



Las *cuatro preguntas* de Tinbergen en la Etología Cognitiva

Tinbergen's four questions in Cognitive Ethology

Gustavo Caponi

Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil

gustavoandrescaponi@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-3975-8367>

Resumen

Las 'cuatro preguntas' con las que Niko Tinbergen delimitó los objetivos epistémicos de la Etología, también son pertinentes a la Etología Cognitiva; pero es necesario considerar la peculiaridad de las cuestiones que ellas plantean cuando referidas al estudio de habilidades cognitivas y disposiciones emocionales de los animales conforme ellas son consideradas desde la perspectiva propia de ese dominio disciplinar. Esto, además de ser particularmente importante en el caso de las preguntas por los mecanismos involucrados tanto en la ejecución de dichas habilidades cognitivas como en la configuración y manifestación de esas disposiciones emotivas, también resulta de relevancia crucial en la comprensión y caracterización de las preguntas que cabe formular sobre el desarrollo, el valor de supervivencia y la historia evolutiva de esas habilidades y disposiciones.

Palabras clave: emociones, etología cognitiva, evolución, habilidades cognitivas, Niko Tinbergen.

Abstract

The 'four questions' with which Niko Tinbergen delimited the epistemic objectives of Ethology are also pertinent to Cognitive Ethology; but it is necessary to consider the peculiarity of the questions they raise when dealing with the study of cognitive abilities and emotional dispositions of animals as they are considered from the perspective of this disciplinary domain. This, besides being particularly important in the case of

Sección Artículos / Articles Section

Received: 18/11/2024. Final version: 30/12/2024

© 2024 Instituto de Filosofía, Universidad de Valparaíso
Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología (AIFIBI)



This article is distributed under the terms of the Creative Commons
Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License

questions about the mechanisms involved both in the execution of these cognitive abilities and in the configuration and manifestation of these emotional dispositions, is also of crucial relevance in the understanding and characterization of the questions that can be asked about the development, the survival value and the evolutionary history of these abilities and dispositions.

Keywords: cognitive abilities, cognitive ethology, emotions, evolution, Niko Tinbergen.

1. Presentación

El objetivo primario, básico y fundamental, de la Etología Cognitiva es identificar las habilidades cognitivas y las disposiciones emotivas que pautan el comportamiento animal. Sus pretensiones teóricas, entretanto, no pueden acabar ahí. En la medida en que este dominio disciplinar se pretende adscripto al dominio de los estudios etológicos, y a las ciencias biológicas en general, sus indagaciones deben abarcar los temas contemplados en las *cuatro preguntas* de Niko Tinbergen (1963); y eso no está ausente de las investigaciones que los etólogos cognitivos efectivamente vienen desarrollando (Kamil, 1998, pp. 17-18). Una vez que esas habilidades cognitivas y esas disposiciones son identificadas, los etólogos cognitivos suelen avanzar, con mayor o menor profundidad y rigor, tanto sobre el estudio de los mecanismos y los procesos ontogenéticos allí implicados, como sobre las cuestiones que plantea el valor de supervivencia y la evolución de las habilidades y disposiciones ya identificadas¹. Pero no podría ser de otro modo: esas célebres cuatro preguntas, conforme Tinbergen (1963, p. 411; 1985, p. 169) lo señaló, no sólo son pertinentes en lo referente al comportamiento; sino que también se aplican a cualquier estructura o función biológica (Tinbergen, 1963, p. 426; Olmos, 2018, p. 24)². Lo que no puede dejar de incluir a esas habilidades cognitivas y disposiciones emotivas que pautan al comportamiento animal.

Hay que decir, entretanto, que el modo en que esos interrogantes se proyectan en el campo de la Etología Cognitiva no siempre queda debidamente clarificado y explicitado. Las pregun-

¹ Al respecto de eso, ver: Allen y Bekoff (1997, p. 71; 2002, p. 433); Bekoff (2002, p. 86); Hare y Wrangham (2002, p. 366); Thorton *et al* (2012, p. 2673); Chittka *et al* (2012, p. 2680); Lotem y Halpern (2012, p. 2686); y de Waal (2016, p. 44).

² De hecho, las ‘cuatro preguntas’ de Tinbergen son una segunda versión de las ‘tres preguntas’ que Julian Huxley (1965[1943], p. 39) consideraba como pertinentes a “a todo hecho biológico”. Según Huxley (1965[1943], p. 39-40) decía, todo órgano debe ser considerado en virtud de “tres aspectos distintos”: “Primero el aspecto mecánico fisiológico: cómo está constituido el órgano, cómo tiene lugar y proceso. Segundo, el aspecto funcional de adaptación: cuál es el uso funcional del órgano o proceso, cuál es su significación o valor biológico para el organismo o la especie. Tercero, el aspecto histórico: cuál es la historia temporal del órgano o proceso, cuál ha sido su curso evolutivo”. La enunciación de las tres cuestiones que Huxley presenta no es muy cuidada; y ella absorbe la cuestión ontogenética en la pregunta por el mecanismo. Pero, aun así, la discriminación queda clara. Subrayo, por otra parte, que la formulación de esas tres preguntas supone la previa identificación del rasgo al que ellas aluden; lo que es obvio, pero no trivial.

tas por los mecanismos involucrados en la ejecución de esas habilidades cognitivas, y también en la configuración de esas disposiciones emotivas, suelen ser caracterizadas como cuestiones neurofisiológicas (cf. Kamil, 1998, p. 8); cuando, en realidad, lo primero a ser estudiado en lo que atañe a esa cuestión, son los propios mecanismos y procesos cognitivos y emotivos, podemos decir “mentales”, que están ahí involucrados. Y lo mismo suele ocurrir con los procesos ontogenéticos que explicarían la configuración de esas habilidades y disposiciones: se suele presentarlos como si, a ese respecto, sólo cupiese dar explicaciones relativas al desarrollo de las bases neuronales, o fisiológicas en general, de la cognición y la emotividad. Es decir, en lo que compete a esas cuestiones, se pierde de vista la especificidad del enfoque cognitivo. Sin negar su pertinencia y legitimidad, se tiende a no subrayar la autonomía que ese aspecto de la cuestión tiene respecto de las dimensiones neurofisiológicas y genéticas allí implicadas.

Por su parte, ya en lo que atañe a las cuestiones del valor de supervivencia de habilidades cognitivas y disposiciones emotivas, y a su evolución, se pueden apuntar dos dificultades: una es la de no entrever la diferencia entre la cuestión ecológica, *i.e.* la cuestión relativa al valor de supervivencia, y la cuestión propiamente evolutiva (cf. Kamil, 1998, p. 10). Eso es lo que conduce al último, y quizá más intrincado, de los problemas que aquí quiero plantear: el de no ver que una pregunta evolutiva (sea ella referida a habilidades cognitivas, a disposiciones emotivas, o pautas comportamentales, o a rasgos morfológicos) no se responde con la mera identificación del valor de supervivencia del ítem en cuestión. Entender la evolución de cualquier estructura biológica supone colocar a la misma en una polaridad entre estado primitivo y estado derivado de un carácter, para luego indagar cuáles pudieron ser las causas de esa derivación. Y eso, en el caso de habilidades cognitivas y disposiciones emotivas, conforme será mostrado, presenta dificultades que no pueden ser subestimadas.

Atendiendo a eso, en las próximas páginas esbozaré una caracterización y delimitación de los asuntos que las cuatro preguntas de Tinbergen deben llevar a plantear en el campo de la Etología Cognitiva. Así, después de ensayar una caracterización general de esas preguntas, que sería válida para la Etología y la Biología en general, voy a mostrar cómo es que cada una de ellas se traslada a los estudios de la cognición y la emotividad animal. Me referiré primero a la cuestión de los mecanismos, luego a la cuestión de la ontogenia y a la cuestión ecológica; dejando para el final a la cuestión evolutiva. Ninguna de esas cuestiones, entretanto, será confundida con lo que caractericé como el objetivo básico y fundamental de la Etología Cognitiva; que es el de identificar esas habilidades cognitivas y las disposiciones emotivas que luego serán objeto de las indagaciones contempladas por las *preguntas de Tinbergen*. En lo que refiere a la Etología Cognitiva esa identificación, que ya de por sí es un asunto muy complejo, desempeña un papel análogo al que desempeña la identificación y la descripción de un comportamiento, o de una pauta comportamental, en la Etología *tout court*³; e incluso puede decirse que ese papel también es análogo al que desempeña la identificación y descripción de rasgo morfológico para cualquier dominio de la indagación biológica.

³ La descripción de los diferentes comportamientos observables en una especie da lugar a lo que se da en llamar

2. Las cuatro preguntas de la Etología

Conforme Niko Tinbergen (1963, p. 426) supo señalarlo, un patrón comportamental puede ser objeto de cuatro tipos de preguntas diferentes: las que aluden a su ‘causación’ (Tinbergen, 1963, p. 413); las que se refieren a su ‘valor de supervivencia’ (Tinbergen, 1963, p. 417); las que indagan por su ‘ontogenia’ (Tinbergen, 1963, p. 423); y aquellas que atañen a su ‘evolución’ (Tinbergen, 1963, p. 427)⁴. Es decir, dada cualquier conducta, o pauta comportamental, *X*, que haya sido registrada en un ser vivo individual, o en un linaje de seres vivos, la Etología debe preguntarse por:

- [1] El mecanismo que causa la ejecución de *X*.
- [2] El valor de supervivencia, o función biológica, de *X*.
- [3] La ontogenia de *X*.
- [4] La historia evolutiva de *X*, o de las habilidades y disposiciones que permiten la ocurrencia, o la configuración, de *X*.

La primera clase de preguntas son aquellas que se refieren a “qué es lo que hace que el comportamiento ocurra en un momento dado” (Tinbergen, 1985, p. 168). El segundo grupo de preguntas, mientras tanto, es el de aquellas que aluden a la manera en que ese comportamiento contribuye a la supervivencia del animal que lo ejecuta (Tinbergen, 1985, p. 168); y las que vienen en tercer lugar son las preguntas que se refieren a “cómo se desarrolla la maquinaria del comportamiento cuando el individuo crece” (Tinbergen, 1985, p. 168). Ya el cuarto conjunto de preguntas se diferencia de los otros tres porque se trata de preguntas relativas a la historia evolutiva de los patrones comportamentales en estudio (Tinbergen: 1963, p. 428; 1985, p. 168). Es decir: de las cuatro clases de preguntas señaladas por Tinbergen, sólo estas últimas aluden al dominio de las causas últimas, o evolutivas. Las otras aluden al campo de las causas próximas; y esto también vale para las preguntas por el valor de supervivencia de las pautas

‘etograma’ (Slater, 1988, p. 14; Mai *et al*, 2001, p. 176; Lincoln *et al*, 2009, p. 234; Del-Claro, 2010, p. 90; Burghardt, 2019, p. 97): el punto de partida básico de cualquier investigación etológica (*cf.* Tinbergen, 1963, p. 412; Dawkins, 2007, p. 74; Gómez & Colmenares, 2010, p. 52; Del-Claro, 2010, p. 52).

