se agrega la genética y por una necesidad de algún modernismo, la animatología.

## **Filogenia**

El auge de que goza la biología actualmente dentro de la psicología tiene su origen en Charles Darwin, quien a mediados del siglo pasado, no sólo fundamentó el origen de las especies sino que también infirió la ascendencia animal de la especie humana (Darwin, 1859). El mismo Darwin demostró también las consecuencias que tiene esta circunstancia –hoy día hecho incuestionable– sobre la psicología, a través de su estudio comparativo de la expresión de las emociones (Darwin, 1872; Preuschoft, 1992). El neodarwinismo comenzó a desarrollarse a principios del siglo XX con el redescubrimiento de la genética formal de Gregor Mendel (1866), la identificación del fenómeno de las mutaciones por Hugo de Vries (1901), la aplicación de la matemática, algo más tarde, por Ronald Fisher (1930) y finalmente, con el esclarecimiento de la estructura molecular de los genes por James Watson y Francis Crick (1953) a mediados de este mismo siglo. Es la corriente teórica dominante de la biología moderna (Futuyma 1986) que culmina con la comprensión de que la especie humana, conjuntamente con todas las otras especies, no es más que el producto de un juego inevitable que protagoniza ese singular tipo de moléculas capaces de autoreplicarse, no siempre en forma perfecta, los ácidos ribonucleicos (Dawkins, 1976). La naturaleza azarosa y oportunista de este juego contraviene la creencia en un mundo esencialmente racional, que hasta hoy parece ser el fundamento filosófico dominante de la psicología y que, frecuentemente, se desentiende de la evolución biológica con el argumento de que la teoría neodarwiniana no es una teoría científica de acuerdo a los cánones de la epistemología de la ciencia que está de moda, porque no es capaz de hacer predicciones precisas (Newton-Smith, 1981). Una actitud peculiar, dado que la filobiología se basa en un proceso de una realidad incontestable que, de hecho, explica el origen de la biosfera, así como el de la especie humana, tal y como lo previó Darwin hace casi un siglo y medio.

Durante los últimos 50 años, la teoría de la evolución biológica ha sido perfeccionada con respecto a su aplicabilidad a la psicología, entre otras cosas por medio de la incorporación del concepto de adecuación inclusiva o eficacia darwiniana (Hamilton, 1964) y por la introducción de la teoría de los juegos (Maynard Smith, 1982), de modo que apenas queda lugar para nuevos aportes de mayor importancia. Pero es seguro que la aplicación de la teoría a diversas clases de conductas animales y humanas seguirá en aumento. En las décadas pasadas, a pesar de la empecinada resistencia por parte de las ciencias sociales de

viejo corte, las consideraciones de tipo evolutivo comenzaron a jugar un papel apreciable bajo el rótulo de sociobiología (Wilson, 1975) proveyendo marcos teóricos a algunas áreas de la psicología a las que previamente les faltaba toda clase de explicación racional, como por ejemplo la distribución del altruismo, la epidemiología del homicidio, la elección del cónyuge, las incidencias del rapto sexual, y muchas otras (Daly y Wilson, 1988; Thornhill y Thornhill, 1991). Es de prever que esta tendencia continuará en aumento con el refinamiento de los modelos y su contrastación con la realidad empírica. La inclusión de argumentos correspondientes a la evolución cultural, sin duda, ayudará a aumentar la aceptación de este tipo de modelos en el futuro próximo. Los paralelismos entre los procesos evolutivos biológicos y culturales que se han percibido en las últimas décadas, han llevado a la concepción de los memes, unidades de memoria transmitidas por aprendizaje social (Zentall y Galef, 1988), como análogos a los genes, unidades de información transmitidas por herencia biológica (Dawkins, 1976). Los memes están involucrados en un juego de reproducción, mutación y selección, que guarda similitud con el que juegan los genes de especies simbióticas, porque, en analogía con ellos, los memes dependen de los genes de las especies que les sirven de hospedadores (Delius, 1991). La aplicación de este marco teórico a la cultura humana acaba de comenzar y es seguro que será un tema central de la psicología antropológica del próximo medio siglo (Durham 1991). Pero es posible que, por causa de la complejidad de las culturas humanas, las protoculturas que poseen las aves cantoras *Oscines*, unas 3.500 especies que tuvieron su origen hace unos 40 millones de años, sean inicialmente mejores ejemplos para explorar las potencialidades de la teoría de los memes. La mayoría de estas especies adquieren su canto específico a temprana edad al oír y memorizar el canto de sus padres y, a veces, el de los vecinos (Kroodsma y Miller, 1996). El interés especial de estas múltiples protoculturas reside en el hecho de que son muy accesibles y más fáciles de documentar por medio de sonogramas que, por ejemplo, las protoculturas que existen entre los monos relacionadas con técnicas de obtención de alimento (Kawamura 1963).

## Genética

El género *Homo* posee una prehistoria filogenética coincidente con todas las especies de mamíferos, que se extiende poco menos de cinco mil millones de años y comparte con su pariente primate más cercano, el chimpancé *Pan*, más del 99% de sus aproximadamente 40.000 genes. Algo parecido ocurre también con las aves, los animales preferidos por el autor. El hombre comparte con ellos no menos del 50% de sus genes y una prehistoria en común de una duración no mucho menor que la citada. Más aún, contrariamente a la creencia general, las aves, poseen una estructura telencefálica maciza, equivalente a la neocorteza cerebral de los mamíferos, lo cual sin duda se debe al tronco ancestral que comparten aves y mamíferos a través de su compartida descendencia de reptiles del cenozoico hace unos 230 millones de años (Feduccia, 1996; Veenman, 1997).

