

HOMEOSTASIS EVOLUTIVA

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LOS ANFIBIOS

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LAS AVES

- La respuesta de seguimiento en las aves precociales
- La impronta sexual
- El desarrollo del canto
- El picoteo

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LOS MAMÍFEROS

- La socialización
- El juego
- El vínculo materno-filial

EVOLUCIÓN HUMANA

- El desarrollo del lenguaje
- El desarrollo de la sociabilidad
- El aprendizaje de la lectura y las matemáticas complejas

En el capítulo anterior consideramos algunos aspectos sobre el desarrollo relacionados con los procesos neurales y las diferencias sexuales. En este capítulo seguiremos hablando de desarrollo, esta vez centrándonos en las primeras etapas del proceso de desarrollo de algunas pautas de comportamiento representativas. Empezaremos tratando el tema de la homeostasis evolutiva, un concepto básico en todo proceso de desarrollo, sea estructural o comportamental. Después estudiaremos el desarrollo del comportamiento en tres clases de vertebrados: anfibios, aves y mamíferos. Por último, nos centraremos en el desarrollo humano estableciendo algunas homologías con otros animales no humanos.

3

HOMEOSTASIS EVOLUTIVA

En el Capítulo 2 vimos que el desarrollo epigenético del sistema nervioso genera cierta flexibilidad, lo que permite que este sistema realice reajustes estructurales para compensar distintos tipos de lesiones. De todos modos, también es cierto que hay muchas similitudes en la morfología y la conducta de los animales. Por ejemplo, los cerebros de dos individuos cualquiera de la misma especie son muy parecidos. Asimismo, cualquier persona que vea a dos cachorros de gato jugando con una madeja de lana percibe la notable similitud existente entre sus pautas de juego. Muchas de estas similitudes son el producto de la **homeostasis evolutiva**: la tendencia de los organismos a evitar adaptarse a las condiciones extremas que pudieran ocurrir. La homeostasis evolutiva protege a los animales de desarrollar comportamientos extremos que probablemente no serían adaptativos.

La flexibilidad resultante del desarrollo epigenético permite que los animales se adapten a los cambios que tienen lugar en el medio. Si el desarrollo estuviera rígidamente programado en los genes, los cambios evolutivos, como por ejemplo la modificación de las estrategias de los depredadores, dejarían a las presas en una situación extremadamente vulnerable, al no poder reajustar su comportamiento a dichos cambios. Por otra parte, la homeostasis evolutiva garantiza un desarrollo relativamente consis-

tente bajo condiciones normales. La homogeneidad resultante es beneficiosa, no sólo porque evita que los animales realicen adaptaciones extremas, sino también porque permite que los animales de la misma especie tiendan a reaccionar consistentemente ante sus coespecíficos. Por ejemplo, ¡imagínese el caos que se crearía si cada polluelo reaccionara de una forma diferente ante las llamadas de su madre!

Como veremos en éste y en los dos próximos capítulos, el desarrollo puede seguir trayectorias muy diferentes. Esta diversidad permite que algunas pautas de conducta sean muy flexibles, mientras que otras lo son bastante poco. Básicamente, la selección natural ha moldeado estas trayectorias de un modo bastante similar a cómo el proceso de selección ha moldeado los tipos de conductas que exhibe un animal.

Aunque en condiciones naturales la variabilidad conductual que un animal puede presentar está eficazmente limitada, en medios artificiales, como los parques zoológicos o los laboratorios, pueden aparecer conductas no adaptativas. Estas conductas anómalas son muy raras o no se dan en absoluto en condiciones naturales. El hecho de que los animales que viven en parques zoológicos presenten a veces conductas anómalas pone de manifiesto la necesidad de que las condiciones de cautividad reproduzcan en la medida de lo posible el hábitat natural de cada especie. Por ejemplo, los

osos polares que viven en zoos suelen desplazarse describiendo círculos de una forma bastante estereotipada. Si tenemos en cuenta que en condiciones naturales estos animales recorren cientos de kilómetros sobre el hielo, no debe ser motivo de extrañeza que la falta de espacio les provoque estrés. Una de las principales contribuciones del estudio del comportamiento animal consiste en identificar qué condiciones son especialmente importantes para un animal, a fin de mejorar el diseño de los parques zoológicos y de los demás lugares donde haya animales cautivos.

Lamentablemente, algunas personas tienden a juzgar el comportamiento de los animales, y hasta pueden asignarle a un animal la etiqueta de «estúpido» por el hecho de que no se comporte de la forma esperada en un entorno artificial, como por ejemplo un zoo. De forma similar, a algunos animales se les tacha de asesinos por el hecho de mostrar conductas extremadamente agresivas en condiciones artificiales; la atracción que representa un buceador dentro de una jaula protectora para un tiburón blanco es un ejemplo bien conocido. De todos modos, los animales están necesariamente adaptados para comportarse de forma adecuada en su medio ambiente natural. En la naturaleza, las estrategias que no son adaptativas, simplemente, no se transmiten a la descendencia. Apreciaremos más a los animales y podremos vivir en más armonía con ellos si los observamos en estado natural o, por lo menos, tenemos en cuenta las características de su medio ambiente natural.

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LOS ANFIBIOS

Empezaremos nuestra exposición sobre las especificidades del desarrollo comportamental considerando la clase de los anfibios. La natación es un comportamiento extremadamente importante para la supervivencia de los anfi-

bios durante la fase larval (por ejemplo, un renacuajo). Por lo tanto, no debe sorprender que en esta clase de animales el desarrollo de la natación sea bastante independiente de la experiencia. Si fuera necesario tener experiencia para nadar bien, muchos renacuajos caerían en las fauces de los depredadores antes de que tuvieran tiempo de aprender a nadar.

Ni siquiera los movimientos de los embriones dentro de los huevos fertilizados de la rana de uñas sudafricana (*Xenopus laevis*) son necesarios para el desarrollo normal de la natación. Lanny Haverkamp y Ronald Oppenheim (1986) inmovilizaron a un grupo de embriones inyectándoles un fármaco que actúa sobre el sistema nervioso suprimiendo los movimientos. Los renacuajos que se desarrollaron a partir de los embriones inmovilizados nadaron con la misma eficacia que los renacuajos de un grupo control a quienes no se les había inyectado dicho fármaco durante la fase embrionaria.

De todos modos, sería una sobresimplificación asumir que todas las conductas de los anfibios se desarrollan independientemente de la experiencia. De hecho, los resultados de las investigaciones llevadas a cabo por Pfenning y sus colaboradores (1993) sugieren que la experiencia puede tener algunos efectos inesperados sobre el desarrollo comportamental de los anfibios. Los renacuajos de sapo de pies de pala (*Scaphiopus bombifrons*) que siguen una dieta normal no se comen a los miembros de su propia especie. Sin embargo, si se les alimenta con dieta carnívora a base de animales pequeños enteros, se vuelven caníbales, y cuando se cruzan con un renacuajo de su misma especie, intentan comérselo.

Como veremos en el Capítulo 6, una de las desventajas del canibalismo radica en que, cuando la conducta predatoria se dirige a coespecíficos emparentados, reduce la eficacia biológica indirecta del depredador. De todos modos, los renacuajos presentan una adaptación muy interesante, que permite reducir las proba-

bilidades de canibalizar a sujetos emparentados. Los renacuajos alimentados con una dieta carnívora a base de animales pequeños enteros no suelen nadar en compañía de sus parientes, algo que es bastante habitual en los renacuajos que siguen una dieta normal. De este modo, se reducen las probabilidades de que los renacuajos caníbales vean reducida su eficacia biológica indirecta por el hecho de comerse a alguno de sus parientes.

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LAS AVES

En términos generales, el desarrollo comportamental de las aves está más abierto al influjo de la experiencia que el de los anfibios. Algunas de las formas de comportamiento típicas de las aves se desarrollan como resultado de la **impronta**¹: la rápida adquisición de una preferencia clara y estable por un tipo particular de estímulo, al que se expone el animal durante un período muy breve de su desarrollo, denominado período sensible.