⁴ Estas célebres ‘cuatro preguntas’ de Tinbergen son una referencia recurrente en la literatura etológica. Ejemplos de eso pueden encontrarse en: Kamil y Yoergg (1991, p. 286); Dewsbury (1992, p. 90); Bekoff & Jamieson (1996, p. 65); Krebs y Davies (1997, p. 4); Burghardt (1997, p. 255; 2019, p. 97); Godfrey-Smith (1998, p. 462); Kamil (1998, p. 6); Renck & Sevais (2002, p. 111); Bekoff (2002, p. 62); Barnard (2004, p. 10); Dawkins (2007, p. 3); Ryan (2009, p. 128); Carranza (2010, p. 21); Gómez y Colmenares (2010, p. 43); Breed y Moore (2012, p. 2); Dawkins y Manning (2012, p. 6); Cap (2015, p. 472); Olmos (2018, p. 25); Taborsky (2019, p. 101); Dugatkin (2020, p. 2) y Andrews (2020, p. 67). Conforme lo señalan Jerry Hogan y Johan Bolhuis (2009a, p. 25): “muchos autores consideran que la comprensión de esas cuatro preguntas es un requisito crucial para el estudio del comportamiento animal”; y no se equivocan: ni Hogan ni Bolhuis, cuando señalan eso; ni tampoco se equivocan los autores que le conceden tal importancia a las ‘preguntas de Tinbergen’. Autores entre los cuales, además, también se cuentan Hogan y Bolhuis (2009a, p. 26).

comportamentales. Ellas aluden al papel causal —es decir: la función (Cummins, 1975)— que un comportamiento puede tener en la realización del ciclo de vida de un ser vivo, sea en lo que atañe a su subsistencia, sea en lo que respecta a su reproducción (Caponi, 2020, p. 132).

Al igual que las preguntas por los factores y mecanismos desencadenadores de un comportamiento, y como también ocurre con las preguntas sobre el desarrollo de la capacidad y propensión a ejecutar dicho comportamiento, el estudio de su función, o ‘valor de supervivencia’ (cf. Tinbergen, 1972, p. 393)⁵, puede ser realizado sin aludir a la historia evolutiva del linaje de los animales en los que ese modo de comportarse es observado (Dewsbury, 1992, p. 101). En lo relativo a esa autonomía, y anterioridad, de la cuestión funcional con relación con la cuestión evolutiva, que no sólo se cumple en el caso de los comportamientos (Ginnobili, 2018, p. 37), Tinbergen era muy claro (cf. Caponi, 2020, pp. 129-130). Su posición a ese respecto no dejaba dudas; y la graficaba diciendo que: “si en la actualidad los animales fueran creados de la forma en que son ahora”, aun así “el hecho de que ellos consigan sobrevivir plantearía el problema de cómo lo hacen” (Tinbergen 1963, p. 423). Por otra parte, además de reconocer que la cuestión funcional puede y debe ser considerada independientemente de la cuestión evolutiva, Tinbergen tampoco ignoraba que las explicaciones que apelaban a la selección natural no podían construirse sin un previo planteo de la cuestión funcional; y a ese respecto decía:

El papel que desempeña la selección natural en la evolución no puede evaluarse sin un estudio adecuado del valor de la supervivencia. Si suponemos que la mortalidad diferencial en una población se debe a que la selección natural discrimina las formas menos equipadas (las menos “aptas”), tenemos que saber cómo juzgar la aptitud, y eso sólo puede hacerse mediante estudios de los valores de supervivencia. (Tinbergen, 1963, p. 423).

Es decir, para poder articular y justificar una explicación selectiva, es necesario un previo conocimiento de las condiciones ecológicas en las que un estado de carácter habría sido seleccionado; y eso vale para caracteres morfológicos, comportamentales, cognitivos o emocionales. Si afirmamos que en un momento determinado existe, o existió, una presión selectiva favorable a un determinado estado de carácter, primero tenemos que saber cuál es el rendimiento funcional por él permitido u optimizado; y es sólo ahí que ese estado de carácter, de la naturaleza que fuere, podrá ser reconocido como una adaptación en el sentido evolutivo del término (Tinbergen, 1979b[1965], p. 101)⁶. Pero, conforme Tinbergen lo señalaba, para realizar el análisis funcional relativo al valor de supervivencia de un comportamiento, lo mismo

⁵ Como correctamente lo señaló Peter Godfrey-Smith (1998, p. 462), Tinbergen utilizó el término ‘valor de supervivencia’, y no ‘función’, en la formulación oficial de su ‘segunda pregunta’; pero lo cierto es que, en general, él “utiliza estas dos expresiones indistintamente” (Godfrey-Smith, 1998, p. 462).

⁶ Es digno de mencionar que la posición de Tinbergen va en contra de la concepción etiológica de las explicaciones funcionales (Caponi, 2010, p. 55). Posición. Esta última, que tampoco comparto y cuya impugnación doy por supuesta en mi argumentación (cf. Caponi, 2020, p. 129).

que en el caso cualquier otra estructura biológica, no es necesario formular hipótesis sobre la previa evolución del linaje: basta con el estudio ecológico respecto de cómo, en un momento dado, dicho comportamiento contribuye a la supervivencia de su ejecutor o facilita su éxito reproductivo (Caponi, 2020, p. 130). Es decir: mientras las explicaciones seleccionales miran hacia atrás, hacia la historia evolutiva, el estudio del ‘valor de supervivencia’ mira sólo hacia adelante: hacía los efectos y ventajas que un comportamiento comporta para aquellos que lo ejecutan (Gómez & Colmenares, 2010, p. 43).

Eso es lo que John Alcock (2001, p. 3) y Lee Dugatkin (2020, p. 3) pierden de vista cuando, teniendo a Mayr (1961) como referencia, ponen a las preguntas por el valor de supervivencia del lado de las preguntas que aluden a ‘ultimate causes’, y no del lado de las preguntas que aluden a ‘proximate causes’. Y por cierto que esa caracterización de las preguntas por el valor de supervivencia no deja de ser desconcertante; porque, conforme Alcock (2001, p. 494) mismo la define, una ‘ultimate cause’ es aquella que nos informa “la razón histórico-evolucionaria por la cual algo es de la manera en que es”. En este sentido, si el valor de supervivencia de un comportamiento queda determinado en virtud de un análisis ecológico que no hace entrar en consideración a la historia evolutiva del linaje; entonces su estudio no alude a ese campo de esas ‘ultimate causes’ que, de aquí en adelante llamaré ‘causas evolutivas’. Y puede ser oportuno demorarnos en esa cuestión, que no es sólo terminológica sino también conceptual. Una cuestión que, si no se aclara debidamente, puede llegar a obstaculizar el tratamiento de nuestro tema.

La traducción inmediata al castellano de las expresiones ‘proximate causes’ y ‘ultimate causes’ es ‘causas próximas’ y ‘causas últimas’. Pero, en ocasiones, los traductores han preferido traducir ‘ultimate causes’ por ‘causas remotas’ (cf. Mayr, 1998a). Esta otra expresión, que usé en muchos trabajos anteriores (e.g. Caponi: 2001; 2013; 2014), evita las resonancias teológicas de ‘ultimate’; pero también puede promover otras asociaciones indebidas: puerilmente, se puede asociar lo *ultimate* con algo que necesariamente pasó hace mucho, en ‘tiempos remotos’. Por eso, para evitar ese problema de traducción, es muy conveniente adoptar la expresión ‘causas evolutivas’; y al hacerlo no se está corriendo ningún riesgo de imprecisión conceptual.

Fue el propio Mayr, además, quien terminó sustituyendo la expresión ‘ultimate causes’ por ‘causas evolutivas’ (Mayr: 1982, p. 67; 1993, p. 94; 1998b, p. 86); y esa elección además de ser más clara, evita la homologación de todo ese orden causal con la selección natural, que es lo que de algún modo está sugerido en la expresión ‘ultimate causes’ (Caponi, 2014, pp. 25-26). Hablar de causas evolutivas, en cambio, parece dejar más en claro que ese orden causal abarca todos esos factores cuya comprensión supone la referencia a linajes y cuyos efectos sólo pueden registrarse analizando los procesos evolutivos que le ocurren a esos linajes (Caponi, 2023, p. 283). Eso incluye a la selección natural y a los demás factores de cambio microevolutivo reconocidos por la Nueva Síntesis (Caponi, 2014, p. 286); pero también contempla otros factores como pueden ser los constreñimientos ontogenéticos de los que se habla en *Evo-Devo* (Caponi: 2012a, p. 112; 2023, p. 288).

Por eso, en contra de lo que suele hacerse (*cf.* Vessey & Drickamer, 2019, p. 64; Barnard, 2004, p. 10), debe evitarse la homologación de preguntas evolutivas a preguntas por las presiones selectivas involucradas en la evolución de un rasgo. Debe evitárselo porque hay más causas evolutivas que la selección natural. Las preguntas evolutivas aluden a toda la panoplia de procesos que pueden estar involucrados en la historia filética de cualquier rasgo biológico; y entre ellas se cuentan, por su puesto, las presiones selectivas. Por eso, conocer los diferentes valores de supervivencia que el rasgo en estudio tuvo a lo largo de su evolución, puede ser de gran importancia para esas explicaciones evolutivas; y, el valor de supervivencia actual de ese rasgo, que es algo registrado en el plano de las causas próximas, puede darnos alguna pista sobre eso, aunque también puede confundirnos (Tinbergen: 1963, p. 429; 1979b [1965], p. 101). Como sea, si llegamos a la conclusión de que la configuración de un esquema comportamental, cognitivo o emocional, efectivamente observado en un grupo de seres vivos, realmente amerita una explicación en términos de selección natural; entonces, en ese caso, concluiremos que esos caracteres conductuales son adaptaciones evolutivas.