Todo esto da validez al argumento de que el estudio de la psicología animal, incluso el de las palomas *Columba*, es capaz de contribuir a la psicología humana la cual, de todas maneras, sólo es una rama de la psicología comparada y que solamente por la egomanía de nuestra especie tiende a figurar en primer plano. De cualquier modo, las restricciones económicas y éticas que rigen para nuestra especie más que para otras, hacen que los sujetos humanos sean relativamente menos accesibles que los sujetos animales para la aplicación radical del método experimental que, sin duda alguna, es el que más potentemente puede contribuir a la adquisición de conocimientos científicos. Uno de los desarrollos de la biopsicología en el próximo siglo será el resultado de un renovado interés en la psicología comparada que, en la actualidad, todavía está en una fase de decrecimiento por estar algo fuera de la moda intelectual actual. Quizás porque simplemente los modelos animales de comportamientos humanos, particularmente los patológicos, son irremplazables cuando se llega al punto de tener que esclarecer sus causas materiales en detalle. Parece probable, sin embargo, que animales transgénicos, que han sido provistos con ciertos genes humanos, cobrarán importancia a medida que las secuencias de desoxiribonucleótidos responsables de las distintas características humanas sean identificadas, es decir, cuando la clasificación del genoma humano comience a completarse dentro de las dos o tres próximas décadas. Es de imaginar, por ejemplo, que monos macacos *Macaca* equipados con la media docena de genes humanos que se sospechen responsables del desarrollo de las áreas corticales de Wernicke y Broca en humanos, podrían ser útiles para continuar el estudio experimental de la recepción y producción de conductas lingüísticas comenzado en chimpancés (Rumbaugh y Savage-Rumbaugh, 1990). O que por ejemplo, palomas provistas con uno u otro gen responsable de la predisposición que existe en algunos humanos hacia la esquizofrenia, puedan servir para el esclarecimiento de los trastornos cognitivos que sufren esas personas (Gargiulo *et al.*, 1998).

Mientras la psicología de mediados del siglo pasado se centró en la influencia del medio ambiente sobre el comportamiento, tanto humano como animal, el progreso de la psicogenética, complementada con el armamento metodológico provisto por la genética molecular, ha demostrado que una mayor parte de la variación individual se explica por la variación genética dentro de las poblaciones. Así, a pesar de todo el esfuerzo realizado en favor de la explicación por el ambiente, la evidencia continúa indicando que por lo menos un 50% de la variación en el cociente de inteligencia de las poblaciones humanas adultas de regiones con economía avanzada, se origina en la variabilidad genética y que menos del 20% de esta variación se explica por la diversidad del ambiente hogareño y escolar (Sternberg, 1994). Para el biólogo esto no es una gran sorpresa, ya que el control que ejerce el genoma a través de copias prácticamente idénticas, sobre los procesos metabólicos de todas las células de un individuo, incluidas sus neuronas, está documentado de forma impresionante. También un comportamiento aparentemente tan determinado por el medio ambiente como la producción de lenguaje, ya mencionado, parece estar bajo un considerable control genético (Fisher *et al.*, 1998). De manera que la alusión a un instinto del lenguaje (Pinker, 1994) no es tan fantasiosa como se la ha acusado de ser. El to-

tal esclarecimiento del genoma humano, así como el de algunas otras especies que está haciendo progresos vertiginosos en el presente, acentuará el papel de la genética como determinante del comportamiento en los próximos cincuenta años. Así como los conocimientos genéticos ya disponibles han abierto posibilidades para la terapia de una serie de síndromes médicos clásicos, es de suponer que el futuro conocimiento genético va a contribuir al diseño de terapias racionales de síntomas psicopatológicos o más simplemente a su prevención. Probablemente esto suceda a pesar de que la mayoría de los psicólogos, que por su misma vocación profesional prefieren una visión humanista, se resistan a aceptar tal predominio de la genética.

Asimismo, aunque cada especie, incluida la humana, tiene una constitución genética que la caracteriza, ocurre que los individuos pertenecientes a cada especie exhiben una considerable variabilidad genética, simplemente porque en las poblaciones naturales se mantienen una serie de alelos alternativos, que van surgiendo por mutaciones y que no son suficientemente desventajosos como para ser inmediatamente descartados por selección negativa. Existen también casos en los que el proceso de selección mantiene activamente tales polimorfismos genéticos. Los mecanismos de intercambio cromosómico y la reproducción sexual que caracteriza a las especies superiores contribuyen a mantener esa heterogeneidad genética entre los individuos. Cuando hay interés en examinar empíricamente la influencia de variables exógenas sobre la ontogenia de capacidades comportamentales, o la fisiogenia de respuestas conductuales, la variación genética es un factor que hace difícil la segura identificación de los efectos buscados. El problema se ha agudizado a medida que el interés de la psicología se concentra progresivamente en variables de impacto siempre menor. La solución cuando se emplean sujetos animales, es usar cepas altamente consanguíneas (Bovet *et al.*, 1969). Pero éstas tienen la desventaja de ser de difícil mantenimiento, porque el método necesario para criarlas también genera una total homocigosis genética que frecuentemente es profundamente deletérea. La alternativa conocida son los mellizos monozigóticos (Bouchard *et al.*, 1990). Pero en general sólo ocurren a pares y no muy frecuentemente, por lo menos en los animales, un hecho que limita su utilidad. La excepción son los armadillos *Dasypodus* que regularmente se reproducen en grupos de cuatrillizos idénticos (Newman y Patterson, 1910) pero que, desgraciadamente, no son animales de uso experimental corriente. La solución futura será la creación de múltiples poblaciones de animales clonados, constituidos de un número deseado de individuos genéticamente idénticos (Wilmut *et al.*, 1997) como para posibilitar el estudio de la interacción entre las variadas constituciones genéticas individuales y los distintos factores ambientales, en una forma más sistemática de lo que es posible hasta el momento. Más aún, estas poblaciones permitirán una más estricta investigación de la forma en que la experiencia, con unas condiciones exógenas particulares, contribuye, junto con los genes, a determinar a largo plazo las pautas estables de reacción de los individuos, es decir la ontogenia de su personalidad. Esta es un área de la psicología que, desde los tiempos de Sigmund Freud (1933), abunda en floridas teorías pero que es pobre en empirismo garantizado.