En el pasado, el breve período de tiempo durante el que se produce la impronta, en el que el ave es sumamente sensible a los factores experienciales, se conocía como «período crítico». Sin embargo, la palabra «crítico» posee connotaciones de rigidez, y actualmente se considera que el período durante el que se puede producir la impronta no está tan rígidamente determinado como se creía. Por este motivo, muchos estudiosos del comportamiento animal prefieren utilizar el término *período sensible*.

La impronta difiere de muchos tipos de desarrollos influidos por la experiencia en que sólo puede ocurrir durante un período específico y relativamente corto del ciclo vital. Ade-

más, una vez establecida, la respuesta imprinted es extremadamente resistente al cambio.

La respuesta de seguimiento en las aves precociales

Una investigación clásica llevada a cabo por el ganador del premio Nobel Konrad Lorenz (1935) ilustró gráficamente lo que se ha acabado denominando **impronta filial**²; el desarrollo de la tendencia a que los polluelos de algunas aves, como los patos y las ocas, sigan a su madre. Cuando estaba criando polluelos de pato y de oca, Lorenz constató que enseguida adquirían la tendencia a seguirlo a él, en vez de seguir a sus coespecíficos. También comprobó que la preferencia de las aves era consistente y muy resistente al cambio. Lorenz concluyó que los polluelos se habían imprinted a su persona porque fue el primer objeto en movimiento que vieron nada más nacer.

Este tipo de impronta sólo se da en las especies **precociales**, especies cuyas crías nacen muy desarrolladas y, por lo tanto, son capaces de desplazarse solas prácticamente desde el momento de la eclosión (Figura 3.1). En condiciones naturales, la impronta filial garantiza que los polluelos desarrollen una tendencia a seguir a sus madres, que generalmente son el único estímulo relevante presente durante el período sensible. Gracias a la impronta, los polluelos permanecen cerca de sus madres y reciben su protección cuando los amenaza algún peligro. La tendencia de las crías a ir tras los pasos de sus madres también permite que éstas las guíen hacia el agua o hacia el alimento, o bien las alejen de áreas donde el riesgo de predación es elevado.

¹ N. de la T.: El término inglés *imprinting* se ha traducido de formas diferentes, como *impronta*, *improntación*, *estampación*, y *troquelado*. En algunos textos españoles se mantiene el término original inglés sin traducir.

² N. de la T.: También traducida como «impronta de seguimiento».



FIGURA 3.1. ♦ Un polluelo de un día de una especie precocial (a la izquierda). Compárelo con un polluelo de la misma edad de una especie altricial (a la derecha); las aves altriciales nacen relativamente poco desarrolladas.

Estudios de laboratorio sobre la impronta filial

Los estudios controlados han permitido comprobar que el período sensible para el desarrollo de la impronta filial es muy corto y ocurre muy pronto en la vida de un ave. En el ánade real (*Anas platyrhynchos*), el período más eficaz para que se desarrolle la impronta filial ocurre entre trece y dieciséis horas después de la eclosión. ¿Por qué ocurre tan pronto y dura tan poco?

Se ha propuesto una explicación en términos proximales para explicar estas características que alude a la interacción de dos factores: el desarrollo de la locomoción y la aparición del temor hacia los objetos desconocidos. El hecho de que la impronta no se produzca si no se permite que el polluelo se desplace avala esta hipótesis. Cuando se coloca experimentalmente a un polluelo dentro de un carrito o sobre una rueda giratoria que sigue la trayectoria de un modelo de madre —en vez de dejarle que se desplace por su propio pie tras los pasos del modelo— la impronta no se establece.

Más adelante, unas dieciséis horas después de la eclosión, el polluelo desarrolla un marcado temor hacia los objetos desconocidos. Un

ave no puede improntarse a un objeto temido, de ahí que haya muy pocas probabilidades de que un polluelo se impronte a un objeto inadecuado en condiciones naturales (Hess, 1973).

Hay una explicación en términos fisiológicos consistente con este modelo que apela al crecimiento neural. El período sensible se caracteriza por una considerable plasticidad neural. Esta plasticidad favorece el tipo de cambios que están implicados en la impronta. El final de este período de plasticidad marca el fin del período sensible (Immelmann, 1985).

Independientemente de cuál sea el nivel explicativo que prioricemos, lo importante es que la impronta filial ocurre en el momento más propicio. La madre (el estímulo apropiado) siempre está presente; y es poco probable que haya algún objeto inadecuado, como un animal distinto de la madre, junto a los polluelos, por lo menos de forma consistente. Una vez finalizado el período sensible, cuando es mucho más fácil que los polluelos se topen con otros tipos de estímulos, no habrá ninguna posibilidad de que se impronten a ellos, puesto que la tendencia a desarrollar este tipo de vínculo estará inhibida.

Los investigadores que estudian la impronta filial en las aves precociales utilizan sustitutos

diversos de «madres» como modelo. Los polluelos que se utilizan como sujetos experimentales eclosionan dentro de una incubadora, para evitar que sean expuestos a otros coespecíficos, sea visual o auditivamente, antes del experimento. Los investigadores presentan a los polluelos modelos distintos, modificando diversos aspectos, como la velocidad del desplazamiento y el momento de la presentación. También se pueden reproducir grabaciones de sonidos durante la presentación de los modelos.

Los estudios realizados con anátidas indican que hay varios tipos de estímulos que funcionan como modelos visuales eficaces para que se produzca la impronta filial, entre los que se incluyen objetos inanimados, como por ejemplo una pelota de playa, siempre y cuando se muevan a una velocidad que se parezca *grosso modo* a la velocidad de desplazamiento de una madre de anátida. De todos modos, los modelos cuyo aspecto recuerda al de una hembra adulta de pato son los que evocan las improntas más inmediatas y consistentes. En otras palabras, el estímulo natural de la madre tiene más probabilidades de convertirse en objeto de impronta que otros tipos de estímulos (Hess, 1973).

El papel de las pistas auditivas

Una madre de anátida vocaliza constantemente mientras guía a sus polluelos, no debe sorprender que en las investigaciones sobre la impronta filial, el hecho de presentar sonidos rítmicos junto con el modelo aumente la intensidad de la respuesta de seguimiento. Las vocalizaciones de ánade real (*Anas platyrhynchos*) resultan más eficaces para que se produzca este tipo de impronta en un polluelo de esta misma especie que las vocalizaciones de otras aves, como el ánade silvestre (*Aix sponsa*), o la gallina doméstica (*Gallus domesticus*), incluso aunque los polluelos nazcan y crezcan en incubadoras y

no hayan oído previamente ninguna llamada de ánade real (Gottlieb, 1965).

¿Cómo es posible que los polluelos de ánade real desarrollen esa sensibilidad hacia las llamadas propias de su especie si no las han podido oír previamente? Las investigaciones experimentales sugieren que los polluelos de ánade real se hacen sensibles al sonido de sus propias llamadas cuando todavía están dentro del huevo y, después de la eclosión, son capaces de identificar las llamadas de ánade real a partir de ese modelo. De ahí que, si se cría a un polluelo de ánade real en condiciones de aislamiento y se le enmudece justo antes de que empiece a vocalizar dentro del huevo, después de la eclosión no presentará ninguna preferencia por las llamadas de los miembros de su especie. Al parecer, los polluelos de ánade real deben pasar por la experiencia de oír su propia voz antes de desarrollar la tendencia a establecer la impronta adecuada (Gottlieb, 1978).