Lo cierto, entretanto, es que, al enunciar esas cuatro preguntas, Tinbergen evitaba referir a capacidades cognitivas o a disposiciones emotivas: él planteaba sus investigaciones aludiendo a patrones de comportamiento directamente observables⁷. Por lo tanto, si queremos mostrar que la Etología Cognitiva puede formular estas mismas preguntas, también tendremos que explicar cómo es que ellas también pueden incumbir a procesos y factores caracterizables como *mentales*. Estos, para decirlo de otro modo, no pueden ser tomados como una mera elucidación complementaria de mecanismos relevantes para explicar la causa de un comportamiento. La Etología Cognitiva no es un modo alternativo de responder la primera pregunta de Tinbergen. La Etología Cognitiva alude a las cuatro cuestiones que Tinbergen señaló; pero lo hace de un modo peculiar, específico, cuyo esbozo aquí voy a ensayar. Eso, felizmente, es algo que no conlleva mayores dificultades en lo que respecta a las preguntas [1], [2] y [3]; pero sí es un poco más complicado en lo que atañe a las preguntas [4]: las cuestiones relativas a la evolución de la cognición y la emotividad.

El funcionamiento de los mecanismos y procesos cognitivos, no digo ‘neurofisiológicos’, es algo que las ciencias cognitivas estudian regularmente (*cf.* Andler, 2004); y lo mismo ocurre con la ontogenia de la cognición (Gelman, 1999). En la mayoría de los casos, es verdad, esos estudios ontogenéticos se han centrado en *Homo sapiens*; pero no creo que eso sea un obstáculo importante. En definitiva, lo que la Etología Cognitiva propone es aplicar esa misma

⁷ Esas reticencias de Tinbergen respecto a la posibilidad de formular hipótesis sobre estados mentales que pudiesen explicar el comportamiento animal, ya ha sido reiteradamente señalada (ver: Bekoff & Jamieson, 1996, p. 65; Burghardt, 1997, p. 263; Allen y Bekoff, 1997, p. 31; de Waal, 2016, p. 44). Eso se puede apreciar en la breve discusión que, a ese respecto, él (Tinbergen, 1960, p. 185) sostuvo con Julian Huxley (1960, p. 186) en noviembre de 1959. Eso fue en oportunidad del panel sobre “Evolución de la mente” organizado por Sol Tax y Charles Callender (1960) en la Universidad de Chicago. La actividad era parte de un encuentro en celebración del centenario de la publicación de *On the origin of species* (Darwin, 1859). Huxley defendía la pertinencia y la relevancia de esas hipótesis, mientras Tinbergen la cuestionaba (Griffin, 1981, p. 143).

estrategia de estudio a las investigaciones sobre el desarrollo de los mecanismos cognitivos y disposiciones emotivas de otras especies. Ya en el caso de los estudios sobre el valor de supervivencia de estos mecanismos, la situación es un poco diferente e incluso menos problemática. Ahí no se da esa limitación antropocéntrica; y la Ecología Cognitiva (Real, 1993) mostró una forma de abordar estos problemas que también puede servir como referencia para entender lo que la Etología Cognitiva puede hacer al respecto: dada la identificación de un mecanismo cognitivo o de una disposición emotiva, intentar mostrar su relevancia ecológica para la especie en la que opera ese mecanismo o se manifiesta esa disposición. Lo problemático, conforme veremos, está en cómo plantear la pregunta respecto de la evolución de ese mecanismo o esa disposición.

Como sea, más allá de la respuesta que vamos a darle a esa cuestión en la última sección del artículo, creo que lo que sí ya está claro, y deberemos tener presente a lo largo de toda la exposición, es el hecho de que mi planteo parte del rechazo de la posición adoptada por Gordon Burghardt (2019) respecto del tipo de interrogación que le cabe a la Etología Cognitiva. Según Burghardt (1997), la identificación de esas habilidades cognitivas y disposiciones emotivas que, sin duda, son el objeto de la Etología Cognitiva, obedecería a algo así como una ‘quinta pregunta’ etológica que se agregaría a las cuatro ya señaladas por Tinbergen. Lo que aquí mostraremos, en cambio, es que la Etología Cognitiva debe responder, como ya dije, a las cuatro preguntas de Tinbergen. Ella no es un simple complemento cognitivo, o ‘mentalista’, de lo que ya se venía haciendo en Etología. La Etología Cognitiva no es un auxiliar de la Etología *tout court*. Como mínimo, la Etología es Cognitiva es la apertura de todo un nuevo campo de investigación etológica: un campo autónomo, con sus propios objetivos y su propio cuestionario. Pero también se puede llegar a pensar que ella conlleve todo un nuevo enfoque de los estudios etológicos en general.

En lo que a Etología Cognitiva compete, esa necesaria identificación de las habilidades cognitivas y de las disposiciones emotivas a las que Burghardt alude, forma parte, en realidad, del prolegómeno descriptivo que toda indagación biológica supone; ahí incluidas las indagaciones etológicas en general. Es esa ardua tarea de identificación y descripción de habilidades cognitivas y disposiciones emotivas que establece el objetivo explicativo al cual deben apuntar las ya mencionadas cuatro preguntas cuando planteadas en el campo de la Etología Cognitiva. Pero, si digo que esa tarea de identificación y descripción de pautas cognitivas y emotivas es ardua, no es para sugerir que ella sea más dificultosa que la confección de los minuciosos etogramas de la Etología clásica. Se trata, en todo caso, de dificultades diferentes que plantean desafíos metodológicos y conceptuales específicos. Análogos, en su especificidad y dificultad, a los que en su momento supuso el desarrollo de la identificación y descripción de caracteres, y estados de caracteres morfológicos, que permitió el desarrollo de la Anatomía y la Embriología Comparadas. Identificar algo que merezca explicación, y describirlo de modo tal que permita esa explicación, nunca ha sido fácil.

3. Mecanismos cognitivos

La explicación de los mecanismos involucrados en la ocurrencia de una conducta suele homologarse a su explicación fisiológica (*cf.* Breed & Moore, 2012, p. 2); y, de hecho, el propio Tinbergen (1963, p. 416) afirma que el estudio de los mecanismos del comportamiento debería tender a transformarse en una ‘fisiología de la conducta’. Tal es así, incluso, que, al hablar de las preguntas evolutivas, él se refiere a las otras tres cuestiones caracterizándolas como las preguntas por la ‘fisiología’, por la ‘ontogenia, y el ‘valor de supervivencia’ de los comportamientos (Tinbergen, 1963, p. 429). Atendiendo a eso, su afirmación según la cual “la Etología es más que Fisiología de la Conducta, tal como la Biología es más que Fisiología” (Tinbergen, 1963, p. 428), debería ser leída como la simple insistencia en la pertinencia y relevancia de esas otras cuestiones que serían la ontogenia, la función y la evolución de los comportamientos. Por eso, si se considera a la Etología Cognitiva en virtud de ese modo de pensar sostenido por Tinbergen, podemos ser llevados a concluir que el estudio de los mecanismos y capacidades cognitivas de los animales, al igual que el estudio de sus propensiones y reacciones emotivas, debería identificarse con el estudio de los procesos y mecanismos neurofisiológicos que constituyen su ‘base material’.

Con todo, si prestamos atención a lo que los etólogos efectivamente hacen, nos encontramos con otra cosa. En el desarrollo efectivo de los estudios etológicos en general, y no hablo ahora de Etología Cognitiva, el estudio de los mecanismos nunca se ha identificado con la indagación neurofisiológica. Ese, en todo caso, ha sido el enfoque de ese dominio particular de estudios etológicos que es la Neuroetología⁸. Pero, en general, cuando los etólogos se refieren al estudio de los mecanismos desencadenadores de un comportamiento, ellos aluden a factores cuya consideración no exige, necesariamente, un estudio neurofisiológico. Por el contrario, lo que se entiende como el enfoque típicamente etológico de los mecanismos desencadenadores de un comportamiento, suele ser presentado en contraposición al enfoque neurofisiológico (*cf.* Gómez & Colmenares, 2010, p. 46). Y según ese enfoque, que Gómez y Colmenares (2010, p. 46) caracterizan (precisamente) como ‘etológico’, el mecanismo que hay en la base de todo comportamiento incluye tres elementos: [1] Un *input* específico; [2] La mediación de estados y pautas de respuesta que determinan la respuesta a ese estímulo desencadenador; y [3] El propio *output* conductual observable que de ahí resulta⁹.

⁸ Al respecto de la Neuroetología, ver: Gómez & Colmenares (2010, p. 48); Olmos (2018, p. 32); Adkins-Regan & Carter (2019, p. 118); y Barth (2021, p. 239).

⁹ Puede haber distintas formas de denominar y de caracterizar esos tres elementos, pero la referencia a ese triada es recurrente en los textos de Etología (*cf.* Bennett, 1991, p. 36; Hogan & Bolhuis, 2009a, p. 27; Hogan, 2009, p. 41; Gómez & Colmenares, 2010, p. 46; Cap, 2015, p.473). Es obvia, por otra parte, la analogía (seguramente no accidental) que existe entre esa forma de entender el comportamiento de un animal y la descripción informacional de la mente (*cf.* Palmer & Kimchi, 1986, p. 40-41). En ambos casos está en juego la descripción funcional de un sistema cuyas pautas de reacción pueden ser reconstruidas, y experimentalmente controladas, con relativa independencia de los circuitos neurológicos que ‘encarnan’ dicho sistema (Palmer & Kimchi, 1986, p. 39).

Obviamente, la identificación de ese estímulo perceptivo que se considera como disparador de la conducta (Cap, 2015, p. 473; Andrews, 2020, p. 67), nunca es trivial. Identificar a qué estímulo, o configuración compleja de estímulos, un animal está reaccionando, ya supone un estudio empírico complejo y un conocimiento mínimamente acurado de las capacidades perceptivas de dicho animal. Por otra parte, esas dificultades pueden incrementarse si aceptamos que ese estímulo, o configuración de estímulos, sea un estado interno del propio animal. La admisión de que los animales son seres sintientes (Broom: 2014; 2019), nos lleva, en efecto, a ampliar la idea de lo que puede considerarse como estímulo desencadenante de un comportamiento. La etología clásica, como ya lo señalé en el caso particular de Tinbergen y como también ocurría en el caso de Lorenz (1976[1963]), no le daba mucha cabida a eso (Griffin, 1981, p. 143; Bekoff, 2002, p. 36). Pero, hoy, no mencionar ese aspecto, sería una restricción innecesaria y difícil de justificar. Trabajos como los de Marian Dawkins (1980; 1990; 1996) han mostrado de qué manera la sintiencia de especies distintas del *Homo sapiens* puede entrar en el dominio de la investigación científica.