## Ontogenia

Descontando la transmisión de los memes, el eslabón entre la filogenia de la especie y la ontogenia del individuo es la copia, no siempre absolutamente fiel, del genoma que éstos heredan de sus padres. Es una especie de resumen de la historia de la especie codificado en forma molecular que cada individuo recibe a través del ácido desoxirribonucleico cromosómico. El interés primario desde el punto de vista psicológico se centra en cómo el genoma, copiado con gran fidelidad en prácticamente cada una de los billones de células que forman, por ejemplo, el cuerpo humano, es capaz de instruir el desarrollo del sistema nervioso por medio de la síntesis proteica, a la que controla íntimamente. Dirige tanto la morfología como la microhistología, de tal modo que, salvo raras excepciones, logra dotar a cada individuo con el sistema nervioso y los sistemas relacionados que le corresponden de acuerdo a su especie. Todavía hace falta hallar, en el siglo venidero, la explicación de cómo se realizan las conexiones altamente estructuradas, de por ejemplo, las aproximadamente  $10^{12}$  neuronas, a través de  $10^{15}$  sinapsis, del sistema nervioso humano adulto. Más aún, todavía está ampliamente abierto el interrogante de cómo el genoma logra especificar el tipo de sinapsis, en términos de la variedad de transmisores y receptores que son característicos de cada una de las proyecciones neuronales (Letourneau *et al.*, 1991). Seguro que serán las especies con sistemas relativamente simples, probablemente entre los invertebrados, las que inicialmente servirán como objetos de investigación. Ya lo es, por ejemplo, el nematodo *Caenorhabditis* cuyo sistema nervioso consta regularmente de sólo 302 neuronas, pero que es capaz de un respetable repertorio de conductas, incluyendo algún aprendizaje, y que es afectado por unos cientos de mutaciones genéticas conocidas (Wolinsky y Way, 1990). Lo que ya está suficientemente establecido, a través del estudio de las mutaciones que causan desordenes en el desarrollo del sistema nervioso, es el hecho de que también en los mamíferos son los patrones de conexiones interneuronales los que fundamentalmente determinan, por medio de la fisiogenia, el elenco de capacidades comportamentales típicas de cada especie (Guastavino y Goodall, 1985).

Ante los psicólogos es importante recalcar, sin embargo, que la influencia de los genes no se limita a la fase de desarrollo, una concepción que todavía está muy arraigada en las ciencias sociales por causa de la, ahora anticuada, equivalencia entre los términos conducta innata y genéticamente determinada que era corriente en las décadas pasadas. El hecho es que gran parte del genoma continúa activo segundo a segundo, determinando el metabolismo celular a lo largo de toda la vida, sobre todo a través de la continuada instrucción de la síntesis de proteínas enzimáticas. Este hecho está dramáticamente demostrado por la patología de la Chorea de Huntington que, aunque causada por un gen dominante, sólo comienza a revelar sus desastrosos efectos conductuales en las personas afectadas cuando pasan de los 35 a 45 años de edad (Vogel y Motulsky, 1979). Pero el aspecto más importante de esa continua actividad de los genes en el adulto es que, entre otras funciones, mantiene la capacidad de los procesos moleculares que posibilitan el aprendizaje. El aprendizaje es la más amplia avenida

por la cual el medio ambiente influencia el comportamiento y, de hecho, extiende la ontogenia del sistema nervioso hasta la misma ancianidad. El sistema nervioso es el único sistema orgánico, exceptuando el inmunológico, que retiene tal plasticidad anatómica y funcional. Es simplemente una estrategia más que poseen las especies filogenéticamente más avanzadas para fomentar la supervivencia darwiniana, entre las cuales no hemos de olvidar la abeja *Apis* (Menzel *et al.*, 1998) y la mosca *Drosophila* (Tully, 1984) entre muchos otros invertebrados.

El mecanismo básico consiste en que hay genes que aseguran el desarrollo de sinapsis susceptibles de cambios en su efectividad de transmisión, bajo las condiciones que se dan en situaciones de condicionamiento, tanto asociativo como no-asociativo, tal y como lo previó el psicólogo Donald Hebb (1949) ya mediados del presente siglo. La primera preparación en la que se estudió una de tales conexiones neuronales modificables fue naturalmente un invertebrado, el famoso molusco *Aplysia* (Kandel, 1976) que posee un sistema nervioso de unos pocos miles de neuronas, una porción de ellas gigantes, es decir discernibles bajo una simple lupa. Pero el control genético de los mecanismos de aprendizaje está mejor demostrado en la ya mencionada drosófila y en el ratón *Mus*, en el que una serie de mutaciones afectan profundamente las capacidades de aprendizaje y memorización (Wimer y Wimer, 1985). En los vertebrados, las sinapsis modificables por la experiencia en las que intervienen el glutamato y la dopamina como transmisores cooperantes, han atraído recientemente un particular interés. Parece que este sistema sináptico juega un papel central en el aprendizaje mediado por circuitos córtico-estriatales (Wickens, 1990). Hay pocas dudas de que la investigación de las cascadas de reacciones bioquímicas desencadenadas por la situación de condicionamiento, de las que ahora sólo tenemos escasos conocimientos y que necesariamente tienen que remontarse a acciones génicas, ocupará intensamente a los neurobiólogos de los dos o tres próximos decenios.