En algunos casos, el sonido funciona como el estímulo exclusivo de la impronta. El ánade silvestre, por ejemplo, se impronta al sonido particular de la voz de su madre cuando todavía es un embrión que está dentro del huevo. Más adelante, cuando la madre llama a sus polluelos desde fuera del nido, que puede estar varios metros sobre el nivel del suelo, las crías saltan del nido y se reúnen con ella en el suelo (Gottlieb, 1971). La capacidad de identificar la llamada de su propia madre es muy importante para la supervivencia de los polluelos de ánade silvestre, ya que la madre empieza a vocalizar a partir del momento en que las crías han madurado lo suficiente para abandonar el nido. Si los polluelos respondieran simplemente a la llamada de cualquier madre de ánade silvestre podrían saltar fuera del nido antes de haber madurado lo suficiente, lo que tendría consecuencias desastrosas.

Otro ejemplo del influjo de las pistas auditivas antes de la eclosión lo encontramos en la codorniz de Virginia (*Colinus virginianus*) del

norte y este de América. Los embriones emiten pequeños chasquidos mientras están dentro del huevo. Estos sonidos inducen una aceleración del proceso de desarrollo en los embriones menos maduros y enlentecen el proceso de desarrollo en los embriones más maduros. El resultado de esta comunicación prenatal es la **sincronización de la eclosión** (Vince, 1969). Esta sincronización es adaptativa porque, si todos los huevos eclosionan aproximadamente al mismo tiempo, podrán recibir cuidados parentales en grupo durante un período de tiempo relativamente breve. Consecuentemente, la madre se beneficiará de la reducción del período de inversión parental y los polluelos se beneficiarán de la protección del grupo.

La impronta sexual

Después de haber inducido una respuesta de seguimiento en sus ocas en su estudio clásico sobre la impronta filial, Lorenz observó algo todavía más sorprendente. Cuando las aves alcanzaron la madurez sexual, empezaron a dirigirlas conductas de cortejo y aproximaciones sexuales. Este fenómeno se denominaría más tarde **impronta sexual**: el desarrollo de la tendencia a dirigir conductas sexuales al tipo de animal u objeto que estuvo presente durante el período sensible.

En el caso de las ocas que estudió Lorenz, el período sensible para el desarrollo de la impronta sexual coincidía con el de la impronta filial. Sin embargo, en la gran mayoría de aves precoces, el período sensible de la impronta sexual ocurre más tarde. Por este motivo, en los estudios que se realizaron con patos y gallinas domésticas sobre el desarrollo precoz de la impronta después de los trabajos de Lorenz no se consiguió identificar el fenómeno de la impronta sexual.

La impronta sexual se ha descrito en otras aves aparte de los patos y las ocas. En un estu-

dio se constató que, si se crían machos de pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*) junto con hembras de bengalí (*Lonchura striata*), dos especies próximamente emparentadas, al alcanzar la madurez sexual, los machos de pinzón cebra manifiestan una clara preferencia por las hembras de bengalí. De todos modos, en ausencia de hembras de bengalí, los machos se aparean con sus coespecíficas (Immelmann, 1972).

Un estudio que se realizó posteriormente con pinzones cebra ayudó a entender por qué la impronta sexual a las hembras de bengalí no es irreversible. De hecho, el desarrollo de la impronta sexual en los pinzones cebra se realiza en dos etapas. La primera etapa, que tiene lugar poco después de la eclosión, determina que los pinzones desarrollen una preferencia social general por cierto tipo de aves. La segunda etapa, que se inicia cuando los pinzones se aproximan a la madurez sexual, permite consolidar dicha preferencia. Si cuando los pinzones cebra se están aproximando a la madurez sexual no hay hembras de bengalí disponibles, a quienes se improntaron en la primera etapa de la impronta sexual, los jóvenes pinzones todavía podrán improntarse a las hembras de su propia especie durante la fase de consolidación (Oetting *et al.*, 1995).

Bajo condiciones de laboratorio específicas, los machos de pinzón cebra pueden improntarse sexualmente a dos especies diferentes; este fenómeno se conoce como **impronta doble**. Por ejemplo, cuando los jóvenes pinzones conviven con hembras adultas de pinzón cebra y de bengalí durante los períodos sensibles para el establecimiento de la impronta sexual, los machos dudan entre ambas especies en sus preferencias (ten Cate, 1987).

El efecto de la impronta sexual es más intenso en los machos que en las hembras. Los machos se improntan al color del vientre de su madre y, cuando se convierten en adultos, es más probable que elijan a parejas sexuales que tengan el vientre del mismo color que su ma-

dre. Las hembras, sin embargo, no parecen tener preferencias consistentes por el color del vientre de sus compañeros sexuales (Vos, 1995). Como veremos más detalladamente en el Capítulo 9, las hembras suelen tener en cuenta una mayor cantidad de factores a la hora de elegir pareja sexual que los machos.

El desarrollo del canto

El desarrollo de la impronta filial es básico para la supervivencia de los polluelos de las aves precociales, como las ocas y los patos, que pasan mucho tiempo en el suelo. Sin embargo, las especies de aves altriciales, como los pájaros cantores —es decir, las especies cuyas crías nacen relativamente poco desarrolladas—, no pueden desplazarse por sí solas y tienen los ojos cerrados durante cierto tiempo después de la eclosión. Consecuentemente, las especies altriciales no desarrollan impronta filial.

También a diferencia de lo que ocurre con los patos y las ocas, cuyas vocalizaciones son bastante estereotipadas y tienen funciones comunicativas limitadas, los pájaros cantores desarrollan cantos elaborados que les permiten comunicarse de formas complejas. Las aves utilizan el canto en muchos contextos diferentes: para atraer a la pareja sexual, defender el territorio, sincronizar el comportamiento reproductor entre los dos miembros de la pareja, y «servir de modelo» para las crías (Albrecht y Oring, 1995).

En el chochín australiano (*Malurus splendens*), tanto el macho como la hembra cantan para defender el territorio (Cooney y Cockburn, 1995); sin embargo, en la mayoría de especies de pájaros cantores, aunque ambas especies producen sonidos, solamente el macho emite las complejas vocalizaciones que denominamos cantos. De ahí que la mayoría de los estudios se hayan centrado en el desarrollo del canto en los machos.

A pesar de las diferencias existentes entre las especies altriciales y las precociales, hay algunos principios que son aplicables tanto al desarrollo de la impronta filial como al desarrollo del canto. Concretamente, tanto la respuesta de seguimiento como el canto se adquieren durante un período sensible breve y ubicado muy pronto en el ciclo vital, y ambos son muy resistentes al cambio una vez establecidos.

Si el canto dependiera exclusivamente de factores genéticos especie-específicos, la variedad de cantos y la capacidad de transmitir información recientemente adquirida serían muy limitadas. Por otro lado, si el aprendizaje del canto no estuviera restringido en cierta medida por los factores genéticos especie-específicos, los pájaros no podrían distinguir los cantos de los miembros de su propia especie de los de otras especies. Por lo tanto, es lógico que el desarrollo del canto implique complejas interacciones entre los factores genéticos y los experienciales.

Los primeros estudios de laboratorio sobre el desarrollo del canto en las aves

Los experimentos clásicos que W. H. Thorpe llevó a cabo con pinzones vulgares (*Fringilla coelebs*) en los años cincuenta permitieron demostrar la importancia de las experiencias auditivas tempranas en el desarrollo del canto. Thorpe crió a un grupo de pinzones aislándolos visual y acústicamente de sus coespecíficos y a otro grupo aislándolos visualmente de sus coespecíficos pero exponiéndolos a grabaciones de los cantos de su especie.

Los pájaros que escucharon las grabaciones desarrollaron un **canto completo**, es decir, el canto normal complejo propio de la especie. Sin embargo, los pájaros criados en condiciones de aislamiento acústico desarrollaron un **subcanto**, un canto simple que es precursor del

canto completo normal en las aves criadas en condiciones normales. Aparentemente, el desarrollo del subcanto es relativamente independiente de la estimulación auditiva, pero el canto completo depende del *input* auditivo procedente de un *tutor* o modelo (Thorpe, 1961).