Como sea, y aun con independencia de cualquier consideración relativa a la sintiencia, lo cierto es que la forma en que ese estímulo, o *input*, desencadenante de la respuesta comportamental es caracterizado por los etólogos, no responde a una conceptualización fisiológica, sino más bien cognitiva. Y eso ya lo podemos ver en el caso de los trabajos del propio Tinbergen. Consideremos, por ejemplo, sus estudios sobre la avispa cavadora (Tinbergen: 1975a[1932]; 1975b[1935]; 1975c[1937]). Los mismos tienden a la comprensión de los mecanismos por los cuales esas avispas pueden identificar el nido por ellas construido (Tinbergen: 1975a[1932], p. 130; 1975c[1937], p.156), a sus presas cuando las intentan cazar (Tinbergen, 1975a[1932], p. 134), o cuando, una vez cazadas, ellas deben recuperar dichas presas después de haberlas dejado en algún lugar (Tinbergen, 1975b[1935], p. 154). Lo que allí se intenta establecer es si esa identificación responde a estímulos olfativos o visuales, y cuáles son los elementos y factores del ambiente que son de hecho percibidos. Y eso se realiza sin aludir a variables fisiológicas (Gómez & Colmenares, 2010, p. 48). Lo que el observador hace, en todos los casos, es manipular las posibles señales del ambiente que podrían estar guiando el comportamiento de la avispa, para así determinar cuáles son las que están en juego y cómo es que ellas deben articularse para resultar en el comportamiento que quiere explicarse.

No hay ahí, en suma, un experimento neurofisiológico sino un experimento cognitivo-comportamental¹⁰. Se manipulan *inputs* cognitivos, que son estados del ambiente que la avispa registra; y se los correlaciona con el output comportamental, intentando establecer

¹⁰ Se puede objetar que estoy citando textos demasiado antiguos de Tinbergen; y se podría pensar que, después de ellos, su enfoque progresó hacia una perspectiva más fisiológica, afín a lo dicho por él en 1963. Sus trabajos posteriores, sin embargo, no muestran tal cambio de enfoque (cf. Tinbergen: 1975d[1962]; 1975e[1967]; 1975f[1967]); y es significativo que en la presentación que, en 1972, el propio Tinbergen (1975g[1972]) hizo de esas investigaciones sobre la avispa cavadora, y de otros trabajos que siguen la misma línea metodológica, no consta ningún reparo que haga pensar en una rectificación o relativización de la perspectiva adoptada en los años treinta.

una relación invariante entre ambas cosas. Es decir, se intenta descubrir de qué manera, por la manipulación del *input* perceptivo se puede controlar el *output* comportamental. Pero eso no se hace descubriendo circuitos nerviosos; sino identificando pautas de reacción que ‘procesan’ la información perceptiva y determinan el ajuste del comportamiento. La avispa exhibe habilidades, como la capacidad de identificar su nido o su presa; y observador intenta identificar cuál es el *input* perceptivo que la conducta supone, para elucidar a continuación la pauta que conecta ese *input* con el *output* conductual. Si esa pauta es debidamente identificada, la manipulación del *input* perceptual permitirá controlar el *output* comportamental (ver: Gómez & Colmenares, 2010, p. 57-59). Por eso podemos decir que se ha identificado un mecanismo comportamental; y también podemos decir que ese mecanismo es cognitivo: se trata de descubrir la pauta que permite que cierto *input* perceptual resulte en una respuesta comportamental adecuada frente una situación más o menos compleja. Y ese es el tipo de estudios de mecanismos cognitivos que también encontramos en la actual Etología Cognitiva (Gómez & Colmenares, 2010, p. 81).

¿Cómo detecta una araña la posición de una presa que ha caído en su tela y cómo ella guía su aproximación hasta esa presa? (cf. Viera *et al*, 2007, p. 60). ¿Como hace una araña saltadora, que predadora otras arañas, para conseguir que otra araña se le aproxime como si ella, la araña predadora, fuese una posible presa suya? (cf. Wilcox & Jackson, 2002, p. 27). ¿Cómo anticipa una cucaracha el ataque de un sapo y cómo determina la dirección de su fuga? (cf. Dawkins & Manning, 2012, p. 7). ¿Cómo hace un murciélago para discriminar entre posibles presas suyas y objetos que puedan estar flotando en el aire? (cf. Griffin *et al*, 1965, p. 155). ¿Cómo distingue una gaviota entre huevos a empollar y cáscaras de huevos a retirar de su nido? (cf. Tinbergen: 1975d[1962], p. 338). En fin, ¿Cómo una avispa identifica el nido que ella ha construido sin confundirlo con el de otra avispa? (cf. Tinbergen: 1975a[1932], p. 130). Esas son todas preguntas que tienen un mismo punto de partida: la identificación de lo que se considera como una solución adecuada, un comportamiento funcionalmente ajustado, que un animal da ante una determinada situación-problema; y lo que se quiere, a partir de esa identificación, es averiguar el mecanismo del cual resulta el *output* comportamental cuya adecuación funcional se ha constatado.

Desde el punto de vista fisiológico y físico, los componentes que se articulan en esos mecanismos son abrumadoramente variados. Tan fisiológicamente variados como los múltiples modos y sistemas por los cuáles las diferentes especies de seres vivos registran los estados de su entorno, y sus propios estados internos; y tan físicamente variados como la naturaleza de las variables del entorno que esos sistemas deben captar para ajustar las respuestas comportamentales que vengan a ser dadas. Y también pueden ser muy variados los circuitos y mecanismos propios del animal que están encargados de ordenar esa respuesta. Con todo, más allá de esa variedad, seguimos encontrando tres elementos que el análisis etológico debe identificar y presentar de manera articulada: un *input*, una pauta organizadora de la respuesta, y la propia respuesta: el *output* conductual. Y ese es el mecanismo cuya identificación constituye la respuesta que en Etología Cognitiva compete dar a la primera pregunta de Tinbergen. Aunque

eso, conforme lo sugerí más arriba y sin querer desestimar la relevancia de la Neuroetología, puede extenderse a la Etología en general. Conforme Edward Tolman (1951a [1926], p. 51) supo insistir, la idea de comportamiento siempre está indisoluble entrelazada con la noción de cognición (Caponi, 2024, p. 50).

4. Ontogenia y ecología de la cognición

La pregunta por la ontogenia del comportamiento, que es la tercera pregunta de Tinbergen, alude al proceso por el cual la primera actividad motora de un animal, que arranca en la etapa prenatal, va dando lugar, a lo largo de diferentes etapas sucesivas, a los comportamientos observados en las fases postnatales de la ontogenia (Colmenares & Gómez, 2010, p. 95-96). Y ella está sujeta a las mismas dualidades de la pregunta por el mecanismo disparador de un comportamiento (Colmenares & Gómez, 2010, p. 106). Por un lado, ella alude al desarrollo de los soportes morfológicos, en especial neurofisiológicos y también endocrinológicos, que posibilitan e impulsan, tanto esa actividad motora inicial, como los comportamientos que a partir de ella van surgiendo. Pero, al mismo tiempo, esa pregunta no puede dejar de referirse a un aspecto cognitivo que tiene que ver con los procesos de aprendizaje (Colmenares & Gómez, 2010, p. 111) -en el sentido amplio que Lorenz (1986, pp. 250-251) dio a ese término- que intervienen en la configuración de todo repertorio comportamental (Kamil, 1998, p. 9; Cap, 2015, p. 473; Andrews, 2020, p. 67).

Esos procesos, sobre los que también se puede intervenir experimentalmente (Kamil, 1998, p. 12), no sólo burilan la actividad motora inicial del animal, sino que también son los responsables de ir adecuando y readecuando su repertorio conductual en virtud de las contingencias del entorno en el que la ontogenia de dicho animal va teniendo lugar (Slater, 1988, p. 111). Y es a ellos que los etólogos tienden a prestar mayor atención en sus investigaciones (Hogan & Bolhuis, 2009b, pp. 102-103; Colmenares & Gómez, 2010, pp. 106-107). Un ejemplo paradigmático de las mismas lo constituye el minucioso estudio que Niko Tinbergen (1979a [1938]) realizó sobre “Las situaciones estímulo desencadenadoras y directoras de la respuesta de abrir el pico en las crías del mirlo común y del zorzal común”. Dicho comportamiento, funcional a la alimentación, supone una compleja articulación de estímulos y experiencias que Tinbergen analiza en toda su complejidad. Y también se puede mencionar su estudio sobre cómo la experiencia influye en el desarrollo de la capacidad de la gaviota para identificar sus propios huevos (Tinbergen, 1975e [1967]).

Pero ahí, como también vimos que ocurría en el caso de las preguntas por el mecanismo desencadenador de los comportamientos, el aspecto cognitivo de la cuestión queda a la vista un poco a la manera de la carta robada del cuento de Poe (1990[1845], p. 101). Se lo da como algo obvio, que no precisa ser mencionado, y eso evita que su presencia tenga que ser explícitamente reconocida o justificada. Como sí es admitida y defendida en el caso de la Etología Cognitiva. Sin embargo, cuando estudia el proceso por el cual un mono capuchino (*Cebus apella*) aprende a usar ciertos objetos disponibles en el ambiente para resolver algunos

problemas, tales como obtener comida o para facilitar su consumo (ver: Visalberghi, 2002), lo que el etólogo cognitivo hace, no difiere esencialmente de lo que hacía Tinbergen con mirlos y zorzales. En ambos casos, se busca identificar la naturaleza y la secuencia de las experiencias que, dadas las posibilidades y limitaciones neurológicas propias de cada especie, y también la etapa de la ontogenia en la que el individuo se encuentre (Slater, 1988, p. 115), permiten que un animal desarrolle la habilidad que lo pone en condiciones de poder ejecutar un determinado comportamiento, o de incrementar la eficiencia con la cual ese comportamiento es ejecutado.

Y algo semejante puede decirse de los estudios sobre cómo se desarrolla el canto en algunas especies de aves (Slater, 1988, p. 115; Barnard, 2004, p. 17), o sobre como los individuos de algunas especies desarrollan la habilidad para distinguir presas o predadores (Slater, 1988, p. 117). Investigaciones, todas ellas, que fueron planteados dentro de los moldes de la Etología clásica. En cierto sentido, la diferencia entre dichos estudios, de corte más clásico, y los de la Etología Cognitiva actual, parece ser más de índole retórica que de naturaleza estrictamente conceptual. Las indagaciones de la Etología Cognitiva explicitan un enfoque cognitivo que en la etología *a la Tinbergen* parece elidido; pero que, en realidad, es inevitable y constitutivo en el estudio del comportamiento. El conductista Edward Tolman (1932) así lo entendió; y, por eso pudo plantear los problemas de sus investigaciones, y presentar sus resultados, usando un lenguaje que se aproxima mucho al de la actual Etología Cognitiva. Una ilustración de eso lo tenemos en su noción de mapa cognitivo (Tolman, 1951b [1948], p. 244); que opera perfectamente no sólo ese dominio disciplinar (Gould, 2002, p. 41; Allen & Bekoff, 1997, p. 60), sino también en las ciencias cognitivas en general (Pick Jr., 1999).