## Fisiogenia

La conexión entre los procesos moleculares controlados por los genes y el aprendizaje real por parte del organismo entero, es accesible a la investigación a través de agentes farmacológicos capaces de interferir en una u otra forma con la bioquímica de estos procesos. La psicofarmacología del mecanismo glutámico-dopaminérgico, que parece ser similar por lo menos en aves y mamíferos, está atrayendo actualmente una considerable atención entre los investigadores y podemos esperar grandes avances en su esclarecimiento durante las próximas décadas. El hecho de que este mismo sistema sináptico parece estar perturbado en la esquizofrenia y de que drogas adictivas de uso común, la anfetamina y la cocaína, influyen sobre él, le añade interés (Julien, 1995). Desde el punto de vista experimental, es conveniente para el estudio farmacológico porque se ha observado que inyecciones sistémicas de una droga que activa los receptores sinápticos dopaminérgicos, la apomorfina, causan en palomas el desarrollo, mediado por aprendizaje, de una preferencia por cualquier estímulo presente en el entorno



en el cual los animales experimentaron el efecto de esta droga, normalmente una jaula especial. El efecto concreto de este fármaco en las palomas es el de desencadenar un tren de picoteos que, de hecho, se concentra sobre los estímulos ambientales que los animales experimentaron desde las primeras inyecciones de apomorfina, particularmente cuando éstos son de naturaleza visual y de pequeñas dimensiones (Brunelli *et al.*, 1975). Efectivamente, con repetidas inyecciones de la misma dosis de apomorfina, el aprendizaje tiene la forma de un aumento o sensibilización de la respuesta de picoteo, aumento que es específico del contexto experimental. Cuando se ubican los animales en una jaula de aspecto diferente a la que originalmente se usó con apomorfina, la sensibilización de la respuesta no se observa (Wynne y Delius, 1995; Godoy y Delius, 1998). El fármaco probablemente tiene efecto de refuerzo porque actúa sobre las proyecciones dopaminérgicas mesencefálico-telencefálicas que, por otra parte, sustentan el tan conocido fenómeno de la autoestimulación cerebral (Rolls, 1975). A partir de la evidencia tanto anatómica como fisiológica, se puede asumir que el aprendizaje tiene lugar porque estas proyecciones son las que determinan modificaciones en sinapsis glutamatérgicas córtico-estriatales (Wickens 1990). El acierto de esta preparación consiste en que se puede desencadenar controladamente un episodio de aprendizaje por medio de simples inyecciones de un fármaco. Sin embargo, todas las complejidades de los mecanismos que participan en este proceso esperan todavía su elucidación en las próximas décadas.

Al mismo tiempo debemos imaginar que el binomio sináptico glutámico-dopaminérgico probablemente juega un papel importantísimo como sustrato elemental de las extensivas representaciones mnésicas que respaldan los comportamientos cognitivos. Una de las mayores contribuciones de la psicología comparada de las últimas décadas es la demostración de que las habilidades cognitivas no son una exclusividad de la especie humana, sino que se extienden, por lo menos, a los vertebrados superiores y que sólo en menor grado, son función de las capacidades lingüísticas de aquella (Weiskrantz, 1988). Se están comenzando a revelar las ventajas que tienen las especies animales con respecto a la aplicación más radical del método experimental, que en humanos resulta muy limitada por las restricciones que imponen las consideraciones éticas y económicas. Eso sigue siendo así, por más que los estándares de las leyes de protección animal hayan progresado sensiblemente. La investigación con animales ha tenido el efecto de desmitificar en cierta medida al menos algunas de las capacidades cognitivas. Esto ha ocurrido, por ejemplo, en el caso de la inferencia transitiva, estudiada de forma semiexperimental por Cyril Burt (1919) y Jean Piaget (1921). El proceso de concluir que, dadas las premisas  $a > b$  y  $b > c$ , la conclusión  $a > c$  es la correcta, se explicó por la aplicación de reglas de lógica mental que los niños presentan sólo cuando llegan al estadio de operaciones concretas de su desarrollo cognitivo y lingüístico, a la edad de seis o siete años. Sin embargo desde que, en los últimos años, se ha demostrado que chimpancés, macacos, monos ardilla *Saimiri*, ratas *Rattus* y palomas (Delius y Siemann, 1997) son capaces de dominar tareas no verbales de tipo transitivo, la hipótesis de la lógica mental ha sido cuestionada. Se encontró que, aunque los sujetos humanos son capaces de memorizar las premisas de tareas no verbales más rápidamente que los sujetos

animales, sus patrones de rendimiento en términos de precisión y velocidad, tanto con las premisas como con las conclusiones, coinciden muy bien con las de los últimos.

En principio, la demostración de que la inferencia transitiva, así como otras capacidades cognitivas, originariamente consideradas como una especialidad humana, tienen su equivalencia en especies animales, abre la posibilidad de que los procesos involucrados sean susceptibles en principio de un análisis neurofisiológico. Sin embargo, teniendo en cuenta también los avances tecnológicos que está haciendo la metodología de registro de actividad de múltiples neuronas en animales activos, parece poco probable que se puedan esclarecer de tal manera los procesos causales que sustentan las respuestas transitivas de, por ejemplo, las palomas. Las tareas no verbales de inferencia transitiva usadas con estos animales involucran el picoteo discriminativo de al menos cinco estímulos condicionados presentados en, al menos, cinco diferentes combinaciones. En un estudio de actividad metabólica, usando un método de radiomarcado, durante el picoteo condicionado de un solo estímulo visual, se ha estimado que esta tarea activa algo así como un tercio de las  $10^9$  neuronas que poseen estas aves (Delius y Scheich, 1998). Entre otras estructuras cerebrales, se encontró una activación extensa e intensa de los *tectum opticum*, a los que Santiago Ramón y Cajal (1911) ya describiera a principios de este siglo como una de las estructuras nerviosas más complejas que existen. Es decir que la explicación de la resolución de una tarea cognitiva como es la inferencia transitiva, muy probablemente involucraría la descripción de la actividad persistente de una red que bien puede estar constituida por cientos de millones de neuronas. Un registro y análisis exhaustivo del funcionamiento de un sistema tan gigantesco parece utópico también para el siglo XXI.