Sesgos en el aprendizaje del canto

A pesar de la importancia del tutor en el desarrollo del canto, los chingolos de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*) expuestos a grabaciones del canto de otra especie no llegan a desarrollar un canto adulto. Además, si se les permite oír el canto de su propia especie y el de otra especie, desarrollan el primero (Konishi, 1985; Marler, 1970). Al parecer, los pájaros cantores nacen con una tendencia sesgada a aprender el canto de su propia especie en oposición al de otras especies. Este sesgo permite reducir las probabilidades de que aprendan cantos inapropiados.

Las investigaciones de laboratorio indican que en algunos casos los pájaros adquieren cantos que presentan elementos de los cantos de dos o más tutores (ten Cate y Slater, 1991). En condiciones naturales, es posible que haya más de un macho en las inmediaciones, por lo que una cría puede incorporar aspectos del canto de varios tutores. Consecuentemente, un pájaro particular puede desarrollar un canto complejo que sea exclusivo en algunos aspectos.

Los experimentos de Thorpe con pinzones sugieren que los pájaros cantores tienen un período sensible ubicado muy pronto en el ciclo vital durante el cual deben oír el canto especie-específico para poder desarrollar el canto. En los chingolos cantores y en los pinzones cebrado este período sensible abarca las primeras semanas de la etapa juvenil, después de perder el plumón. Durante este período, los machos jóvenes todavía residen en el área de apareamiento,

donde es más probable que puedan escuchar los cantos de sus padres (Böhner, 1990). Sin embargo, el pontífice índigo (*Passerina cyanea*) aprende por lo menos parte del canto en la etapa adulta (Margoliash *et al.*, 1991). Esta liberación con respecto a la rigidez impuesta por un breve período sensible permite que los pontífices índigo desarrollen cantos muy variados y complejos. Como veremos con mayor detalle en los Capítulos 9 al 13, el hecho de que los cantos sean variados y complejos posee importantes ventajas tanto para la atracción de la pareja como para la defensa territorial.

Entre los canarios (*Serinus canaria*), hay dos subespecies cuyos cantos difieren en alguna medida. Experimentos realizados recientemente indican que cada subespecie tiene una tendencia sesgada a aprender el canto que le es propio. De todos modos, la descendencia híbrida de ambas subespecies puede aprender el canto de ambos progenitores (Mundinger, 1995).

Como cabría esperar teniendo en cuenta las reglas epigenéticas, en el desarrollo del canto existe una clara interacción entre los factores genéticos y los ambientales. De todos modos, existen notables diferencias entre especies en lo que respecta a la naturaleza de esta interacción.

La función de la práctica

Uno de los hallazgos más sorprendentes de las investigaciones sobre el canto de las aves es que suelen aprender la naturaleza del canto en un momento y practicar su producción varios meses después. En ese momento, parecen ajustar sus propias vocalizaciones al recuerdo del modelo del canto del tutor. Por lo tanto, si se ensordece experimentalmente a un pájaro de cinco meses —cuando ya ha finalizado el período sensible para el aprendizaje del canto pero antes de que empiece a emitir vocalizaciones

adultas—, nunca llegará a desarrollar el canto adulto. Sin embargo, si la sordera ocurre con posterioridad al inicio de las vocalizaciones adultas, cantará con total normalidad (Konishi, 1965).

Aunque el estímulo fundamental para el aprendizaje del canto es de tipo auditivo, en algunos pájaros influye mucho la presencia física de un tutor real. Por ejemplo, los chingolos de corona blanca aprenden los cantos de su especie el doble de rápido cuando se exponen a un tutor real que cuando sólo pueden escuchar grabaciones del canto de su especie (Petrinovich, 1990).

Los pinzones cebra todavía dependen más de la presencia de un tutor real; si sólo pueden oír grabaciones, no llegan a aprender el canto propio de su especie. No está claro cuál es exactamente el papel que desempeña el tutor, pero por lo menos parte de su eficacia se debe a que interactúa directamente con las crías (ten Cate, 1991). Puesto que en el pinzón cebra el padre suele interactuar con sus hijos más que otros machos, es lógico que en esta especie la presencia de un tutor real sea más importante (Mann y Slater, 1995).

Dialectos

Algunas especies de pájaros cantores que poseen cantos muy complejos y elaborados desarrollan **dialectos**, es decir, cantos que varían de una región geográfica a otra. Por ejemplo, los cantos de los gorriones de tres zonas distintas de California son diferentes. Estas variantes dialectales se perpetúan porque las crías aprenden sus cantos a partir del modelo de los adultos del área en que nacen y permanecen en la misma área para reproducirse.

Algunos pájaros utilizan los dialectos como criterio de selección de la pareja sexual. Por ejemplo, las hembras de pinzón cebra pueden aprender el canto de su padre y utilizarlo como

modelo con el que comparar el canto de un pretendiente. De este modo, una hembra puede evitar la endogamia rechazando como pareja sexual a un pretendiente que cante como su padre (Nottebohm, 1991). Asimismo, también es posible que las hembras contribuyan a la exogamia óptima rechazando a aquellos machos cuyos cantos difieran demasiado del de su padre.

El proceso de desarrollo de los dialectos favorece el aislamiento genético y la rápida divergencia evolutiva, pudiendo tener como consecuencia la formación de nuevas especies en un período de tiempo relativamente breve (Gibbs *et al.*, 1990). De cualquier modo, el desarrollo de dialectos representa uno de los pocos ejemplos de lo que podemos denominar evolución cultural.

Aunque en el pasado existía la creencia generalizada de que los dialectos dependían exclusivamente de experiencias de aprendizaje diferenciales, recientemente se han encontrado pruebas de que también pueden estar implicadas las variaciones genéticas (Nelson *et al.*, 1995). Esta conclusión proporciona un apoyo adicional al enfoque epigenético del desarrollo.

Diferencias entre especies

Aunque los principios generales que acabo de exponer son aplicables al aprendizaje del canto en la mayoría de las especies, existen adaptaciones específicas que permiten afrontar los retos particulares de cada especie. Por ejemplo, el hábitat donde vive el ave —si se trata de un área con mucha vegetación o muy despoblada— influirá sobre algunos aspectos del canto, ya que las propiedades acústicas de ambos hábitats son diferentes. En este sentido, las investigaciones sobre la propagación del sonido indican que las frecuencias medias (entre los 1.500 y los 2.500 Hz) se transmiten mejor en las áreas arboladas. Sin embargo, las altas fre-

cuencias se transmiten con relativa eficacia en los hábitats abiertos. Los pájaros cantores de los bosques de Panamá parecen haber descubierto la mayor eficacia de las frecuencias medias, ya que la mayoría de sus cantos están dentro de estos márgenes (Morton, 1977).

Otro de los factores que influyen sobre el aprendizaje del canto es si el ave en cuestión es o no un parásito nidal. (Los parásitos nidales son aves que nacen del huevo que sus madres han depositado en el nido de otras especies.) Si un parásito nidal, como el molotro negro (*Molothrus ater*), aprendiera el canto a partir del modelo de un tutor, aprendería un canto inadecuado, ya que los tutores que habría en las inmediaciones del nido durante el período sensible para el aprendizaje del canto no serían molotros negros, sino miembros de la especie parasitada.

De todos modos, el molotro negro presenta un tipo muy sutil de aprendizaje que influye sobre el desarrollo del canto, como se puso de manifiesto en un experimento en el que se criaron machos de molotro negro aislados de otros machos. Sorprendentemente, se constató que los cantos de los machos que se habían criado en condiciones de aislamiento resultaban más atractivos para las hembras de su especie que los cantos de los machos que habían crecido en condiciones más normales. Al parecer, los machos que crecen separados de otros machos no aprenden a inhibir ciertos aspectos de sus cantos —mientras que en condiciones normales los machos de molotro negro se inhiben cuando están en presencia de otros machos más dominantes—, puesto que los mismos rasgos del canto que atraen a las hembras son percibidos como una amenaza por los demás machos. Consecuentemente, los machos que crecen separados de otros machos atraen más a las hembras pero también reciben más ataques procedentes de otros machos más dominantes, y muchos de ellos acaban muriendo literalmente por culpa de su «atrevimiento» (King y West, 1990).