En realidad, si rompemos con lo que Gilbert Ryle (2009[1949], p. 5) caracterizó como “el dogma del fantasma en la máquina”, y consideramos a la Etología Cognitiva admitiendo que una facultad mental no es más que una habilidad para cumplir con ciertas operaciones que siempre habrán de verificarse en desempeños conductuales específicos (Ryle, 2009[1949], p. 17), podremos también reconocer que entre la Etología clásica y la Etología Cognitiva no existe una diferencia tan grande como la que sugiere el contraste entre, por un lado, la retórica cuasi conductista de Tinbergen o Lorenz, y, por otro lado, las reiteradas referencias al fantasma escondido en la máquina animal que encontramos en las reflexiones epistemológicas de Donald Griffin (1981; 1991; 2002). Si miramos lo que los etólogos clásicos hacían, y lo que hoy se hace bajo el nombre de Etología Cognitiva, vemos que la principal diferencia entre ambas cosas reside en el hecho de que la admisión explícita del punto de vista cognitivo permite el estudio de habilidades cognitivo-comportamentales que, en general, son más complejas que aquellas que el enfoque clásico permitía abordar.

No hay, por eso, una diferencia clara entre los estudios ontogenéticos que pueden desarrollarse desde ambas perspectivas. Unos y otros se centran en las experiencias, procesos de aprendizaje, y estímulos de todo tipo, que permiten que un animal realice ciertas operaciones. No digo esto, entretanto, en virtud de cualquier compromiso con una perspectiva conductista estrecha. Los estudios de Jean Piaget, por ejemplo, caben perfectamente dentro de este

esquema (ver: Gelman, 1999). Gilbert Ryle los podría haber citado como estudios de la ontogenia de la inteligencia en los cuales las habilidades cognitivas eran pensadas como “esquemas de acción” capaces de pautar comportamientos (ver: Piaget, 1969, pp. 7-9).

Por su parte, y a diferencia de las preguntas por la ontogenia de los esquemas y habilidades comportamentales, las preguntas sobre su función, o valor de supervivencia, no presenta esa dualidad entre un enfoque neuroetológico y un enfoque estrictamente etológico. Aunque las evidencias neuroetológicas puedan venir a ser relevantes en ese estudio (Bolhuis, 2009, p. 171), lo que allí lleva la voz cantante, y define la agenda de preguntas a ser respondidas, es ese enfoque ecológico que efectivamente encontramos en los trabajos de Tinbergen¹¹ y que también predomina en la actual Ecología Comportamental (Cuthill, 2009, p. 115). Lo que allí se impone son indagaciones de campo, observacionales (Tinbergen, 1975h[1935], p. 341; Cuthill, 2009, p. 115) o experimentales (Tinbergen: 1975g [1961], p. 273; 1975i [1967], p. 338; Cuthill, 2009, p. 117), pero hoy también modelizaciones (Cuthill, 2009, p. 118; Kacelnick & Bernstein, 2010, p. 153), que parten de la presuposición, se diría “adaptacionista” (cf. Krebs & Davies, 1997, p. 10), de que todas, o casi todas, las pautas y habilidades comportamentales que puedan exhibir los individuos de una especie, tienen algún valor o función en la preservación o reproducción de dichos individuos (Tinbergen, 1979b [1965], p. 115; Renk & Servais, 2002, p. 158; Cuthill, 2009, p. 119; 2019, Taborsky, 2019, p. 101).

Tinbergen no era, en efecto, muy entusiasta respecto de la existencia de rasgos morfológicos y conductuales puramente “altruistas”; pero tampoco la descartaba de plano (Tinbergen, 1979b [1965], p. 116). Y el debate sobre ese punto sigue abierto en la actual Ecología Comportamental (cf. Krebs & Davies, 1997, p. 8; Hidalgo de Trucios, 2010, p. 336). Por la tanto, no habría por qué descartar a priori, por lo menos no en un trabajo de Filosofía de la Ciencia, la posibilidad de que algunas pautas comportamentales contribuyan exclusiva o preponderantemente para la preservación o reproducción de individuos distintos de aquel que ejecuta el comportamiento en cuestión, o que las mismas tiendan a la preservación del grupo al cual él pertenece. Eso debería ser determinado en virtud de estudios ecológico-comportamentales relativos a las funciones que esos comportamientos efectivamente desempeñan. Y, en caso de registrarse comportamientos pasibles de ser correctamente descriptos como altruistas, todavía quedaría el arduo desafío teórico de mostrar cómo fue que ellos pudieron evolucionar (Cronin, 1991; p. 253; Sober, 2024, p. 46). Pero eso, claro, ya es asunto de la “cuarta pregunta” de Tinbergen: es asunto de indagaciones sobre causas evolutivas. Como también lo sería el esfuerzo por identificar cuáles serían los procesos evolutivos que efectivamente intervinieron en dicha evolución.

¹¹ Al respecto, el trabajo sobre la eliminación de la cáscara del huevo en la gaviota reidora, es un ejemplo paradigmático (Tinbergen, 1975g [1961]); pero también se pueden mencionar sus investigaciones sobre el aprovisionamiento de víveres en zorros (Tinbergen, 1975h [1935]) y sobre el espaciamiento como mecanismo de defensa contra la depredación (Tinbergen, 1975i [1967]).

Lo que ahora importa decir es que ese enfoque de los estudios funcionales que encontramos en Tinbergen, y en la actual Ecología Comportamental, también está presente en la Etología Cognitiva. De lo que ahí se trata es de identificar cómo los mecanismos cognitivos que están por detrás de los comportamientos observados, responden a las exigencias funcionales que esos comportamientos demandan (*cf.* Real, 1993, p. 413). La idea es que todo comportamiento obedece a una pauta cognitiva que lo orienta y permite que sea ejecutado con un mínimo de eficiencia; y lo que el etólogo cognitivo debe hacer es mostrar la adecuación que existe entre la capacidad cognitiva inferida y las exigencias funcionales a la que el comportamiento pautado por dicha capacidad responde. Y lo mismo valdría para una disposición emocional a la que se la considere como involucrada en una determinada reacción comportamental. La presunción del etólogo cognitivo es que ella también debe ser biológicamente funcional. La justificación de dicha presunción, entretanto, también yace del lado de las cuestiones evolutivas (Dawkins, 1990, p. 2; Mateos-Montero, 2010, p. 507). Es la Teoría de la Selección Natural la que permite pensar que la mayor parte de las estructuras morfológicas, pautas comportamentales, disposiciones emotivas y capacidades cognitivas de los seres vivos responden a los requerimientos de sus “condiciones de existencia” (Darwin, 1859, p. 206).

5. La evolución de la cognición

Conforme lo señala Niko Tinbergen (1963, p. 428), el estudio de la evolución implica dos tareas consecutivas. La primera es la elucidación del curso de la evolución —es decir, la reconstrucción de las secuencias de los cambios evolutivos a los que ha estado sujeto un linaje—; y la segunda es el estudio de la dinámica de esos procesos: la identificación de los factores que causaron tales cambios. Y eso también vale para el comportamiento (Tinbergen, 1963, p. 428). Por eso, antes de formular cualquier hipótesis sobre los factores de cambio evolutivo que pudieron estar involucradas en la configuración de una pauta o habilidad comportamental, debemos establecer cuál es la pauta o habilidad comportamental primitiva de la cual deriva esa pauta o habilidad cuyo evolución queremos explicar (Slater, 1988, p. 132). Es decir, tenemos que situar a esta última en una polaridad entre estado primitivo y estado derivado; que es lo que también se hace con los caracteres morfológicos (De Souza-Amorin, 1997, p. 11). La pauta o habilidad comportamental cuyo origen evolutivo queremos explicar tiene que poder ser descripta como el estado derivado de una pauta o habilidad primitiva a partir de la cual ese estado derivado evolucionó.

Así, aunque la familiaridad de los etólogos con las condiciones naturales en las que los seres vivos desarrollan su existencia, pueda haberles servido para identificar el valor de supervivencia, o función, de los comportamientos estudiados (Tinbergen, 1963, p. 427); eso nunca sería suficiente, aunque sí necesario, para explicar la evolución de las pautas o habilidades comportamentales allí implicadas. Ese conocimiento ecológico ciertamente puede llegar a ser muy iluminador en lo que atañe a esa evolución; pero, para que la explicación por selección natural sugerida por el conocimiento del valor de supervivencia de un comportamiento pue-

da articularse, para que ella tome su debida forma, es necesario que dicho comportamiento pueda ser considerado como manifestación de una pauta o habilidad conductual a la que cabe identificar como la modificación de una pauta o habilidad comportamental primitiva también debidamente individualizada. Sin esa polaridad derivado-primitivo, insisto, no hay nada que se preste a una genuina explicación evolutiva: recurra ella a selección natural, o a cualquier otro factor de cambio evolutivo.

En lo que atañe al caso particular de las explicaciones por selección natural, esa exigencia a la que en realidad deben atender todas las explicaciones evolutivas, fue muy bien explicada por Robert Brandon (1990, p. 171) en *Adaptation and environment*. En esa obra, Brandon (1990, p.165) destaca cinco elementos que deberían componer una explicación idealmente completa de la adaptación:

[1] Evidencia de que la selección natural ha ocurrido, esto es, que algunos tipos están mejor adaptados que otros al ambiente selectivamente relevante (y que eso ha resultado en reproducción diferencial); [2] una explicación ecológica del hecho de que algunos están mejor adaptados que otros; [3] evidencia de que las características en cuestión son heredables; [4] información sobre la estructura de la población tanto desde un punto de vista genético como selectivo, esto es, información sobre patrones de flujo genético y patrones de los ambientes selectivos; y [5] información filogenética concerniente a qué ha evolucionado a partir de qué, esto es, cuáles estados del carácter son primitivos y cuáles son evolucionados.