## Animatología

En cierta manera el problema recién tratado toca la cuestión filosófica de si una mente puede llegar a entenderse a sí misma. La solución que se recomienda es que la mente debe crear otra mente tan parecida a la propia que se confundan. Esa es la intención final de los creadores de especies artificiales y frecuentemente virtuales, los animats (Maes *et al.*, 1996). Si parece imposible que se lleguen a comprender conductas cognitivas en términos de actividad neuronal, la alternativa es crear redes compuestas de neuronas artificiales capaces de simular habilidades cognitivas. Un modelo algebraico de aprendizaje de discriminación sensorial múltiple, basado en un operador extremadamente simple debido a Luce (1959), es capaz de simular muy apropiadamente tanto los patrones de rendimiento que se obtienen con animales como los que se obtienen con humanos en tareas de inferencia transitiva (Wynne *et al.*, 1992; Siemann y Delius, 1996). Esto sugiere que tanto unos como otros se valen de los mismos mecanismos cerebrales cuando resuelven tareas de esa índole y que este mecanismo es el que también sirve, en general, para el aprendizaje discriminativo. Dicho modelo al-

gebraico es susceptible de ser convertido en un modelo neuronal. Una red neuronal así diseñada es capaz de producir respuestas transitivas una vez que ha captado las premisas, pero incluye capacidades adicionales que se prestan para explicar ciertas observaciones más peculiares. Por ejemplo, el hecho de que los sujetos humanos, con bastante frecuencia, aprendan a dominar las premisas, pero fallen en las conclusiones, algo que las palomas hacen muy rara vez. O que ambas especies, enfrentadas a tareas basadas en estructuras relacionales que no conllevan una transitividad consecuente, sean capaces, con alguna dificultad, de captar por lo menos las premisas (Siemann y Delius, 1998). En términos más generales, las redes neuronales ofrecen un sustrato con enormes posibilidades para el modelado de funciones cognitivas. En sus capas de neuronas escondidas son capaces de codificar complejas representaciones mnésicas del tipo de las que se asocian con operaciones cognitivas. Se puede pronosticar que modelos neuronales de este tipo van a jugar un papel predominante en los próximos años en las ciencias cognitivas y que, como ya ocurre en este momento, los psicólogos experimentales tendrán dificultades para dar abasto en la tarea de controlar empíricamente la variedad de propuestas teóricas que emergen de ellos. Consideramos que los modelos conexionistas tienen un amplio futuro y que el rechazo que los psicólogos experimentan hacia ellos —porque, por ejemplo, incorporan demasiados parámetros ajustables, conllevan una complejidad estructural excesiva, o porque se basan en principios poco biológicos— es exagerado. El modelo que nosotros hemos explorado en el contexto de la inferencia transitiva, pero que posee potencialidades más amplias, es minimalista tanto en términos de estructura como de constantes y respeta mecanismos neurobiológicos, incluyendo como elementos constituyentes un sistema sináptico semejante al glutámico-dopaminérgico al que se aludió previamente y circuitos concretos de retroalimentación, en lugar del fantasioso principio de retropropagación (Haberlandt 1994).

A medida que se acepta que todo comportamiento y conciencia es producto del sistema nervioso y sistemas asociados, los modelos explicativos tienen que adaptarse a esta estructura funcional básica. Las redes neuronales artificiales sin duda son lo más cercano a las redes neuronales reales. Al mismo tiempo hay que tener en cuenta que las últimas son, por lo menos en los vertebrados, de una complejidad varios órdenes mayor a las consideradas por los ingenieros conexionistas. El sistema nervioso del hombre, por ejemplo, contiene, como ya hemos mencionado, unas  $10^{15}$  sinapsis. De ellas se estima que algo así como la mitad son de eficiencia modificable en el sentido hebbiano (Markram *et al.*, 1997). Es decir, susceptibles de cambios en la efectividad por procesos de aprendizaje. Lo mismo ocurre en ratas o palomas, en las que el sistema nervioso contiene unas  $10^{12}$  sinapsis, con una proporción de sinapsis modificables posiblemente algo menor. Este hecho dota a estos animales de unas redes conexionistas de una escala y un potencial apenas imaginable. Las más complejas operaciones cognitivas son concebibles con tal equipo. Más aún, se sabe que en las aves, pero no en los mamíferos, aproximadamente un quinto de las sinapsis se renuevan anualmente por medio de la mortandad y el nacimiento de neuronas controlados genéticamente. La hipótesis es que esto representa una periódica forma de olvido y una repetida regeneración de capacidad mnésica (Álvarez-Buylla y Kim, 1997).

Independientemente de este detalle, el hecho es que las redes neuronales adaptativas, por lo menos las de los vertebrados superiores, son de tal naturaleza que permiten una importante influencia de la experiencia sobre el procesamiento de la información.

Es de esperar, por lo tanto, que los modelos conexionistas van a jugar un papel importante en las próximas décadas. Una manera de diseñar redes neuronales que tiene especial interés biopsicológico, es la de crear poblaciones artificiales de tales redes en las cuales las redes individuales tengan la capacidad de reproducirse de una manera evolutiva. Es decir, redes en las cuales tanto la estructura de la red, en términos de elementos y conexiones, como los parámetros funcionales estén sujetos a modificaciones por mutaciones azarosas y a selección por el criterio de la efectividad en el desenvolvimiento. En general, aunque con excepciones, el conexionismo se ha especializado en redes artificiales que muestran el fenómeno de adaptación puramente a través del aprendizaje, pero hay que asumir que las redes neuronales reales sufren adaptación mediada tanto por la evolución como por el aprendizaje. Es cierto, sin embargo, que el añadido del proceso evolutivo no significa un paso especial porque el aprendizaje por sí solo se puede interpretar, con ciertas limitaciones, como un proceso evolutivo (Pringle, 1951; Skinner, 1984). La inclusión explícita de un proceso análogo a la bioevolución permitirá evaluar en qué medida las funciones cognitivas son determinadas por características innatas (categorías imanes en el sentido de Kant) y en qué medida las diferencias individuales que nos ocuparon previamente son el producto de variación genética o variación ambiental.