El picoteo

Los pájaros cantores no necesitan aprender a cantar de prisa ni pronto, ya que sus cantos no desempeñarán su función hasta que se conviertan en adultos. Sin embargo, las aves precociales, como la gallina doméstica, deben ser capaces de picotear con relativa precisión poco después de la eclosión, pues, en caso contrario, morirían de inanición. Consecuentemente, como ocurre con la natación en los renacuajos, es preciso que en los polluelos de las aves precociales el desarrollo de un picoteo relativamente preciso sea rápido y precoz.

En 1870 Charles Spalding, que fue tutor del famoso filósofo Bertrand Russell, realizó uno de los primeros experimentos sobre comportamiento animal, con el que pudo demostrar que, para que se desarrolle el picoteo, hace falta muy poca práctica o nada en absoluto. Spalding colocó pequeños parches sobre los ojos de varios polluelos de gallina doméstica inmediatamente después de la eclosión, incluso antes de que abrieran los ojos. Al cabo de varias horas, les quitó los parches y comprobó que los polluelos picoteaban con total normalidad.

Posteriormente, otros estudiosos del comportamiento animal constataron que los polluelos de más edad picotean con mayor precisión que los más jóvenes. De todos modos, podemos explicar esto sin tener que apelar necesariamente a la práctica. Eckert Hess (1956) puso unas gafas que desviaban el ángulo de visión siete grados hacia la derecha a un grupo de polluelos de gallina doméstica. Analizó sus respuestas durante varios días para determinar si los polluelos eran capaces de aprender, compensando la desviación del ángulo de visión provocada por las gafas, de tal modo que su picoteo fuera cada vez más preciso. Los pollos no reajustaron su respuesta de picoteo, pero los de más edad mostraron menos variabilidad en sus respuestas. Aparentemente, la maduración de los sistemas motor y perceptivo de los po-

luelos mayores permitió que el picoteo fuera más consistente. De todos modos, la conclusión de Spalding de que el desarrollo de la coordinación ojo-pico es relativamente independiente de la práctica del picoteo quedó ratificada.

DESARROLLO COMPORTAMENTAL EN LOS MAMÍFEROS

Los principios evolutivos sobre los períodos sensibles ubicados muy pronto en el ciclo vital y la resistencia al cambio también son aplicables a los mamíferos, además de a los anfibios y las aves. De todos modos, en la clase de los mamíferos, los períodos sensibles suelen ser más largos, y hay una mayor tendencia al cambio como resultado de las experiencias acumuladas durante la edad adulta. Esto es especialmente aplicable a los primates; estas diferencias entre los primates y otros grupos de animales se deben, por lo menos en parte, a la considerable flexibilidad que caracteriza al comportamiento de los representantes de este orden.

La socialización

Las interacciones de los primates altamente sociales, como el macaco rhesus (*Macaca mulatta*) y el chimpancé (*Pan troglodytes*), son muy complejas, como veremos cuando estudiemos el tema de la cooperación en el Capítulo 12. Un elemento fundamental para que puedan tener lugar estas interacciones es la sensibilidad ante las señales emitidas por otros miembros del grupo. Una serie clásica de experimentos con macacos rhesus, llevados a cabo por Harry Harlow y sus colaboradores entre 1950 y 1980, permitió identificar algunos de los factores evolutivos relacionados con esta sensibilidad social.

Monos criados en condiciones de aislamiento

Los macacos rhesus criados en condiciones de total aislamiento con respecto a otros animales, incluyendo a los humanos, desarrollaron trastornos emocionales de tal calibre que solían agazaparse en una esquina de la jaula, abrazándose a sí mismos o mordiéndose ante la aproximación de cualquier desconocido. Los efectos del aislamiento social parecían irreversibles, incluso aunque a los sujetos se les permitiera convivir con otros miembros normales de su misma especie cuando fueran adultos. Al parecer, es necesario que los macacos tengan experiencias sociales durante una etapa muy temprana y crítica del desarrollo —entre los tres y los nueve meses de edad— para que se desarrollen con normalidad. Si no tienen experiencias sociales durante esta etapa, los macacos desarrollan conductas sociales inapropiadas que resultan difíciles o imposibles de modificar.

El aislamiento social también influye sobre el comportamiento reproductor. Los macacos criados en condiciones de aislamiento no sabían aparearse con sus coespecíficos cuando se hicieron adultos, a pesar de que presentaban algunas respuestas sexuales adecuadas, como la erección y los empujes pélvicos. La ausencia de las pautas sociales adecuadas determinó que fuera imposible que cortejaran a sus coespecíficos y que emitieran las respuestas sociales necesarias para mantener relaciones sexuales completas.

Puesto que los macacos con trastornos emocionales no se apareaban entre sí ni tampoco lo hacían con otros macacos adultos normales, parecía difícil estudiar el comportamiento materno-filial de las hembras criadas en condiciones de aislamiento. De todos modos, siempre existe la posibilidad de acudir a la inseminación artificial para conseguir que una hembra se quede embarazada sin copular. Además, hubo unos pocos machos criados en condiciones normales

que fueron extremadamente pacientes y consiguieron dejar embarazadas a varias hembras que habían crecido en condiciones de aislamiento. Cuando estas hembras dieron a luz, ignoraron a sus crías por completo y en algunos casos hasta las maltrataron. Al parecer, el comportamiento materno-filial normal de los macacos, igual que el sexual, depende de las experiencias sociales que tienen lugar mucho antes de que los animales alcancen la edad adulta (Harlow y Zimmerman, 1958; Harlow, 1960).

Incluso cuando a un macaco se le permite interactuar normalmente con su madre, el hecho de estar aislado de otros sujetos de edades similares tiene repercusiones negativas. Los macacos que han crecido sin poder interactuar con otros coespecíficos de edad similar manifiestan un temor y una agresividad excesivos cuando se relacionan con otros macacos durante la etapa adulta. Sin embargo, basta con permitir que vean a otros macacos de su edad durante quince minutos diarios, para que interactúen con normalidad con sus coespecíficos cuando sean adultos (Harlow y Harlow, 1962). Parece ser que el juego y otros tipos de interacciones sociales que tienen lugar durante la etapa infantil y juvenil son cruciales para el desarrollo del comportamiento social. En circunstancias extremas, hasta una cantidad de interacción escasa permite el desarrollo del comportamiento social.

Los estudios que se realizaron posteriormente sugieren que la conclusión de los primeros trabajos sobre aislamiento social —que las repercusiones sociales del aislamiento son irreversibles— no es aplicable a todas las circunstancias. Si se asocia un macaco de seis meses de edad criado en condiciones de aislamiento con varios sujetos de su misma especie tres meses más jóvenes criados en condiciones normales, la presencia de los coespecíficos atenúa los efectos del aislamiento. La edad de estos pequeños «terapeutas» es un aspecto crucial. Los macacos de tres meses son suficien-

temente mayores para iniciar interacciones sociales, pero no demasiado mayores para reaccionar al rechazo inicial del macaco aislado con agresividad. Al cabo de pocas semanas, los macacos aislados que se sometieron a esta «terapia» reaccionan ante las búsquedas de contacto de los más pequeños haciendo lo mismo y jugando con ellos. Gracias a la asociación, los macacos aislados manifestaron una recuperación casi total en un plazo de sólo seis meses (Suomi, 1973).