Pero, es importante notar que cuando Brandon (1990, p. 171) analiza ese quinto elemento, el de la información filogenética sobre la polaridad del rasgo en estudio, él dice que “pese a haber mencionado esa categoría al final, quizá ella debería ser listada en primer lugar, pues sin información sobre qué ha evolucionado a partir de qué, no podemos formular hipótesis significativas sobre si un rasgo es o no una adaptación”. Y ciertamente hubiese sido mejor así. Si un rasgo no puede ser entendido como la modificación de otro del cual pueda decirse que es su forma derivada; entonces tampoco puede ser considerado como una adaptación. Explicar adaptaciones es lo mismo que explicar derivaciones de caracteres. Pero esto no sólo vale para las explicaciones por selección natural, que son las que los etólogos han puesto en el foco de su atención; sino que también vale para cualquier factor evolutivo que se quiera invocar para explicar un determinado estado de carácter. Se apele a la deriva génica, a la mutación, a la migración o a la selección sexual, la correcta articulación de la explicación evolutiva siempre supondrá la identificación del estado plesiomórfico¹² del que se deriva el estado apomórfico¹³ en estudio. Esto vale tanto para la evolución morfológica como para la evolución conductual.

En suma: antes de formular cualquier explicación que apunte a un mecanismo evolutivo, como puede ser la selección natural, una explicación evolutiva debe señalar una polarización

¹² Plesiomorfía: estado primitivo de un carácter (Morrone, 2000, p. 25).

¹³ Apomorfía: estado derivado de un carácter (Morrone, 2000, p. 25).

de estados de carácter (Caponi, 2011, p. 29). La forma más simple de proceso evolutivo es el paso del estado primitivo de un carácter, la plesiomorfía, a un estado derivado de ese mismo carácter, la apomorfía. Por lo tanto, para que la explicación de este proceso pueda construirse, es necesario tener bien identificados estos dos estados (*cf.* Caponi, 2012b, p. 28). En este sentido, citar el supuesto valor adaptativo que un estado de carácter podría haber tenido en un hipotético escenario ecológico pretérito, y hacer eso sin haber identificado el estado primitivo de ese carácter, ni siquiera es una hipótesis evolutiva. Y esto, aunque la Psicología Evolucionista (casi 'programáticamente') haya tendido a ignorarlo (*cf.* Cosmides *et al.*, 1992; Cosmides & Tooby, 1999), es algo que también se cumple tanto en el caso de las capacidades cognitivas como en el caso de las disposiciones emotivas (Richardson, 2007, p. 171): sean ellas atribuidas a *Homo sapiens* o a cualquier otra especie animal. Por lo tanto, toda capacidad cognitiva o disposición emotiva que se explique evolutivamente debe describirse como una derivación de una capacidad o disposición anterior. Una vez hecho esto, la explicación consistirá en la identificación de la causa evolutiva de ese cambio.

Así, si le atribuimos una determinada habilidad cognitiva a ciertas arañas, y queremos construir una explicación evolutiva del origen de esa habilidad, lo que se requiere no es sólo identificar el valor de supervivencia que dicha habilidad tiene para dichas arañas, que quizá sea algo que sirva para identificar la presión selectiva a la que ese carácter responde; sino que, además de eso, también es necesario identificar cuál sería la habilidad cognitiva primitiva de la cual la habilidad observada efectivamente deriva. Conforme lo que vengo diciendo, sin esa identificación del estado primitivo no hay explicación selectiva válida del estado derivado; y tampoco la hay en lo que atañe tanto a la evolución cognitiva como a la evolución emotiva. La mera narración adaptacionista basada en un valor de supervivencia observado en el presente no deja de ser una especulación; y ni que hablar de esas narraciones adaptacionistas que se basan en la postulación de un valor de supervivencia pasado: esas que tanto abundan en la Psicología Evolucionista. Dichas narraciones, es verdad, pueden tener un valor heurístico en la construcción de una explicación evolutiva; pero es importante entender que, sin la debida polarización de estados de carácter, sin la precisa identificación de la habilidad o disposición primitiva de la cual derivaría la habilidad o disposición observada, dichas conjeturas, por plausibles que parezcan, ni siquiera llegan a configurar una alternativa de explicación que sea pasible de contrastación.

Por eso, el estudio de las causas de la evolución del comportamiento debe estar siempre precedido de minuciosos y exhaustivos estudios comparativos de las diversas formas que un esquema comportamental puede presentar en las especies de un grupo taxonómico particular (Tinbergen, 1963, p. 428). En dichos estudios se partirá de la misma idea que guía los estudios filogenéticos basados en la Anatomía Comparada: lo común, lo constante, lo que no varía en el modo en que un carácter se presenta en las diferentes especies de un grupo, se considerará como expresión de la forma primitiva de ese carácter; es decir: se considerará como la forma de la cual derivan las variantes individualizadas (Sober: 1999, p. 243; 2008, p. 265). Así, dado cualquier esquema o patrón comportamental observado en una especie

particular, se deberá intentar describirlo como una variante de un patrón o esquema comportamental también observado en otras especies. Y serán esas variantes las que eventualmente se considerarán como modificaciones resultantes de presiones selectivas asociadas al valor de supervivencia de la pauta o habilidad comportamental analizada.

Los comportamientos, como decía Tinbergen (1963, p. 427), no se fosilizan, pero la multiplicidad de variantes de un mismo esquema comportamental que exhiben las diferentes especies actuales de un mismo linaje, nos permite compensar esa falta de fósiles: las formas vivas actuales también son un documento, un registro, de la evolución. Eso vale tanto para su morfología como para su comportamiento, su cognición y su emotividad. De hecho, gran parte de las reconstrucciones filogenéticas producidas por la primera Biología Evolucionaria se basaron en análisis morfológicos de especies actuales, sin aludir necesariamente a evidencia morfológica proveniente del estudio de fósiles (cf. Bowler, 1996). Fue pensando en eso que, en la primera sección del artículo, ya dije que la identificación y la caracterización de las habilidades cognitivas, y de las disposiciones emotivas, de los diferentes linajes de seres vivos son tareas que están llamadas a ocupar un lugar en el desarrollo de la Etología Cognitiva Evolutiva que es similar al papel que los estudios de Anatomía y Embriología Comparadas desempeñaron, y desempeñan, en el desarrollo de la morfología evolutiva¹⁴.

Las evidencias de los estudios de Morfología Comparada, que habían comenzado a acumularse antes del surgimiento de la teoría evolutiva, fueron aprovechadas por los evolucionistas como un recurso para establecer relaciones de filiación y derivación entre diferentes linajes de seres vivos (Russell, 1916, p. 247). Los diferentes estados de carácter que, fatigosa y laboriosamente, los naturalistas predarwinianos habían identificado en formas actuales o extintas, o en diferentes etapas ontogenéticas, pasaron a ser ordenados en series de estados primitivos y estados derivados de carácter que permitían establecer relaciones filogenéticas, y que también permiten formular hipótesis precisas sobre las posibles causas de esa derivación de la plesiomorfía a la apomorfía (Bowler, 1996, p. 40). Lo que corresponde a los estudios evolutivos en Etología Cognitiva es hacer lo propio con las habilidades cognitivas y disposiciones emotivas que sean identificadas en cualquier linaje.

Es cierto, entretanto, que una parte importante de la faena realizada por la Morfología Evolutiva fue hecha con la ayuda de la Embriología Comparada (Caponi, 2022): un estudio cuya utilidad para la Etología Tinbergen (1963, p. 427) desestimaba. Pero creo que ese pesimismo de Tinbergen es manifestación de un clima intelectual en cuyo marco el paralelismo entre ontogenia y filogenia había entrado en un descrédito (De Beer, 1958; Gould, 1977) del que ya se ha recuperado, en gran parte debido a la articulación de la Biología Evolucionaria del Desarrollo (Caponi, 2012a). De no mediar esa actitud, que era típica de una Biología Evolutiva en la cual la Embriología había sido descuidada (Hamburger, 1980; Amundson,

¹⁴ Sobre el modo en que las evidencias acumuladas por la Anatomía y la Embriología Comparada predarwiniana prepararon el terreno de la morfología evolucionista, siempre cabe consultar a Edward Stuart Russell (1916) y a José López-Piñero (1992).

2005), es posible que Tinbergen hubiese podido ser más propenso a admitir que el estudio comparativo de la ontogenia de un comportamiento, también puede ser un instrumento útil para discriminar entre la forma primitiva y la forma derivada de un carácter etológico, tal como había ocurrido con los caracteres morfológicos. Y entiendo que tampoco es muy aventurado afirmar que esas comparaciones ontogenéticas pueden ser cruciales para lo que aquí debe interesarnos: la distinción entre estados primitivos y estados derivados tanto de habilidades cognitivas cuanto de disposiciones emotivas.

Esos estudios ontogenéticos, junto con la exploración minuciosa y exhaustiva de las habilidades cognitivas y disposiciones emotivas que puedan inferirse del comportamiento de las diferentes especies de un linaje de animales en particular, son los únicos instrumentos con los que se cuenta para construir eso que, en el caso de los estudios morfológicos, la Anatomía y la Embriología Comparadas habían empezado a delinear ya antes de la irrupción del darwinismo: el mapa de un morfoespacio¹⁵ cuyos límites y regiones se fueron delineando por la progresiva inserción en él de todas las formas vivas y todas las variantes de los diferentes caracteres que esas formas presentaban. Sólo a partir de la posesión de algo semejante a eso en el caso de las habilidades cognitivas y las disposiciones emotivas, es que se podrán establecer distinciones y relaciones entre plesiomorfias y apomorfias ‘mentales’. Y sólo será en virtud del establecimiento de esas distinciones y relaciones, que se podrán construir genuinas explicaciones seleccionistas de los cambios evolutivos allí implicados: explicaciones que no sean meras narraciones adaptacionistas como las denunciadas por Stephen Jay Gould y Richard Lewontin (1979, p. 587) en su celebre paper: “The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm”.