Las redes neuronales son en general ordenadores de funcionamiento altamente paralelo y en eso, claro está, imitan a sus análogos biológicos, los sistemas nerviosos. Pero hay operaciones cognitivas que requieren un procesamiento claramente secuencial al estilo de los, todavía corrientes, ordenadores monoprocesadores. En humanos son, sobre todo, las operaciones que tienen que ver con la recepción y la producción lingüística las que, obviamente dependen de una precisa estructuración serial. Pero también en el contexto de las operaciones visuales, algunas demandan un procesamiento secuencial, por ejemplo aquellas que requieren repetidos enfoques de atención, frecuentemente en forma de una serie de fijaciones foveales como en el caso de la rotación mental, que es una forma singular de invarianza perceptual (Hollard y Delius, 1982; Förster *et al.*, 1996). En humanos el procesamiento serial de la información se asocia particularmente con la memoria de trabajo (Baddley 1994) la cual parece estar radicada en la corteza prefrontal (Goldman-Rakic, 1992) y cuya velocidad, capacidad y complejidad parece determinar de modo importante el cociente de inteligencia individual (Duncan *et al.*, 1995). Posiblemente es también el módulo por el que más claramente se distingue a los humanos de los otros vertebrados superiores. Un índice simple de la efectividad de la memoria de trabajo consiste en el aprendizaje de respuestas seriales, como por ejemplo responder de acuerdo a una secuencia determinada a un número de estímulos coloreados presentados repetidamente en constelaciones al azar. Los humanos tienen pocos problemas con este tipo de tareas pero las palomas, por ejemplo, tienen considerables dificultades (Melan *et al.*, 1996). En los próximos años se aclarará si la diferencia entre las

dos especies reside en la circunstancia de que las palomas poseen una corteza prefrontal posiblemente muy reducida en comparación con los humanos (Aldavert-Vera *et al.*, 1998). Al mismo tiempo la neurofisiología de una corteza prefrontal primitiva podría ofrecer alguna inspiración sobre cómo diseñar redes neuronales de animats para que logren un procesamiento secuencial eficiente, algo que todavía no hacen.

Casi suprimida por el enfoque conductista dominante durante el último medio siglo, la conciencia, un fenómeno que tanto ha ocupado a los filósofos y que sigue siendo para algunos de ellos el elemento de la psicología humana que sustenta una actitud dualista, ha comenzado recientemente a interesar a los biopsicólogos (Griffin, 1985). El esfuerzo está dirigido a definir criterios que permitan identificar objetivamente la ocurrencia de procesos conscientes tanto en humanos distintos de uno mismo, como en animales; en estos últimos posiblemente en forma de protoconciencia. El intento de entender la filogenia de la conciencia también incluye la identificación de las ventajas funcionales que puede tener la posesión de la misma en términos de eficacia darwiniana. Parece que el fenómeno de la conciencia consiste, por una parte, en un mecanismo que es capaz de activar endógenamente contenidos de la memoria que constituyen representaciones del individuo mismo y representaciones del mundo exterior, de tal manera que el yo virtual puede actuar en el mundo virtual para ensayar, a modo de simulacros previos, si éste o aquel curso de conducta puede resultar afortunado si se lleva a cabo en la realidad. Y por otra parte, en un mecanismo que puede activar endógenamente el mismo tipo de representaciones de memoria, para convertirlas en un código arbitrario de señales o lenguaje, que permite transmitir las a otros individuos, los cuales pueden decodificarlas e incorporarlas en sus propias representaciones mentales, una forma de aprendizaje social muy eficiente. Está claro que un mecanismo de índole similar, que muy bien podría ser idéntico a la memoria de trabajo antes mencionada, es concebible en robots computerizados. Suponemos que estas incipientes conceptualizaciones de la conciencia serán concretadas en las próximas décadas y terminarán en la desmitificación de uno de los últimos bastiones de una tradición psicológica todavía apegada a asumir hipotéticos entes inmateriales.

## Epílogo

Es obvio que la biopsicología está haciendo grandes avances e indudablemente está tomando un papel predominante dentro de la misma psicología humana, como lo documenta el hecho de que los contenidos biológicos de los sucesivos textos de psicología general van en continuo aumento (Carlson y Buskist, 1997). Mas aún, es esta área de la psicología la que muestra una progresiva y rápida acumulación de conocimientos fiables, mientras que las ramas de la psicología que no buscan fundamento biológico siguen caracterizadas por frecuentes cambios de posición teórica que hacen difícil un progreso empírico comparable. A pesar de ello, se observa una fatal atmósfera de desinterés por la

investigación biopsicológica, debido a una especie de alergia intelectual al reduccionismo de las ciencias naturales, propia de la mayoría de los jóvenes con vocación para la psicología, una actitud posiblemente creada por la muy anticuada y esotérica imagen de esta ciencia que divulgan los medios publicitarios y hasta las instituciones escolares. El caso es que los departamentos de psicología, usualmente radicados en las facultades de ciencias sociales, parecen estar desprendiéndose de los laboratorios de psicología comparada y/o fisiológica que existían y resistiéndose al establecimiento de tales laboratorios donde no existen. A través de la creación de departamentos de neurociencia en las facultades de ciencias naturales o médicas, en las que los psicólogos tienden a jugar un papel insignificante, éstos se van desconectando de la investigación de lo que es probablemente el fundamento más importante de su ciencia.

Es cierto de que dentro del marco de la psicología clínica se crean aquí y allá laboratorios de neuropsicología bien equipados. Los métodos transcraneales como la electroencefalografía, la magnetoencefalografía y la encefalotomografía están ayudando a establecer que el comportamiento y la conciencia humana son, incontrovertiblemente, puros productos de la actividad del cerebro. La reducida resolución espacial y temporal de estos métodos, sin embargo, limita su contribución a la comprensión de cómo el sistema nervioso se las arregla para sintetizar estos refinados productos. Deberían acoplarse a esos laboratorios otros capaces de seguir las pistas que ellos abren con los métodos experimentales, más eficaces, que se pueden emplear en sujetos animales. Sea como sea, sería una pena que la psicología del siglo XXI se convirtiera en una carrera académica aplicada, divorciada de la investigación científica en una de las ramas que la provee de sus más amplias y seguras bases, la biopsicología.