Monos criados por madres artificiales

Tal vez el experimento más famoso de Harlow es el que consistió en criar a dos grupos de lactantes de macaco rhesus en jaulas individuales con dos tipos distintos de madres artificiales. Una de las madres artificiales era un armazón cilíndrico de alambre, mientras que la otra era un cilindro de medidas similares recubierto de una ropa mullida y suave al tacto. Ambas se diseñaron de tal modo que pudieran suministrar leche a los lactantes. Aunque la madre artificial de alambre proporcionaba refuerzos a través de la leche en uno de los grupos, todos los lactantes preferían pasar más tiempo junto a la madre de ropa y se abrazaban a ella cuando estaban asustados. Al parecer, el calor y la suavidad son reforzantes en sí mismos, independientemente de que se asocien o no a alimento (Harlow y Zimmerman, 1958; Harlow y Harlow, 1962).

Los dos grupos de macacos que fueron criados por madres artificiales presentaron trastornos sociales cuando alcanzaron la edad adulta, sobre todo los que se criaron con la madre de alambre. Sin embargo, los macacos que se criaron con madres «adoptivas» de perro presentaron un desarrollo social prácticamente normal (Mason, 1978). Al parecer, hasta un animal de otra especie puede actuar como facilitador del desarrollo social de estos monos.

El juego

Muchas de las interacciones en que se implican un bebé primate y su madre son de tipo lúdico. El juego se puede definir como aquella actividad que imita algunos elementos de las conductas dirigidas a meta pero que no permite alcanzar un objetivo inmediato. Las investigaciones de Harlow generaron muchas preguntas y estimularon el planteamiento de numerosas investigaciones sobre el juego, no sólo en los primates, sino también en otros mamíferos.

Las pautas de juego de las crías de mamífero dependen del estilo de vida de los adultos de su especie. Por ejemplo, los juegos de los cachorros de especies carnívoras contienen elementos de caza y acecho, mientras que las «carreras» de las crías de ungulado, como los potros, recuerdan a las conductas de huida propias de estas especies. Asimismo, las crías de los mamíferos sociales hacen sus pinitos en el establecimiento de jerarquías de dominancia y en la comunicación social. Una razón de que los mamíferos —en comparación con otras clases— jueguen tanto es que en esta clase existen grandes diferencias entre el comportamiento de los jóvenes y el de los adultos.

Aunque a veces resulta difícil distinguir el juego de otras actividades, el comportamiento lúdico parece tener algunos rasgos distintivos. En primer lugar, en el juego se combinan varias actividades funcionales distintas en un período de tiempo breve. Por ejemplo, el juego de una joven mangosta (*Ichneumia albicauda*) puede presentar elementos del comportamiento de captura de presas y elementos de comportamiento sexual en rápida sucesión. En segundo lugar, las secuencias propias de un patrón comportamental pueden interrumpirse de repente. Por ejemplo, un cachorro de gato puede agazaparse y saltar sobre otro cachorro como si pretendiera darle caza y luego alejarse inmediatamente como si nada. En tercer lu-

gar, las conductas de juego aparecen de forma inesperada, en ausencia de provocación aparente. No es nada raro ver cómo un gato ataca de repente a un objeto inanimado o empieza a revolcarse y a hacer como si mordiera algún objeto o animal inexistente. Por último, el juego suele ser propio de los animales jóvenes y tiende a disminuir conforme van creciendo y se acercan a la edad adulta. No cabe duda de que la mayor incidencia del juego en la etapa infantil y juvenil obedece al papel que desempeña en el desarrollo.

Diferencias sexuales

Una madre de mamífero puede jugar con sus hijos, sobre todo si solamente tiene uno; sin embargo, el juego suele tener lugar sobre todo entre hermanos y/o entre sujetos del mismo grupo de edad. En los macacos rhesus, los grupos de juego suelen estar formados por individuos del mismo sexo. Los machos suelen jugar más a pelearse y sus peleas lúdicas suelen ser más violentas que las de las hembras. Sin embargo, las hembras juegan más a «hacer de mamá» que los machos. El tipo de conductas que los jóvenes primates dirigen a los bebés también difieren en función del sexo: las hembras suelen dirigirles conductas de cuidado y atención, mientras los machos juegan con los bebés de una forma más agresiva.

Recientemente también se han identificado diferencias sexuales en la forma de jugar de los ratones. Si la mayoría o todos los hermanos son de sexo femenino, el juego es más social que si la mayoría de ellos son machos (Laviola y Alleva, 1995).

Las funciones del juego

El juego parece tener diversas funciones, pero es muy difícil demostrarlas empíricamente

(vé-
que
cia
con
vec-
dad
Con-
cias
raci-
miti-
soci-
no-
ben-
dici-
tem-
vita
L
está
Por
cub-
flex-
gen-
con-
jóve-
la fi-
com-
I
laci-
tem-
sent-
mei-
sora
vo q-
de c-
c
tat e
Por
men-
pro-
plor-
de o-
exp-
ces-
vres

(véase Baldwin, 1986). Uno de los motivos de que no se haya podido confirmar la dependencia de las pautas de comportamiento adultas con respecto al juego infantil y juvenil es que a veces basta con una cantidad mínima de actividad lúdica para producir un efecto evolutivo. Como ya hemos visto en el ejemplo de los macacos, bastan quince minutos diarios de interacción con coespecíficos de edad similar para mitigar los efectos negativos del aislamiento social. Otro motivo puede ser que los estudios no siempre han podido poner de manifiesto los beneficios poco aparentes de las actividades lúdicas; pero hasta un beneficio mínimo puede tener un efecto significativo a lo largo del ciclo vital del animal (Caro *et al.*, 1989).

Una de las principales funciones del juego está relacionada con el entrenamiento físico. Por ejemplo, las carreras de los potros (*Equus caballus*) parecen facilitar el desarrollo de la flexibilidad motriz en los caballos adultos (Fagen y George, 1977). De forma similar, se ha constatado que los juegos acrobáticos de los jóvenes primates de vida arborícola aumenta la flexibilidad dinámica y estática cuando se convierten en adultos (Fontaine, 1994).

En los lobos (*Canis lupus*), el juego está relacionado con el desarrollo de un complejo sistema de organización social. Los lobeznos presentan una considerable variedad de señales de incitación al juego, que parecen ser las precursoras del elaborado comportamiento cooperativo que se pone de manifiesto en las estrategias de caza de los lobos adultos (Caro *et al.*, 1989).

Otra función más sutil del juego es fomentar el desarrollo de las capacidades cognitivas. Por ejemplo, jugar con un objeto nuevo incrementa las probabilidades de descubrir un uso productivo del mismo. El papel del juego exploratorio y de la experiencia previa en el uso de objetos desconocidos queda ilustrado en un experimento clásico realizado con chimpancés (*Pan troglodytes*). Los chimpancés que crecieron en condiciones en las que no tenían

acceso a ningún objeto no consiguieron aprender a utilizar palos como instrumentos cuando alcanzaron la edad adulta (Birch, 1945). Sin embargo, los chimpancés criados en condiciones naturales o de laboratorio a los que se les permitió manipular palos y otros objetos similares fueron capaces de desarrollar la habilidad de utilizar palos como instrumentos de formas diversas.

Los chimpancés a veces se implican en juegos elaborados y creativos. Suelen empezar el juego social utilizando una de estas dos señales particulares: el «andar de juego» o la «cara de juego». Sus actividades lúdicas consisten en perseguirse, montarse unos a otros, revolcarse, hacerse cosquillas y simular peleas, dándose manotazos o patadas suaves.

Los componentes cognitivos del juego se ponen de manifiesto particularmente en los juegos de los bonobos (*Pan paniscus*). Por ejemplo, en los jóvenes bonobos del zoo de San Diego se ha identificado un juego que recuerda a la «gallinita ciega»; se tapan los ojos con una hoja o con los brazos y van de un lado a otro hasta que casi pierden el equilibrio. Asimismo, adoptan expresiones faciales que no parecen ir dirigidas a nadie en particular. Por ejemplo, pueden aplastarse la mejilla con el dedo o proyectar hacia delante la mandíbula inferior (DeWaal, 1989). Este tipo de juegos probablemente favorece el control de la musculatura que participa en las expresiones faciales, las cuales desempeñan un papel importante en la comunicación de estos simios.