Entiendo, por otra parte, que la descripción de esas habilidades cognitivas y disposiciones emotivas a ser polarizadas en secuencias de estados primitivos y estados derivados, deberá siempre respetar lo que fue dicho respecto del modo en que deben ser analizados todos los mecanismos cognitivos: distinguiendo un *input*, una pauta organizadora de la respuesta, y la propia respuesta que es el *output* conductual. Los cambios deben registrarse en esos elementos: sustituciones, restricciones o ampliaciones de los estímulos que pueden operar como *input* desencadenante de un comportamiento; reformulación de la pauta organizadora de la respuesta, que en algunos casos podrá tener que ver con una simplificación o una complejización de esa pauta, o con su reformulación; y, en conexión con lo anterior, cambios en el abanico de respuestas que deberán resultar de la alteración ocurrido en la pauta cognitiva o emocional que conecta el *input* estimulante con la respuesta efectivamente dada. Una vez que

¹⁵ Gerd Müller (2007, p. 946) definió el morfoespacio como una “matriz tridimensional de morfologías posibles que es mayor que el conjunto de morfologías efectivamente realizadas en la naturaleza”. Dicho espacio, al pretender abarcar todas las morfologías posibles que la evolución podría producir, también debe abarcar todos los estados de carácter que definen dichas morfologías.

esas modificaciones son identificadas, y satisfactoriamente colocadas en una polaridad primitivo-derivado, el conocimiento de su valor supervivencia podrá dar, ahí sí, alguna pista sobre las presiones selectivas que llevaron a ellas.

6. Conclusión

En virtud de lo dicho en las páginas precedentes, me atrevo a afirmar que las preguntas de la Etología Cognitiva no parecen ser otra cosa de la explicitación y la profundización de cuestiones que la Etología clásica, de algún modo, ya venía planteando. La noción de comportamiento, conforme Tolman (1932) lo supo admitir, siempre supone una referencia más o menos tácita a la cognición. Por eso, pese a su retórica sujeta a las reglas de un conductismo más limitado que el de Tolman, las investigaciones que los etólogos desarrollaron sobre los mecanismos comportamentales y su ontogenia siempre conllevaron, conforme vimos, una suerte de 'criptocognitivismo' sin el cual, posiblemente, no hubiesen podido llegar a ninguna parte. Por eso, al asumir explícitamente ese cognitivismo solapado, los etólogos parecen estar desarrollando, profundizando y radicalizando, un enfoque ya virtualmente contenido en la Etología clásica. No debe sorprendernos, entonces, que la Etología Cognitiva asuma los cometidos explicativos que se derivan de las 'cuatro preguntas de Tinbergen'; permitiendo, incluso, que ellos sean mejor entendidos.

Quizá, la Etología Cognitiva, conforme lo sugerí más arriba, no esté llamada a ser sólo una nueva área de los estudios etológicos. Es posible que su enfoque explícitamente cognitivista reconfigure todo el universo de los estudios etológicos. Eso, claro, no implica negar los enfoques neuroetológicos. Sólo se trata de admitir que hasta los objetivos explicativos de esos estudios pueden ampliarse, y formularse con mayor claridad, si se asume ese enfoque cognitivo. De la misma forma en que se admite que el enfoque cognitivo de la cognición humana puede contribuir al desarrollo de los estudios relativos al funcionamiento de nuestro cerebro (Piccinini & Craver, 2011; Hochstein, 2012) también debe admitirse que el estudio de la cognición animal puede contribuir al desarrollo de toda la neuroetología. No hay por qué pensar que el punto de partida de esta última tenga que restringirse a una descripción casi skinneriana del comportamiento animal.

Referencias bibliográficas

- Adkins-Regan, E. & Carter, S. (2019). Neurobiology, endocrinology and behavior. In J. Choe, (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior* (Vol. 1, pp. 116-123). Elsevier.
- Allen, C. & Bekoff, M. (1997). *Species of mind*. MIT Press.
- Allen, C. & Bekoff, M. (2002). The evolution of social play: interdisciplinary analyses of cognitive processes. In C. Allen, M. Bekoff & G. Lauder (Eds.), *Nature's purposes* (pp. 429-436). MIT Press.

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior*. Sinauer.
- Amundson, R. (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139164856>
- Andler, D. (2004). Logique, raisonnement et psychologie. In D. Andler (Ed.), *Introduction aux sciences cognitives* (pp. 315-408). Gallimard.
- Andrews, K. (2020). *The animal mind*. Routledge.
- Barnard, C. (2004). *Animal Behavior*. Pearson.
- Barth, F. (2021). A spider in motion: facets of sensory guidance. *Journal of Comparative Physiology*, 207, 239-255. <https://doi.org/10.1007/s00359-020-01449-z>
- Bekoff, M. (2002). *Minding animals*. Oxford University Press.
- Bekoff, M. & Jamieson, D. (1996). On aims and methods of Cognitive Ethology. In M. Bekoff & D. Jamieson (Eds.), *Readings in Animal Cognition* (pp.65-78). MIT Press.
- Bennett, J. (1991). How is Cognitive Ethology possible? In C. Ristau (Ed.), *Cognitive Ethology* (pp. 35-51). Routledge.
- Bolhuis, J. (2009). Function and mechanism in Neuroethology. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy* (pp. 163-196). Cambridge University Press.
- Bowler, P. (1996). *Life's splendid drama*. Chicago University Press.
- Brandon, R. (1990). *Adaptation and environment*. Princeton University Press.
- Breed, M. & Moore, J. (2012). *Animal behavior*. Elsevier.
- Broom, D. (2014). *Sentience and animal welfare*. CABI.
- Broom, D. (2019). "Sentience". In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior* (Vol. 1, pp. 131-133). Elsevier.
- Burghardt, G. (1997). Amending Tinbergen: a fifth aim for ecology. in R. Mitchell, N. Thompson & L. Miles (Eds.), *Anthropomorphism, anecdotes, and animals* (pp. 254-276). SUNY Press.
- Burghardt, G. (2019). Comparative animal behavior. In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior* (Vol. 1, pp. 94-98). Elsevier.
- Cap, H. (2015). Behavior and Evolution: crossed glances. In T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (Eds.), *Handbook of evolutionary thinking in the sciences* (pp. 471-497). Springer.
- Caponi, G. (2001). Biología Funcional vs Biología Evolutiva. *Episteme*, 12, 23-46.
- Caponi, G. (2010). Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en biología: una crítica de la concepción etiológica del concepto de función. *Ideas & Valores*, 143, 51-72.

- Caponi, G. (2011). Ideal de orden natural y objetivo explanatorio de la teoría de la selección natural. *Filosofía Unisinos*, 12(1), 20-37. <https://doi.org/10.4013/fsu.2011.121.02>
- Caponi, G. (2012a). *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo*. Centro Lombardo Toledano.
- Caponi, G. (2012b). ¿Por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?: la Teoría de la Selección Natural según su Ideal de Orden Natural. In C. Silva; L. Salvatico & J. Ferreira (eds.), *Filosofia e História da Ciência no cone sul: seleção de trabalhos do 7º Encontro* (pp.138-146). Entre Mentas.
- Caponi, G. (2013). El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto. *Aurora*, 25(36), 197-216. <https://doi.org/10.7213/revistadefilosofiaaurora.7771>
- Caponi, G. (2014). Contribución a una Historia de la distinción próximo-remoto. *Revista Brasileira de História da Ciência*, 7(1), 16-31.
- Caponi, G. (2020). The Darwinian naturalization of teleology. In L. Baravalle & L. Zaterka (Eds.), *Life and evolution* (pp.121-142). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-39589-6_8
- Caponi, G. (2022). Fritz Müller, do programa filogenético ao programa adaptacionista. *Filosofia & História da Biologia*, 17(2), 161-180. <https://doi.org/10.11606/issn.2178-6224v17i2p161-180>
- Caponi, G. (2023). *Linajes, esas cosas que evolucionan*. Universidad El Bosque.
- Caponi, G. (2024). El concepto etológico de comportamiento. *Contrastes*, 29(2), 41-60. <https://doi.org/10.24310/contrastes2922024>
- Carranza J. (2010). El ámbito del estudio de la Etología. In J. Carranza (Ed.), *Etología* (pp. 19-24). Universidad de Extremadura.
- Chittka, L., Rossiter, S. & Skorupski, P. (2012). What is comparable in comparative cognition? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367, 2677-2685. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0215>
- Colmenares, F. & Gómez, J. (2010), La ontogenia del comportamiento y sus mecanismos. In J. Carranza, (Ed.), *Etología* (pp. 93-117). Universidad de Extremadura.
- Cosmides, L., Tooby, J., Barkow, J. (1992). Evolutionary Psychology and conceptual integration. Introduction to J. Barkow, L. Cosmides & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind* (pp. 3-18). Oxford University Press.
- Cosmides, L. & Tooby, J. (1999). Evolutionary Psychology. In R. Wilson & F. Keil (Eds.), *MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences* (pp. 295-298). MIT Press.
- Cronin, H. (1991). *The ant and the peacock*. Cambridge University Press.

- Cummins, R. (1975). Functional analysis. *Journal of Philosophy*, 20, 741-765. <https://doi.org/10.2307/2024640>
- Cuthill, I. (2009). The study of function in Behavioral Ecology. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy*. (pp. 107-126). Cambridge University Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. Murray.
- Dawkins M. (1980). *Animal suffering*. Chapman & Hall.
- Dawkins M. (1990). From an animal's point of view: motivation, fitness, and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 1-9. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00077104>
- Dawkins M. (1996). The scientific basis for assessing suffering in animals. In D. Degrazia (Ed.), *Taking animals seriously* (pp. 26-39). Cambridge University Press.
- Dawkins M. (2007). *Observing animal behaviour*. Oxford University Press.
- Dawkins M. & Manning, A. (2012). *An introduction to animal behaviour*. Cambridge University Press.
- De Beer, G. (1958). *Embryos and ancestors*. Clarendon Press.
- De Souza-Amorin, D. (1997). *Elementos básicos de Sistemática Filogenética*. Holos.
- De Waal, F. (2016). *Are we smart enough to know how smart animals are?* Norton.
- Del-Claro, K. (2010). *Introdução à Ecologia Comportamental*. Technical Books.
- Dewsbury, D. (1992). On the problems studied in Ethology, Comparative Psychology, and Animal Behavior. *Ethology*, 92, 89-107. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00951.x>
- Dugatkin, L. (2020). *Principles of animal behavior*. University of Chicago Press.
- Gelman, R. (1999). Cognitive development. In R. Wilson & F. Keil (Eds.), *MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences* (pp. 128-129). MIT Press.
- Ginnobili, S. (2018). *La teoría de la selección natural*. Universidad Nacional de Quilmes.
- Godfrey-Smith, P. (1998). A modern history theory of function. In C. Allen, M. Bekoff & G. Lauder (Eds.), *Nature's purposes* (pp. 453-478). MIT Press.
- Gómez, J. & Colmenares, F. (2010). La causación del comportamiento: modelos clásicos y causas externas. In J. Carranza (Ed.), *Etología* (pp. 41-62). Universidad de Extremadura.
- Gould, J. (2002). Can honey bees create cognitive maps? In M. Bekoff, C. Allen & G. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal* (pp. 41-46). MIT Press.
- Gould, S. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press.