## REFERENCIAS

- Aldavert-Vera, L., Costa-Miserachs, D., Divac, I. & J.D. Delius (1998). Presumed «prefrontal cortex» lesions in pigeons: effects on visual discrimination performance. *Behavioural Neuroscience* (submitted).
- Álvarez-Buylla, A. & Kirn, J. (1997). Birth, migration, incorporation and death of vocal control neurons in adult song birds. *Journal of Neurobiology*, 33, 508-601.
- Baddley, A.D. (1994). Working memory, the interface between memory and cognition. En D.L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems* (pp 351-367). Cambridge: MIT Press.
- Birukow, G. (1960). Innate types of chronometry in insect orientation. *Cold Spring Harbour Symposia on quantitative Biology*, 25, 403-410.
- Bouchard, T.J., Lykken, D.T., McGue, M., Segal, N.L. & Tellegen, A. (1990). Sources of human psychological differences: the Minnesota study of twins reared apart. *Science*, 250, 223-228.
- Bovet, D., Bovet-Nitti, F. & Oliverio, A. (1969). Genetic aspects of learning in mice. *Science*, 163, 139-149.
- Brunelli, M., Magni, F., Moruzzi, G. & Musumeci, D. (1975). Apomorphine pecking in the pigeon. *Archivae Italianae de Biologie*, 113, 303-325.
- Burt, C. (1919). The development of reasoning in schoolchildren. *Journal of Experimental Pedagogy*, 5, 68-77.
- Cajal, S.R. (1911). *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Paris: Maloine.
- Carlson, N.R. & Buskist W. (1997). *Psychology: the Science of Behavior* (5a ed.). Boston: Allyn & Bacon.
- Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange: has natural selection shaped how humans reason? *Cognition*, 31, 187-276.
- Daly, M. & Wilson, M. (1988). *Homicide*. New York: Aldine de Gruyter.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotion in man and animals*. London: Murray.

- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. London: Oxford U.P.
- Delius, J.D. (1953). Algo sobre el langostero *Buteo swainsoni*. *Hornero*, 10, 80.
- Delius, J.D. (1963). Das Verhalten der Feldlerche. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 297-348.
- Delius, J.D. (1967). Displacement activities and arousal. *Nature*, 214, 1259-1260.
- Delius, J.D. (1991). The nature of culture. En M.S. Dawkins, T.R. Halliday & R. Dawkins (Eds.), *The Tinbergen Legacy* (pp. 75-99). London: Chapman & Hall.
- Delius, J.D. & Siemann, M. (1997). Transitive responding in animals and humans: exaptation rather than adaptation? *Behavioural Processes*, 42, 107-137.
- Delius, J.D. & Scheich, H. (1998). Deoxyglucose incorporation by the brain of the pigeon during apomorphine and conditioned pecking. *Experimental Brain Research* (submitted).
- Duncan, J., Burgess, P. & Emslie, H. (1995). Fluid intelligence after frontal lobe lesions. *Neuropsychologia*, 33, 261-268.
- Durham, W. H. (1991). *Coevolution, genes, culture, and human diversity*. Stanford: Stanford U.P.
- Emlen, S.T. (1995). An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Science*, 92, 8092-8099.
- Feduccia, A. (1996). *The origin and evolution of birds*. New Haven: Yale U.P.
- Fisher, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon.
- Fisher, S.E., Varkhakhadem, F., Watkins, K.E., Monaco, A.P. & Pembrey, M.E. (1998). Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder. *Nature Genetics*, 18, 168-170.
- Förster, B., Gebhardt, R.-P., Lindlar, K., Siemann, M., & Delius, J.D. (1996). Mental rotation: a function of elementary stimulus discriminability. *Perception*, 25, 1301-1316.
- Freud, S. (1933). *New introductory lectures on psychoanalysis*. New York: Norton.
- Futuyma, D.J. (1986). *Evolutionary Biology* (2da ed.). Sunderland: Sinauer.
- Gargiulo, P.A., Siemann, M. & Delius, J.D. (1998). Visual discrimination in pigeons impaired by glutaminergic blockade of nucleus accumbens. *Physiology & Behavior*, 63, 705-709.
- Godoy, A.M. & Delius, J.D. (1998). Sensitisation to apomorphine in pigeons due to conditioning, subject to generalisation but resistant to extinction (submitted).
- Goldman Rakic, P.S. (1992). Working memory and the mind. *Scientific American*, 92, 72-79.
- Griffin, D.R. (1985). Animal consciousness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 9, 615-622.
- Guastavino, J. M. & Goodall, G. (1985). Permanence of gait improvement induced by vestibular stimulation in the mutant mouse staggerer. *Journal of Neurogenetics*, 2, 273-283.
- Haberlandt, K. (1994). *Cognitive Psychology*. Boston: Allyn & Bacon.
- Hamilton, W.D. (1964). The evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 1-52.
- Harwood, D. & Vowles D.M. (1967). Defensive behaviour and the aftereffects of brain stimulation in the ring dove, 5, 345-366.
- Hebb, D.O. (1949). *The organization of behaviour, a neurophysiological theory*. New York: Wiley.
- Hess, W.R. (1932). *Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes: die Methodik der localisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte*. Leipzig: Thieme.
- Hollard, V.D. & Delius, J.D. (1982). Rotational invariance in visual pattern recognition by pigeons and humans. *Science*, 218, 804-806.
- Julien, R.M. (1995). *Drogen und Psychopharmaka*. Heidelberg: Spektrum.
- Jung, R. (1964). Neuronale Grundlagen des Hell-Dunkelsehens und der Farbwahrnehmung. *Berichte der Deutschen Ophthalmologischen Gesellschaft*, 66, 96-111.
- Kandel, E.C. (1976). *Cellular basis of behavior. An introduction to behavioral neurobiology*. San Francisco: Freeman.
- Kant, I. (1787). *Kritik der reinen Vernunft* (2da ed.). Riga: Hartknoch.
- Kawamura, S. (1963). The process of subculture propagation among Japanese macaques. En H.C. Southwick (Ed.), *Primate social behavior* (pp. 82-90). New York: Van Nostrand.
- Klüver, H. (1933). *Behavioral mechanisms in monkeys*. Chicago: Chicago U. P.
- Koehler, O. (1941). Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Vögeln. *Naturwissenschaften*, 29, 201-218.
- Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (Eds.) (1996). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca: Comstock.
- Lashley, K. S. (1930). Basic neural mechanisms in behavior. *Psychological Review*, 37, 1-24.
- Letourneau, P.C., Kater, S.B. & Macagno, E.R. (1991). *The nerve growth cone*. New York: Raven.
- Luce, R.D. (1959). *Individual choice behavior*. New York: Wiley.
- Maes, P., Mataric, M.J., Meyer, J.A., Pollack, J. & Wilson S.W. (1996). *From Animals to Animats*. Cambridge: MIT Press.
- Markram, H., Lübke, J., Frotscher, M. & Sakmann, B. (1997). Regulation of synaptic efficiency by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs. *Science*, 275, 213-215.

- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge U.P.
- Melan, C., Casterás, V., Corbière, M. & Gallo, A. (1996). Response strategies during acquisition of serial learning in pigeons (*Columba livia*). *Behavioural Processes*, 36, 39-50.
- Mendel, G.J. (1866). Versuche über Pflanzenhybride. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn*, 4, 3-47.
- Menzel, R., Gjurfa, M., Gerber, B. & Hellstern, F. (1998). Elementary and configural forms of memory in an insect, the honeybee. En A.B. Friederici & R. Menzel (Eds.), *Learning: rule extraction and representation* (en prensa). Berlin: de Gruyter.
- Newman, H.H. & Patterson, J.T. (1910). The development of the nine-banded armadillo, with especial reference to the question of specific polyembryony. *Journal of Morphology*, 21, 359-424.
- Newton-Smith, W.H. (1981). *The rationality of science*. Boston: Routledge & Kegan Paul.
- Núñez, J. A. & Dent, A. (1970). Respuesta de abejas recolectoras a un estímulo nociceptivo. *Acta Fisiológica Latino-Americana*, 20, 140-146.
- Partridge, W.H. (1956). Notes on the brazilian merganser in Argentina. *Auk*, 73, 473-488.
- Pavlov I.P. (1927). *Conditioned reflexes*. London: Oxford U.P.
- Piaget, J. (1921). Une forme verbal de la comparaison chez l'enfant. *Archives de Psychologie*, 141-172.
- Pinel, J.P.J. (1997). *Biopsychology* (3a. ed.). Boston: Allyn & Bacon.
- Pinker, S. (1994). *The language instinct: The new science of language and mind*. London: Allen.
- Preuschoft, S. (1992). Laughter and smile in barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Ethology*, 91, 220-236.
- Pringle, J.W.S. (1951). On the parallel between learning and evolution. *Behaviour*, 3, 174-215.
- Rolls, E.T. (1975). *The brain and reward*. Oxford: Pergamon.
- Rumbaugh, D.M. & Savage-Rumbaugh, E.S. (1990). Chimpanzees: competencies for language and numbers. En W.C. Stebbins & M.A. Berkley (Eds.), *Comparative perception: Complex signals* (vol. 2, pp. 409-441). New York: Wiley.
- Siemann, M. & Delius, J.D. (1996). Influences of task concreteness upon transitive responding in humans. *Psychological Research*, 59, 81-93.
- Siemann, M. & Delius, J.D. (1998). Algebraic learning and neural network models for transitive and nontransitive responding in humans and animals. *European Journal of Cognitive Psychology* (en prensa).
- Skinner, B.F. (1984). The phylogeny and ontogeny of behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, 7, 669-711.
- Sternberg, R.J. (1994). *Human abilities. An information processing approach*. New-York: Freeman.
- Sutherland, N.S. & Mackintosh, J. (1964). Discrimination learning: non additivity of cues. *Nature*, 201, 528-530.
- Thornhill, N.W. & Thornhill, R. (1991). An evolutionary analysis of psychological pain following human (*Homo sapiens*) rape: The effect of the nature of the sexual assault. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 243-252.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G.J., Feekes, F., Houghton, W. Kruuk, H., & Szuc, E. (1962). Egg shell removal by the black-headed gull *Larus ridibundus*, a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, 19, 74.
- Tully, T. (1984). *Drosophila* learning: behavior and biochemistry. *Behavior Genetics*, 14, 527-557.
- Veenman, C.L. (1997). Pigeon basal ganglia: Insights into the neuroanatomy underlying telencephalic sensorimotor processes in birds. *European Journal of Morphology*, 35, 220-233.
- Vogel, F. & Motulsky, A.G. (1979). *Human genetics, problems & approaches*. Berlin: Springer.
- Vries, H. de (1901). *Die Mutationstheorie*. Leipzig: Veit.
- Watson, J.D. & Crick, F.H. (1953). Molecular structure of nucleic acids. *Nature*, 171, 737-738.
- Weiskrantz, L. (1988). *Thought without language*. Oxford: Clarendon.
- Wickens, J. (1990). Structural dopamine in motor activation and reward mediated learning: steps towards a unifying model. *Journal of Neural Transmission*, 80, 9-31.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology, the new synthesis*. Cambridge: Belknap.
- Wimer, R.E. & Wimer, C.C. (1985). Animal behavior genetics: A search for the biological foundation of behavior. *Annual Review of Psychology*, 36, 171-218.
- Wolinsky, E. & Way, J. (1990). The behavioral genetics of *Caenorhabditis elegans*. *Behavior Genetics*, 20, 169-189.
- Wilmot, I., Schnieke, A.E., McWhir, J., Kind, A.J. & Campbell, H.S. (1997). Viable offspring derived from fetal and adult mammalian cells. *Nature*, 385, 810-813.
- Wynne, B. & Delius, J.D. (1995). Sensitization to apomorphine in pigeons: unaffected by latent inhibition but still due to classical conditioning. *Psychopharmacology*, 119, 414-420.
- Wynne, C.D.L., Fersen, L. von & Staddon, J.E.R. (1992). Pigeons' transitive inferences are the outcome of elementary conditioning principles: a response. *Journal Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 313-315.
- Zentall, T.R. & Galef, B.G. (1988) (Eds.). *Social learning: Psychological and biological perspectives*. Hillsdale: Erlbaum.