Los costes del juego

Aunque no cabe duda de que el juego aporta beneficios, también implica ciertos costes. Por ejemplo, los juegos de los cachorros de gato doméstico (*Felis domesticus*), además de consumir energía, ocupan el 9 por ciento del tiempo que pasan despiertos (Martin, 1984).

Además, el juego puede interferir con algunos aspectos de la vida de la madre. Por ejemplo, los juegos de los cachorros de guepardo a veces limitan la eficacia de la caza de la madre (Caro, 1987).

El juego también puede reducir el nivel de vigilancia de los jóvenes haciéndolos más vulnerables a la predación. En un extremo, un estudio observacional realizado sobre la predación de cachorros de león marino del Sur (*Arctocephalus sp.*) permitió constatar que el 85 por ciento de las víctimas fueron atacadas mientras estaban jugando, a pesar de que sólo dedicaban el 6 por ciento del tiempo a las actividades lúdicas (Harcourt, 1991). En el otro extremo, un estudio en que se observó a varias camadas de guepardo durante dos mil seiscientas horas, permitió comprobar que ningún cachorro sufrió heridas o perdió la vida con motivo del ataque de algún depredador (Caro, 1995). Está claro que el riesgo de ser atacado por un depredador difiere enormemente entre especies, y que, a la larga, este riesgo, sopesado con los beneficios potenciales del juego, ha influido indudablemente sobre la evolución de este último comportamiento.

El vínculo materno-filial

La impronta o algún mecanismo muy similar a la impronta desempeña un papel importante en la conducta maternal de algunos mamíferos. Las madres de oveja, por ejemplo, cuyas crías son capaces de desplazarse solas al poco tiempo de nacer, desarrollan una habilidad sor-

prendente para reconocer a sus hijos. Las ovejas lamen a sus crías en cuanto salen por el canal del parto. Aparentemente se improntan al olor y al sabor del cordero durante el parto e inmediatamente después de él. Esta capacidad de aprendizaje garantiza que las madres reconozcan a sus crías entre las demás y, por lo tanto, sólo les den de mamar a ellas.

Los estudios experimentales han permitido comprobar que, si a una oveja se le retira el cordero que acaba de dar a luz antes de que lo lama, no reconocerá a su hijo y, si se lo presentan al cabo de varias horas, lo rechazará (Pointron y LeNeidre, 1980). Al parecer, existe un período crítico muy breve durante el cual una madre de oveja debe aprender las pistas químicas de su descendencia para poder reconocerla posteriormente.

El reconocimiento de la madre por parte del cordero también es un proceso muy rápido y precoz. Un cordero es capaz de reconocer a su madre desde cerca a partir del primer día, y desde varios metros a partir del tercero. Las pruebas experimentales permiten concluir que los corderos se basan en una combinación de pistas visuales y acústicas —pero no olfativas— para discriminar entre su madre y las demás ovejas (Nowak, 1991). Por lo tanto, parece ser que el estrecho vínculo que se establece entre madre e hijo implica un reconocimiento por parte de ambos: la madre y la cría, aunque cada una utiliza pistas diferentes. Este reconocimiento mutuo —y la capacidad de las crías de reconocer a sus madres desde lejos— parece ser una norma en los ungulados (Nowak *et al.*, 1989).



♦ EVOLUCIÓN HUMANA

Algunas pautas de comportamiento humanas se desarrollan siguiendo los mismos principios aplicables a los animales no humanos, mientras que otras se desarrollan de una manera bastante diferente de lo que ocurre en los animales no humanos. A continuación, analizaremos el lenguaje y el desarrollo

social en los humanos, comparando sus pautas de desarrollo con algunos homólogos no humanos. Y después analizaremos el desarrollo de dos sistemas que no tienen equivalentes claros en los animales no humanos: el aprendizaje de la lectura y de las matemáticas complejas.

EL DESARROLLO DEL LENGUAJE

Aunque los pájaros cantores y los humanos no están próximamente emparentados, algunos de los principios básicos del aprendizaje del canto en las aves también son aplicables al aprendizaje del lenguaje humano. En primer lugar, hemos visto que hay un período sensible durante el cual los pájaros cantores deben oír los cantos adecuados: si un pájaro cantor se cría en condiciones de aislamiento auditivo durante el período sensible, el hecho de que posteriormente oiga tales cantos no le permitirá aprenderlos. El período sensible para el desarrollo del lenguaje en los humanos es más largo, pero también existe. Si, por algún motivo desafortunado, un niño no es expuesto al lenguaje hablado durante los primeros ocho años de vida, tendrá serias dificultades para aprender a hablar (Elliot, 1981).

En segundo lugar, la producción del canto viene después de que el pájaro lo escuche y desarrolle un molde o plantilla del mismo. De forma similar, se ha constatado que los bebés humanos son sensibles a los sonidos de su lengua materna mucho antes de que sean capaces de producir sonidos relacionados con el lenguaje. Por ejemplo, los bebés de cuatro o cinco meses giran la cabeza hacia un altavoz que emite su nombre más frecuentemente que hacia otro que emite otros nombres, incluso aunque se trate de nombres parecidos al suyo. Aparentemente, los bebés de esta edad son capaces de reconocer patrones acústicos de sonidos que han escuchado a menudo, a pesar de que no emitirán sonidos relacionados con el lenguaje hasta algunas semanas más tarde (véase Azar, 1996).

En tercer lugar, los pájaros cantores están altamente especializados para aprender los cantos especie-específicos durante el período sensible. Durante este período no manifiestan ninguna aptitud especial por otros tipos de aprendizajes auditivos. Los bebés y los niños humanos también están altamente especializados en el aprendizaje del lenguaje durante el período sensible. Antes de cumplir siete años, los niños son inferiores a los adultos en la mayoría de aprendizajes, pero pueden aprender una segunda lengua mucho más deprisa que los adultos (véase Azar, 1996).

Aunque hay algunas variaciones intraespecíficas en la expresión del canto, todos los cantos de los representantes de la misma especie poseen una estructura básica similar. De forma parecida, los lenguajes humanos difieren, por ejemplo, en cómo suenan. Sin embargo, todas las lenguas habladas tienen una estructura básica comparable. Esta estructura incluye entre 30 o 40 sonidos básicos, o fonemas; una cantidad reducida de tipos de palabras, como los

nombres, los verbos y los adjetivos; y un conjunto de reglas sobre cómo se combinan las palabras para construir frases (véase *Basic Behavioral Science Task Force*, 1996). Por lo tanto, parece ser que tanto los pájaros cantores como los humanos poseemos una preadaptación para desarrollar la comunicación vocal dentro de un marco altamente previsible.

Parece ser que por lo menos algunas de las bases del desarrollo del lenguaje humano evolucionaron en los pájaros cantores mucho antes de que evolucionaran los humanos; los pájaros comunican una gran cantidad de información oralmente. No cabe duda de que el lenguaje humano no está tan alejado de los sistemas de comunicación no humanos como se creía en el pasado. En el Capítulo 5 veremos cómo se puede enseñar a un papagayo a transmitir una cantidad de información considerable utilizando palabras, y comentaremos los experimentos sobre el lenguaje realizados con simios.

EL DESARROLLO DE LA SOCIABILIDAD

Como ocurre con los macacos rhesus, las situaciones trágicas y poco habituales en que se han criado niños en condiciones de aislamiento social provocan graves anomalías. Estos niños no sólo carecen de las respuestas sociales normales, sino que también presentan importantes déficit cognitivos. Con el desarrollo social, ocurre lo mismo que con el desarrollo del lenguaje: al parecer, los humanos tenemos un período sensible ubicado muy pronto en nuestro ciclo vital para que podamos desarrollarnos con normalidad. Las personas que han sufrido privaciones sociales graves apenas reaccionan a la terapia después de cumplir los diez años. De todos modos, en algunos casos se han descrito recuperaciones limitadas (Clarke y Clarke, 1976).