- Gould, S. & Lewontin, R. (1979). The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205, 581-598 <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Griffin, D. (1981). *The question of animal awareness*. Kaufmann.
- Griffin, D. (1991). Progress toward a Cognitive Ethology. In C. Ristau (Ed.), *Cognitive Ethology* (pp. 3-18). Routledge.
- Griffin, D. (2002). What is like? Afterword to M. Bekoff, C. Allen & G. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal* (pp. 471-474). MIT Press.
- Griffin, D.; Friend, J. & Webster, F. (1965). Target discrimination by the echolocation of bats. *Journal of Experimental Zoology*, 158, 155-168. <https://doi.org/10.1002/jez.1401580204>
- Hamburger, V. (1980). Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory. In E. Mayr & W. Provine (Eds.), *The evolutionary synthesis* (pp. 97-112). Harvard University Press.
- Hare, B. & Wranghan, R. (2002). Integrating two evolutionary models for the study of social cognition. In C. Allen, M. Bekoff & G. Lauder (Eds.), *Nature's purposes* (pp. 363-370). MIT Press.
- Hidalgo de Trucios, S. (2010). Evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos. In J. Carranza (Ed.), *Etología* (pp. 299-340). Universidad de Extremadura.
- Hochstein, E. (2012). Minds, models and mechanisms: A new perspective on intentional psychology. *Journal of Experimental & Theoretical Artificial Intelligence*, 24(4), 547-557. <https://doi.org/10.1080/0952813X.2012.693688>
- Hogan, J. (2009). Causation: the study of behavioral mechanisms. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy* (pp. 35-53). Cambridge University Press.
- Hogan, J. & Bolhuis, J. (2009a). Tinbergen's four questions and contemporary Ethology. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy* (pp. 25-34). Cambridge University Press.
- Hogan, J. & Bolhuis, J. (2009b). The development of behavior: trends since Tinbergen. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy* (pp. 82-106). Cambridge University Press.
- Huxley, J. (1960). The evolution of mind. In S. Tax & C. Callender (Eds.), *Evolution after Darwin*, vol. 3 (pp. 175-206). Chicago University Press.
- Huxley, J. (1965). *La evolución, la nueva síntesis* [1943]. Losada.
- Kacelnick, A. & Bernstein, C. (2010). Modelos de optimalidad en Etología. In Carranza (Ed.), *Etología* (pp. 153-180). Universidad de Extremadura.

- Kamil, A. (1998). On the proper definition of Cognitive Ethology. In B. Russell, I. Pepperberg & A. Kamil (Eds.), *Animal cognition in nature* (pp. 1-28). Academic Press.
- Krebs, J. & Davies, N. (1997). The evolution of Behavioral Ecology. In J. Krebs & N. Davies (Eds.), *Behavioral Ecology* (pp. 3-12). Blackwell.
- Lincoln, R., Boxshall, G. & Clark, P. (2009). *Diccionario de Ecología, Evolución y Taxonomía*. Fondo de Cultura Económica.
- López-Piñero, J. (1992). *La Anatomía Comparada antes y después del darwinismo*. Akal.
- Lorenz, K. (1976). ¿Tienen vida subjetiva los animales? [1963]. In K. Lorenz, *Consideraciones sobre la conducta animal y humana* (pp. 395-411). Planeta-Agostini.
- Lorenz, K. (1986). *Fundamentos de Etología*. Paidós.
- Lotem, A. & Halpern, J. (2012). Coevolution of learning and data-acquisition mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367, 2686-2694. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0213>
- Mai, L.; Owl, M.; Kersting, P. (2001). *Cambridge Dictionary of Human Biology and Evolution*. Cambridge University Press.
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in Biology. *Science*, 134, 1501-1506. <https://doi.org/10.1126/science.134.3489.1501>
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought*. Harvard University Press.
- Mayr, E. (1993). Proximate and ultimate causation. *Biology & Philosophy*, 8, 93-94. <https://doi.org/10.1007/BF00868508>
- Mayr, E. (1998a). Causa y efecto en Biología. In S. Martínez & A. Barahona (Eds.), *Historia y explicación en Biología* (pp. 82-95). Fondo de Cultura Económica.
- Mayr, E. (1998b). *Así es la Biología*. Debate.
- Mateos-Montero, C. (2010). El bienestar animal: una evaluación científica del sufrimiento animal. In J. Carranza (Ed.), *Etología* (pp. 493-528). Universidad de Extremadura.
- Morrone, J. (2000). *Sistemática, Biogeografía, Evolución*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Müller, G. (2007). Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8, 943-949. <https://doi.org/10.1038/nrg2219>
- Olmos, A. (2018). *El concepto de función y la explicación funcional de la Neuroetología*. Teseo-Press.
- Palmer, S. & Kimchi, R. (1986). The information processing approach to cognition. In T. Knapp & L. Robertson (Eds.), *Approaches to cognition* (pp. 33-77). Lawrence Erlbaum.

- Piaget, J. (1969). *Biología y conocimiento*. Siglo XXI.
- Piccinini G. & Craver, C. (2011). Integrating psychology and neuroscience: functional analyses as mechanism sketches. *Synthese*, 183, 283-311. <https://doi.org/10.1007/s11229-011-9898-4>
- Pick Jr., H. (1999). Cognitive maps. In R. Wilson & F. Keil (Eds.), *MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences* (pp. 135-137). MIT Press.
- Poe, E. (1990). La carta robada [1845]. In E. Poe, *Obras completas* (pp. 89-104). Claridad.
- Real, L. (1993). Toward a Cognitive Ecology. *Tree*, 8(11), 413-417. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90044-P](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90044-P)
- Renck, J. & Servais, V. (2002). *L'Éthologie*. Points.
- Richardson, R. (2007). *Evolutionary Psychology as maladapted psychology*. MIT Press.
- Russell, E. (1916). *Form and function*. Murray.
- Ryan, M. (2009). The evolution of behavior, and integrating it towards a complete and correct understanding of behavioral biology. In J. Bolhuis & S. Verhulst (Eds.), *Tinbergen's legacy* (pp. 127-146). Cambridge University Press.
- Ryle, G. (2009). *The concept of mind* [1949]. Routledge.
- Slater, P. (1988). *Introducción a la Etología*. Crítica.
- Sober, E. (1999). Modus Darwin. *Biology & Philosophy*, 14, 253-278. <https://doi.org/10.1023/A:1006626115852>
- Sober, E. (2008). *Evidence and evolution*. Cambridge University Press.
- Sober, E. (2024). *The Philosophy of Evolutionary Biology*. Cambridge University Press.
- Taborsky, M. (2019). From Ethology to Behavioral Biology. In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior* (Vol. 1, pp. 99-102). Elsevier.
- Tax, S. & Callender, C. (1960). Preface to S. Tax & C. Callender (Eds.), *Evolution after Darwin* (Vol. 3, pp. v-vi). Chicago University Press.
- Thorthon, Alex, Clayton, N., Grodzinski, U. (2012). Animal minds: from computation to evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367, 2670-2676. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0270>
- Tinbergen, N. (1960). The evolution of mind. In S. Tax & C. Callender (Eds.), *Evolution after Darwin* (Vol. 3, pp. 175-206). Chicago University Press.
- Tinbergen, N. (1963). On the aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>

- Tinbergen, N. (1972). Functional Ethology and the human sciences. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 182(1069), 385-410. <https://doi.org/10.1098/rspb.1972.0085>
- Tinbergen, N. (1975a). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*Philanthus triangulun Fabre*) I [1932]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 109-135). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975b). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*Philanthus triangulun Fabre*) II [1935]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 136-155). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975c). Sobre la orientación de la avispa cavadora (*Philanthus triangulun Fabre*) III” [1937]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 156-210). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975d). Cómo distinguen las gaviotas reidoras entre los huevos y las cascaras de huevo [1962]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 328-339). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975e). La eliminación de la cáscara del huevo en la gaviota reidora común (*Larus ridibundus*): los efectos de la experiencia en la respuesta al color [1967]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 318-327). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975f). Notas del autor [1972]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 105-108). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975g). La eliminación de la cáscara del huevo en la gaviota reidora común (*Larus ridibundus*) [1961]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 267-317). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975h). El aprovisionamiento de víveres en los zorros (*Vulpes vulpes L.*) [1935]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 340-354). Alianza.
- Tinbergen, N. (1975i). Un experimento sobre el espaciamento como defensa contra la predación [1967]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 1, pp. 355-370). Alianza.
- Tinbergen, N. (1979a). Las situaciones estímulo desencadenadoras y directoras de a respuesta de abrir el pico en las crías del mirlo común y del zorzal común, *Turdus m. merula* y *T. e. ericetorum* [1938]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 2, pp. 19-55). Alianza.
- Tinbergen, N. (1979b). Conducta y selección natural [1965]. In N. Tinbergen, *Estudios de Etología* (Vol. 2, pp. 98-120). Alianza.
- Tinbergen, N. (1985). Guerra y paz en los animales y en el hombre. In H. Friedrich (Ed.), *Hombre y animal* (pp. 163-189). Orbis.
- Tolman, E. (1951a). A behavioristic theory of ideas [1926]. In E. Tolman, *Behavior and psychological man* (pp. 48-62). University of California Press.
- Tolman, E. (1951b). Cognitive maps in rats and men [1948]. In E. Tolman, *Behavior and psychological man* (pp. 241-264). University of California Press.
- Tolman, E. (1932). *Purposive behavior in animals and men*. Century.

- Vessey, S. & Drickamer, L. (2019). Integration of proximate and ultimate causes. In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behaviour* (Vol. 1, pp. 61-66). Elsevier.
- Viera, C., Japyassú, H., Santos, A. & Gonzaga, M. (2007). Teias e forrageamento. In H. Hapyassú, A. Santos & M. Gonzaga (Eds.), *Ecologia e comportamento de aranhas* (pp. 45-67). Interciência.
- Visalberghi, E. (2002). Insight from capuchin monkey studies: ingredients of, recipes for, and flaws in capuchins' success. In M. Bekoff, C. Allen & G. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal* (pp. 405-412). MIT Press.
- Wilcox, S. & Jackson, R. (2002). Jumping spider tricksters: deceit, predation and cognition. In M. Bekoff, C. Allen & G. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal* (pp. 27-33). MIT Press.
- Yoerg, S. & Kamil, A. (1991). Integrating Cognitive Ethology with Cognitive Psychology. In C. Ristau (Ed.), *Cognitive Ethology* (pp. 271-289). Routledge.