Parece ser que en los mamíferos sociales en general el desarrollo de las pautas de comportamiento normales depende de las primeras experiencias sociales. En los mamíferos que no son tan sociales como los perros o los macacos, como por ejemplo los gatos, la privación social provoca déficit menos graves. En general, cuanto más social es un animal y más complejo su cerebro, más importantes son sus primeras experiencias vitales. Por lo tanto, no debe extrañar que la ausencia total de experiencias sociales —o las experiencias sociales inapropiadas— tengan efectos profundamente negativos sobre el desarrollo humano.

EL APRENDIZAJE DE LA LECTURA Y LAS MATEMÁTICAS COMPLEJAS

El lenguaje humano y la sociabilidad tienen equivalentes claros en otros animales. Sin embargo, no encontramos nada parecido a la lectura o a las mate-

máticas complejas en los animales no humanos. ¿Es posible relacionar la evolución humana con la evolución de estas dos habilidades exclusivamente humanas?

Recientemente, David Geary (1995) propuso un modelo evolutivo del desarrollo que intentaba incorporar la lectura y las matemáticas complejas. Geary sugiere que hay dos tipos de habilidades cognitivas: las primarias y las secundarias. Las habilidades cognitivas biológicamente primarias incluyen el lenguaje y la habilidad de estimar cantidades, es decir, saber determinar que un conjunto incluye más elementos que otro. Con toda seguridad, estas habilidades evolucionaron de acuerdo con los principios de la selección natural. Las raíces evolutivas de estas habilidades residen en los animales no humanos; y estas habilidades suponen importantes ventajas adaptativas para nuestros parientes más cercanos —los primates— y presumiblemente también las supusieron para nuestros ancestros homínidos. Estas habilidades poseen profundas raíces evolutivas y están presentes en todas las culturas.

Contrariamente, las habilidades cognitivas secundarias, como la lectura y el álgebra, sólo se desarrollan en contextos culturales específicos. Estas habilidades no están presentes en todas las culturas y, consecuentemente, no se puede considerar que tengan un valor adaptativo genérico aplicable a todos los humanos.

En consonancia con la idea de que las habilidades cognitivas primarias evolucionaron por selección natural, la adquisición de estas habilidades resulta comprensiblemente divertida para un niño, como ocurre con el aprendizaje de habilidades como la caza o la pesca. Sin embargo, puesto que la selección natural no ha fomentado el desarrollo de la lectura ni del álgebra, la eficacia del aprendizaje de estas disciplinas depende de la habilidad de los profesores y de los sistemas escolares para motivar a los alumnos, ya que los niños no están naturalmente motivados por este tipo de aprendizajes.

Puesto que los test de inteligencia miden las habilidades cognitivas secundarias, Geary (1995) concluye que estos test reflejan las actitudes culturales sobre los logros académicos y la eficacia del sistema escolar, en vez de los atributos básicos de inteligencia. Llevando este argumento algo más lejos, parece poco probable que los test de inteligencia midan habilidades que son producto de la selección natural. Las diferencias raciales en el cociente intelectual, o CI, son fundamentalmente el reflejo de factores culturales y educacionales.

La conclusión de que las diferencias raciales en CI reflejan factores culturales y educacionales es alentadora, puesto que plantea la posibilidad de que las sociedades puedan solucionar eficazmente los problemas que tienen algunas personas con la lectura y las matemáticas modificando las condiciones ambientales. De hecho, hasta un cambio menor en el medio, como introducir determinado suplemento dietético, puede mejorar considerablemente las habilidades cognitivas secundarias (véase Wahlsten, 1995).

CUADRO 3.1. ♦ Habilidades cognitivas primarias y secundarias.

| Tipo de habilidad | Ejemplos | Etiología | Consecuencias |
|-------------------|--|---|---|
| Primaria | Lenguaje hablado. Estimación de cantidades. | Producto de la selección natural. | Universal. Divertida y fácil de aprender. |
| Secundaria | Lectura. Álgebra. | No es producto de la selección natural. | No universal. Dificultades de aprendizaje. |

♦ CAMBIOS DE PERSPECTIVA

| PASADO | PRESENTE | FUTURO |
|--|---|--|
| El desarrollo está rígidamente programado por los factores genéticos y/o determinado por las experiencias iniciales (principios del siglo XX). | Muchas de las pautas comportamentales en proceso de desarrollo pueden ser modificadas por la experiencia posterior. | ¿Cuáles son los correlatos fisiológicos de las fases iniciales del desarrollo comportamental? Lo más probable es que esta cuestión siga acaparando el interés de los investigadores. Probablemente las consideraciones relacionadas con la facilitación del desarrollo temprano estarán en primer plano. |

RESUMEN

Cierto grado de flexibilidad en el desarrollo comportamental permite que los animales ajusten su comportamiento a condiciones cambiantes. De todos modos, también hay un grado de consistencia considerable relacionado con la homeostasis evolutiva. Esta consistencia

permite que los animales reaccionen ante sus coespecíficos de una forma relativamente previsible.

En los anfibios, el desarrollo comportamental es relativamente independiente de la experiencia. En las aves y los mamíferos, sin

en de qu te se

de se m Er oi pr rli de es co m je co

P, A, C, D, H, In, In, In

embargo, el desarrollo comportamental suele depender de tipos específicos de experiencias que tienen lugar durante un período breve y temprano del desarrollo denominado período sensible.

La impronta filial determina que los polluelos de las aves precociales tiendan a seguir al primer objeto en movimiento al que sean expuestos nada más nacer. Un proceso similar, conocido como impronta sexual, influye sobre la posterior elección de compañero sexual.

Como la impronta, el aprendizaje del canto en los pájaros está restringido a los períodos sensibles que, en este caso, ocurren en dos momentos distintos del proceso de desarrollo. En el período sensible inicial, el polluelo debe oír el canto especie-específico, y durante el período sensible posterior debe practicar la producción del canto.

En los primates sociales, como el macaco rhesus, la socialización depende en gran medida de las experiencias sociales iniciales. Los estudios experimentales realizados con macacos indican que necesitan cierta cantidad de interacción social —sobre todo con otros sujetos de su misma edad— para desarrollarse con normalidad. Los estudios sobre macacos

criados con madres artificiales pusieron de manifiesto que el contacto físico asociado a calor y suavidad también es fundamental para que un primate se socialice con normalidad.

En los mamíferos, el juego facilita la socialización y favorece el desarrollo de ciertas funciones sensoriomotoras y cognitivas. De todos modos, el juego también implica costes, entre los que se incluye el riesgo de predación. Los juegos más complejos son los que se han descrito en los primates sociales, particularmente en los chimpancés y los bonobos.

Algunos aspectos de comportamiento materno-filial de los mamíferos también están influidos por las experiencias que tienen lugar durante determinados períodos sensibles del desarrollo. Por ejemplo, entre las madres de oveja y sus crías se produce un fenómeno similar a la impronta, que garantiza el reconocimiento mutuo.

El lenguaje y el desarrollo social humanos siguen principios evolutivos similares a los que se aplican a algunos animales no humanos. Sin embargo, la lectura y las matemáticas complejas son habilidades cognitivas secundarias, cuyo desarrollo no tiene equivalentes en los animales no humanos.

PALABRAS CLAVE

Altricial, pág. 58

Canto completo, pág. 58

Dialecto, pág. 60

Homeostasis evolutiva, pág. 52

Impronta, pág. 54

Impronta doble, pág. 57

Impronta filial, pág. 54

Impronta sexual, pág. 57

Juego, pág. 64

Precocial, pág. 54

Sincronización de la eclosión, pág. 57

Subcanto, pág. 58

Tutor, pág. 59